

ББК 28.691  
Л34  
УДК 591.53:593.96

Левин В. С.

Л34 Питание мелководных голотурий и его влияние на донные осадки. — СПб.: Политехника, 1999. — 254 с.: ил.  
ISBN 5-7325-0484-2

В монографии описаны новые методические приемы исследования, наиболее полно отвечающие биологической специфике шельфовых голотурий, выяснены основные закономерности использования этими животными пищевых частиц, приведены пространственные характеристики потребления ими пищевого материала, выявлены наиболее значимые для питания морфоэкологические особенности голотурий, оценено влияние трофической деятельности голотурий на среду обитания.

Материал представлен на английском и русском языках.

Книга адресована зоологам, экологам, специалистам, интересующимся изменениями в окружающей среде, вызываемыми жизнедеятельностью морских организмов.

Levin V. S. Feeding by shallow water holothuroids (Echinodermata) and its effect on the environment. The aim of this book was to use new methodological approaches to comprehensively describe feeding by shallow-water holothurians, to quantitatively estimate the impact of feeding on the environment, especially on the bottom sediments, and to study latitudinal regularities in the modification of the environment by feeding activity.

Л 1907000000-287 Без объявл.  
045 (01)-99

ББК 28.691

На переплете:

Кукумария *Eupentacta fraudatrix*. Фото В. Даркина, Владивосток  
*Cucumaria Eupentacta fraudatrix*. Photograph of V. Darkin, Vladivostok

ISBN 5-7325-0484-2

© В. С. Левин, 1999

© Издательство «Политехника», 1999

# CONTENT

<b>Preface</b> .....	7
<b>Acknowledgements</b> .....	8
<b>Chapter 1. MATERIAL AND METHODS</b> .....	9
1.1. Study areas and periods .....	9
1.2. Studied species .....	10
1.3. Basic methods .....	13
<b>Chapter 2. BASIC FEEDING PECULIARITIES OF SHALLOW-WATER HOLOTHURIANS</b> .....	15
2.1. Ecological classification .....	15
2.2. Structure of food-catching organs .....	20
2.3. Trophic-ecological features .....	23
2.4. Evolution of trophically important morpho-functional characteristics .....	28
<b>Chapter 3. BOTTOM SEDIMENTS AS SOURCES OF FOOD MATERIAL</b> .....	35
3.1. Sediment structure and composition .....	35
3.1.1. Methods .....	35
3.1.2. Sediment composition .....	37
3.2. Composition of food particles .....	46
3.2.1. Methods .....	47
3.2.2. The Japanese sea cucumber <i>Apostichopus japonicus</i> .....	47
3.2.3. Tropical Aspidochirotida .....	49
3.3. Hydrodynamic characteristics of food particles .....	54
<b>Chapter 4. FEEDING PATTERNS OF DEPOSIT-FEEDING HOLOTHURIANS</b> .....	57
4.1. Foraging behaviour .....	57
4.1.1. Methods .....	57
4.1.2. Food capture .....	59
4.1.3. Feeding movements .....	60
4.2. Feeding intensity and dynamics .....	65
4.2.1. Methods .....	65
4.2.2. Relationship between feeding intensity and food distribution .....	66
4.3. Feeding conditions and distribution patterns of deposit-feeding holothurians ..	67
<b>Chapter 5. FEEDING SELECTIVITY AND TROPHIC SPECIALIZATION OF SHALLOW- WATER HOLOTHURIANS</b> .....	72
5.1. Feeding selectivity of deposit-feeding holothurians .....	72
5.1.1. Selectivity assessment methods .....	72
5.1.2. Feeding selectivity of <i>Apostichopus japonicus</i> and tropical holothurians ..	74
5.1.3. Mechanism for selectivity .....	76
5.1.4. Are holothurians «optimal foragers»? .....	85
5.2. Trophic specialization of holothurians .....	87
5.3. Utilization of food by holothurians: Comparative aspects .....	89
<b>Chapter 6. HABITAT MODIFICATION BY GRAZING BY SHALLOW-WATER HOLOTHURIANS</b> .....	91
6.1. Basic types of impact on bottom sediments .....	91
6.2. Transport of food material .....	92
6.3. Alteration of physical and mechanical properties of sediments .....	97
6.3.1. Methods .....	98
6.3.2. Results of experiments .....	100
6.4. Latitudinal regularities of environment-modifying activity .....	103

---

6.4.1. Distribution of trophic groups of shallow-water holothurians . . . . .	103
6.4.2. Latitudinal zonation of pattern and intensity of influence on bottom sediments . . . . .	111
Conclusions . . . . .	114
References . . . . .	116
Index of Latin names . . . . .	129

## **PREFACE**

**Holothuroids** are distributed throughout the World Ocean, inhabiting various types of bottom from the intertidal zone to abyssal depths. They are dominant in abundance, biomass and ecological importance in numerous bottom communities. Holothuroids inhabiting the productive coastal marine zone deserve special attention since their role in structuring the habitat is most significant there.

Despite rather extensive information on the feeding of particular species of holothuroids in particular areas, standard techniques for studying their trophic importance in coastal ecosystems are still lacking. This may largely be explained by the biological peculiarities of holothuroids, which often are not amenable to conventional methods of investigation. Future progress in understanding the fundamental feeding characteristics of this important group of animals will require overcoming these methodological challenges.

My aim in this book was to use new methodological approaches to comprehensively describe feeding by shallow-water holothurians, to quantitatively estimate the impact of feeding on the environment, especially on the bottom sediments, and to study latitudinal regularities in the modification of the environment by feeding activity.

At all stages of work I aspired to follow the remarkable definition of a famous Russian zoologist D.N.Kashkarov (1933): «The projection on the habitat is the basic characteristic of ecological research».

Valery LEVIN

## ACKNOWLEDGEMENTS

The author is happy to have this opportunity to acknowledge everyone who have helped to make this book possible.

It is a pleasure to thank my colleagues from the Pacific Institute of Bioorganic Chemistry, the Institute of Marine Biology, the Zoological Institute, the Institute of Oceanology, the Institute of Biology of Southern Seas, the Institute of Evolutionary Morphology and Ecology of Animals, and the Pacific and All-Union Institutes of Fisheries and Oceanography for attention and help in the research efforts, valuable advice, and exacting but always well-wishing criticism.

In collection of material I was assisted by professional and amateur SCUBA divers from various cities in Russia. Their efforts resulted in the collection of a vast amount of «background» material which helped to widen the scientific scope of the author.

They also participated in complicated experiments requiring perfect diving skill, accuracy and exactness. I am deeply grateful to all of them.

Samples of some species of holothurians from the Bahamas and the USA were kindly placed at my disposal by Carol Mosher (unfortunately now deceased) and Scott Smiley. Some printed and manuscript material not presented in the libraries of the former Soviet Union were made available thanks to Gustave Cherbonnier, Chantal Conand, Howard Feder, Jean-Pierre Féral, John Lawrence, Madelon Mottet, Ann Muscat, David Pawson, Francis Rowe and other foreign colleagues.

Finally, I wish to acknowledge the assistance of the most qualified editor I know, John M. Lawrence, who gave liberally of his time for this book. It was only by his great work with the English text of the manuscript and his most valuable remarks and advice that I could prepare it for publication.

# Chapter 1. MATERIAL AND METHODS

## 1.1. STUDY AREAS AND PERIODS

The basic studies were made between 1971 and 1995 with the use of some results of earlier observations (since 1967). The locations of the biological stations are presented in Fig. 1.1.

Observations and field experiments on North Pacific holothurians were performed in the Peter-the-Great Bay of the Sea of Japan. The laboratory experiments were made at the Marine Experimental Stations of the Institute

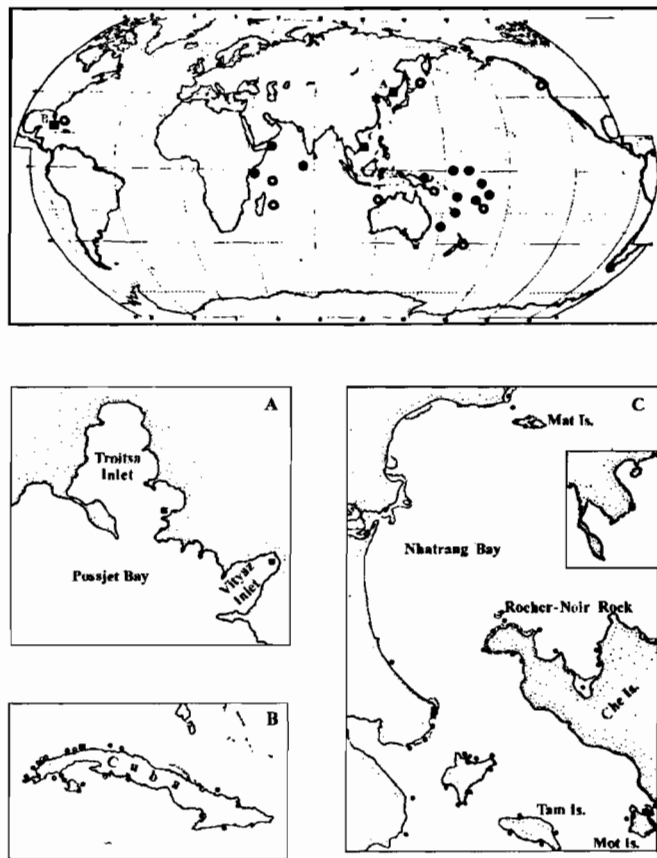


Fig. 1.1. Location of research and collection areas.

Sites of stationary underwater observations and experiments are shown by squares, sites of personal observations and samplings by dark circles, and sampling of collection material by light circles. Insets A-C show areas of most intensive research

of Bioorganic Chemistry (Troitsa Inlet, 1967–1975), of the Pacific Institute of Fisheries and Oceanography (Popov Island, 1975–1978) and of the Pacific Oceanological Institute (Vityaz Inlet, 1978–1986).

Tropical holothurians were studied in the cruises of research vessel «Dmitriy Mendeleev» (1971, south-western part of the Pacific Ocean), of R/V «Izumrud» (1974, the Indian Ocean), the cruise by the Pacific Institute of Bioorganic Chemistry to Cuba (1972–1973), the cruises by the Institute of Marine Biology (Far East Branch of the Russian Academy of Sciences) to Vietnam (1985 and 1987–1988).

The following collection materials were analyzed: collections from expeditions of the Institute of Marine Biology to the Sea of Japan, the Okhotsk and Bering Seas (1976–1993) and to Vietnam (1980–1985), Pacific Institute of Fisheries and Oceanography to the Sea of Japan (1970–1974), the Pacific Institute of Bioorganic Chemistry to various Indo-Pacific areas (1978–1987) and North Kuril Islands (1981–1982), collections of the Institute of Oceanology of Cuba (1962–1972), and the Institute of Marine Research of the Republic of Vietnam (1980–1985).

Samples of five species of holothurians from Bahamas and their gut contents were made available through the courtesy of C. Mosher (Eleuthera, Bahamas). Samples of *Parastichopus* (= *Stichopus*) *californicus* from Friday Harbour Bay and their tissue extract for chemical analysis were kindly prepared by S. Smiley (University of California, Los Angeles, USA).

## 1.2. STUDIED SPECIES

The publication represents the results of the author's study of 90 species of Holothurioida (57 — Aspidochirotida, 21 — Dendrochirotida, 10 — Apodida, 2 — Molpadiida) (Table 1.1). All species' identification was made by the author. In this work I used the conventional holothurian system (Clark, 1922; Heding, 1928; Deichmann, 1930; Panning, 1949; Heding & Panning, 1954; Pawson, 1963; Rowe, 1969; Clark & Rowe, 1971) with some amendments and revisions considered below.

Table 1.1. Holothurian species studied

Taxon	Region	Type of investigation
<b>Order ASPIDOCHIROTIDA</b>		
<b>Family Holothuriidae</b>		
<i>Actinopyga agassizi</i> (Selenka)	IWP	D, C
<i>echinites</i> (Jaeger)	IWP, V	D, IC, M
<i>lecanora</i> (Jaeger)	IWP, V	D, IC, M
<i>mauritiana</i> (Quoy et Gaimard)	IWP, V	D, IC, M
<i>miliaris</i> (Quoy et Gaimard)	IWP	D, IC, M
<i>obesa</i> (Selenka)	IWP	D, IC
<i>plebeja</i> (Selenka)	IWP	D, IC, M
<i>serratidens</i> Pearson	IWP	D, IC, M
<i>Bohadschia argus</i> Jaeger	IWP, V	D, IC, M
<i>marmorata</i> Jaeger	IWP	D, IC, M
<i>paradoxa</i> (Selenka)	IWP	D, IC, M
<i>tenuissima</i> (Semper)	IWP	D, IC, M
<i>vitiensis</i> (Semper)	IWP	D, IC, M

Table 1.1 — continued

Taxon	Region	Type of investigation
<i>Parsonothuria graeffei</i> (Semper)	IWP, V	D, IC, M
<i>Labidodemas rugosum</i> (Ludwig)	IWP	D, IC, M
<i>semperianum</i> Selenka	IWP	D, IC
<i>Holothuria (Acanthotrabeza) coluber</i> Semper	IWP	D, IC
<i>pyxis</i> Selenka	IWP	D, IC, M
<i>H. (Cystipus) cubana</i> Ludwig	C	D, IC
<i>pseudofossor</i> Deichmann	C	D, IC
<i>H. (Halodeima) atra</i> Jaeger	IWP, V	D, IC, M, T, PM
<i>edulis</i> Lesson	IWP, V	D, IC, M
<i>floridana</i> Pourtales	C	D, IC
<i>grisea</i> Selenka	C, B	D, IC
<i>mexicana</i> Ludwig	C, B	D, IC
<i>pulla</i> Selenka	IWP	D, IC
<i>H. (Lessonothuria) pardalis</i> Selenka	IWP, V	D, IC, M
<i>H. (Mertensiothuria) fuscocinerea</i> Jaeger	IWP	D, IC, M
<i>leucospilota</i> Brandt	IWP	D, IC, M
	V	T, PM
<i>pervicax</i> Selenka	IWP, V	D, IC, M
<i>H. (Metriatyla) martensi</i> Semper	IWP, V	D, IC
<i>scabra</i> Jaeger	IWP, V	D, IC, M
<i>H. (Microthele) nobilis</i> (Selenka)	IWP, V	D, IC, M
<i>H. (Platyperona) difficilis</i> Semper	IWP	D, IC, M
<i>H. (Selenkothuria) erinaceus</i> Semper	IWP	D, IC, M
<i>glaberrima</i> Selenka	C	D, IC
<i>moebii</i> Ludwig	IWP, V	D, IC
<i>H. (Semperothuria) cinerascens</i> (Brandt)	IWP, V	D, IC, M
<i>flavomaculata</i> Semper	IWP	D, IC, M
<i>surinamensis</i> Ludwig	C	D, IC
<i>H. (Stauropora) discrepans</i> Semper	IWP	D, IC
<i>H. (Theelothuria) spinifera</i> Theel	IWP, V	D, IC
<i>H. (Thymiosyca) arenicola</i> Semper	IWP, V, C, B	D, IC
<i>gracilis</i> Semper	IWP, V	D, IC
<i>hilla</i> Lesson	IWP, V	D, IC, M
<i>impatiens</i> (Forsk.)	IWP, V, C	D, IC, M
<i>strigosa</i> Selenka	IWP	D, IC

#### Family Stichopodidae

<i>Apostichopus japonicus</i> (Selenka)	FE	D, M, IC, I, T, E, PM
<i>Astichopus multifidus</i> (Sluiter)	C	D, IC
<i>Eostichopus regalis</i> (Cuvier)	C	IC
<i>Isostichopus badionotus</i> (Selenka)	C, B	D, IC
<i>Parastichopus californicus</i> (Stimpson) <sup>a</sup>	USA	IC, M
<i>Stichopus chloronotus</i> Brandt	IWP, V	D, IC, M
<i>horrens</i> Selenka	IWP, V	D, IC, M
<i>variegatus</i> Semper	IWP, V	D, IC, M
<i>Thelenota ananas</i> (Jaeger)	IWP, V	D, IC, M
<i>anax</i> H.L. Clark	IWP	D, IC

### Order DENDROCHIROTIDA

#### Family Cucumariidae

<i>Allothyone longicauda</i> (Oestergren)	FE	IC
<i>Cucumaria japonica</i> Semper	FE	D, IC, PM
<i>Cucumaria(?) vegae</i> Théel	FE	D, IC
<i>Eupentacta fraudatrix</i> (Djakonov et Baranova)	FE	D, IC, M, PM
<i>Ocnus glacialis</i> (Ljungman)	FE	IC
<i>surinamensis</i> (Semper)	C	IC



Table 1.1 — continued

Taxon	Region	Type of investigation
<i>Pentacta</i> sp.	IWP	IC
<i>Pentamera calcigera</i> (Stimpson)	FE	D, IC
<i>Stolus cognatus</i> (Lampert)	C	D, IC
<u>Family Phyllophoridae</u>		
<i>Actinocucumis typicus</i> Ludwig	V	IC
<i>Afrocucumis africana</i> (Semper)	IWP, V	D, IC
<i>Cladolabes aciculus</i> (Semper)	IWP, V	D, IC
<i>Duasmodactyla kurilensis</i> Levin <sup>a</sup>	FE	IC
<i>Mensamaria intercedens</i> (Lampert)	V	IC
<i>Neothyonidium magnum</i> (Ludwig)	V	D, M, IC
<i>Ohshimella ehrenbergi</i> (Selenka)	IWP	D, IC
<i>nhatrangensis</i> Levin et Dao Tan Ho <sup>a</sup>	V	IC
<i>Phyllophorus cebuensis</i> (Semper)	V	IC
<u>Family Psolidae</u>		
<i>Psolus regalis</i> Verrill	FE	IC
<i>Psolus</i> sp. <sup>a</sup>	FE	IC
<i>Semperiella</i> sp.	V	D, IC
<b>Order APODIDA</b>		
<u>Family Synaptidae</u>		
<i>Euapta godeffroyi</i> (Semper)	IWP, V	D, IC
<i>lappa</i> (J. Müller)	C	D, IC
<i>Opheodesoma spectabilis</i> Fisher	IWP, V	D, IC
<i>grisea</i> (Semper)	IWP, V	D, IC
<i>Synapta maculata</i> (Chamisso et Eysenhardt)	IWP	D, IC
<i>Synaptula macra</i> (H.L. Clark)	IWP, V	D, IC
<i>recta</i> (Semper)	V	D, IC
	"	
<u>Family Chiridotidae</u>		
<i>Chiridota rigida</i> Semper	V	D, IC
<i>Polycheira rufescens</i> (Brandt)	V	D, IC
<i>Scoliodotella lindbergi</i> (Djakonov)	FE	D, IC, I, E, PM
<b>Order MOLPADIIDA</b>		
<i>Paracaudina chilensis</i> (J. Müller)	V	IC
<i>ransonetii</i> (Marenzeller)	FE	IC, E, PM

Key to references: FE = Far Eastern seas of Russia; V = Vietnam; IWP = Indo-West Pacific (Vietnam excluded); USA = West shore of USA; C = Cuba; B = Bahamas. D = study of distribution, observation of animal behavior in natural condition; E = experimental study of feeding; I = study of feeding intensity; IC = analysis of the intestines content; M = study of morphological structures (except of information required for taxonomic investigation); PM = study of the effect of animal activity on physical-mechanical properties of bottom sediments; T = analysis of the trajectory of foraging movements

<sup>a</sup> Only collection materials were used

**Order Aspidochirotida.** It is presently common to subdivide shallow-water Aspidochirotida into two families, namely Holothuriidae and Stichopodidae. The following genera are most commonly distinguished within the first family: *Actinopyga* Bronn, 1860; *Bohadschia* Jaeger, 1833; *Labidodemas* Selenka, 1867 and *Holothuria* L., 1867. Results of the study on a very common Indo-West Pacific holothurian *Bohadschia graeffei* indicated the need of reconsidering

the taxonomic status of this species and placing it into a special genus *Pearsonothuria* (Levin et al., 1984; see also Cherbonnier, 1988). Eight genera are specified in the family Stichopodidae: *Stichopus* Brandt, 1835; *Thelenota* Brandt, 1835; *Astichopus* Clark, 1922; *Parastichopus* Clark, 1922; *Neostichopus* Deichmann, 1958; *Eostichopus* Deichmann, 1958; *Isostichopus* Deichmann, 1958; *Apostichopus* Liao, 1980.

Identification of the taxonomic status of a very common and commercially important species — the Japanese sea cucumber *Stichopus japonicus* has been one of the obscure questions in the family taxonomy. Liao (1980) included this species into the newly established genus *Apostichopus*. However, he provided only a comparison between *S. japonicus* and the type species of genera *S. chloronotus* without considering the status of other «problematic» representatives of the family, primarily *Parastichopus californicus* and *P. parvimensis* that inhabit the Pacific coast of the USA. Deichmann (1937) had attributed those species to the genus *Parastichopus* established by H. Clark in 1922 for *S. tremulus* (north Atlantic) and *S. nigripunctatus* (Japan).

A very pronounced morphological and chemical similarity between *S. japonicus* and *P. californicus* (Levin et al., 1985, 1986; Kalinin et al., 1994) and their wide difference from the type species explain the need of separating these species from the genus *Stichopus*. Therefore, despite the limited data used by Liao in establishing the genus *Apostichopus*, I consider it valid to treat *Stichopus japonicus* (and, probably, *P. californicus*) within the genus *Apostichopus*.

**Order Dendrochirotida.** New species have been erected within this order, namely *Duasmodyctyla kurilensis* (Levin, 1984) and *Ohshimella nhatrangensis* (Levin & Dao Tan Ho, 1988).

**Order Apodida.** *Scoliodota lindbergi* Djakonov, 1958 and *Scoliodotella uschidae* Oguro, 1961 are the same species (Levin, 1982b). I agree with Oguro that differences in arrangement of body wall spicules and tentacle rods shape are of considerable importance, and the species described by Djakonov (1958) should be attributed to the genus *Scoliodotella* Oguro.

### 1.3. BASIC METHODS

A qualitative execution of an ecological study is practicable only under direct contact of the researcher with the object analyzed. Therefore most *in situ* observations and experiments were made by the author with the use of SCU-BA. Diving operations were commonly done to 40-m depth, in special cases (in Cuba and in the Peter-the-Great Bay) to 70 m. Since 1967 to 1972 SCUBA diving operations were made throughout the year. Subsequently SCUBA diving were made chiefly between May and September, and winter SCUBA diving only occasionally. Besides SCUBA diving, in 1968–1972 a stationary submerged observation chamber of my design was installed at 5 m depth in Troitsa Inlet (Lebedev, 1969).

Holothurian distribution patterns were analyzed from diving observations. In separate cases a quantitative assessment was made in terms of catch per unit effort and with the use of a multisectional frame (Levin, 1970; Levin & Shenderov, 1975).

Analysis of the distribution of tropical holothurians was performed from the results of quantitative estimate made in 1971–1974 (Levin, 1979a) as well

as with data from Deichmann (1958, 1963). The author followed the Indo-West Pacific subdivision into the 16 zones of Clark & Rowe (1971). Data on the distribution of two species were supplemented by my own observations (Levin, 1979a).

Special procedures for analyzing the composition of food particles, the feeding behaviour of holothurians, the role in properties changes of surface sediment, etc. are presented in the relevant chapters of the publication.

## **Chapter 2. BASIC FEEDING PECULIARITIES OF SHALLOW-WATER HOLOTHURIANS**

The coastal shelf zone is inhabited by representatives of five orders of Holothurioidea: Aspidochirotida (families Holothuriidae and Stichopodidae), Dendrochirotida, Apodida, Molpadiida and Dactylochirotida. (Ecological information on representatives of the latter group is practically non-existent.) The overall number of species of shallow-water holothurians is difficult to ascertain. It evidently is near 400, of which about 300 inhabit the tropics (Féral & Cherbonnier, 1986).

Although studies have been devoted to feeding of shallow-water holothurians (see the reviews by Hyman, 1955; Anderson, 1966; Massin, 1982a, b; Lawrence, 1987), some aspects are so far insufficiently understood. The ecological and morphological features of holothurians most important for understanding their functional role in coastal bottom communities are analyzed below.

### **2.1. ECOLOGICAL CLASSIFICATION**

The ecological diversity of organisms can be classified in different ways. As a general ecological characteristic in the Russian literature, the concept of «life-form» has developed and been widely used (see Gebruk, 1992 with regard to echinoderms). Life form (after Gebruk, 1992) is «...a biological type of an organism expressed in certain life-style and a type of feeding».

The formation of a hierarchic ecological classification (receiving wide application due to its visual clearness) is confronted with objective problems. While identifying the life forms, classification is made with respect to several identification bases. It is essentially impracticable to develop a system that is equally effective on all levels. Therefore all the known hierarchic ecological classifications, including those most carefully reasoned, are vulnerable from the standpoint of close compliance with formal rules of classification.

Ecological classification radically differs from taxonomic classification. Taxonomy has a uniform criterion for classification at all taxonomic levels (viz. phylogenesis) while ecology does not. Therefore the rank (level) of taxa specified according to various ecological characters may be extremely variable. Nevertheless most ecological classifications, including the one presented below, consider a taxon (group of taxa) as a unit of taxonomic division. This classification type may only be the least objectionable.

The proposed classification uses the tentacle form as the basic criterion since this structure is responsible for basic feeding features of the forms analyzed. Feeding features in turn are closely connected with basic morphological characteristics of the animals. The second important criterion is the mode of life, basically the mode of utilization of shelter. Consideration was also given to external morphological features, shape of skeletal elements, conditions of habitat, diurnal activity, composition of gut contents, and distribution.

The extent of morphological and ecological variability is highly distinguishable within particular orders of holothurians: thus, Molpadiida represents a definitely more uniform group than Aspidochirotida, Dendrochirotida and Apodida. The level of understanding of various taxa also differs: morpho-ecological features of Aspidochirotida have been studied rather comprehensively (Levin, 1981, 1987b) whereas the ecology of Dactylochirotida is poorly known. This is the reason that the taxonomic rank of the classified items may vary between species and order.

### Key and basic characteristics of living forms of shallow-water holothurians

#### A. Holothurians with leaf-shaped (peltate or peltato-digitate) tentacles

##### Order Aspidochirotida

Size ranging from small to very large (10 cm—2 m long). Body stout or elongate to vermiform, cylindrical or with flattened ventral sole. Podia variously arranged. Inhabit the bottom surface or utilize various shelters. Feeding mode is by grazing sediment particles, or sometimes by collecting organic particles suspended in the near-bottom water layer.

##### A1. Tentacles peltate

Body form showing a wide range. Spicules of body wall consisting of tables, buttons, pseudobuttons, rosettes, C- and S-like bodies. Habitat ranging between intertidal zone and 50–100 m depths. Feed on the bottom surface and within the sediment. Food particles are basically coral and mineral sand, skeletal remnants of various animals and calcareous algae.

##### A1.1. Forms with fugitive habits

Size ranging from moderate to large or even massive (10–80 cm long, 16 cm wide). Body cylindrical or with ventral sole. Inhabit the surface of substrate, usually not concealed under rocks and fragments and not buried. Feed on the bottom surface.

##### A1.1.1. Inhabits the surface of non-organic and biogenic substrates

The genera *Apostichopus*; *Astichopus*; *Eostichopus*; *Isostichopus*; *Stichopus* (many species); *Thelethota*; *Actinopyga* (many species); *Bohadschia* (some species); subgenera of the genus *Holothuria*: *Halodeima*, *Holothuria* (many species), *Mertensiothuria* (many species), *Microthele*, *Thelethoturia* (some species), *Roweothuria*

##### A1.1.2. Inhabited the surface of living corals and sponges

##### *Pearsonothuria graeffei*

Size moderate (up to 30 cm long). Body strongly elongate. Ventral podia arranged in three regular rows. Tentacles very massive. Utilizes very small food particles. Occurs in habitat with intensive development of living corals; often occurring in large numbers on surface of living corals.

##### A1.2. Forms with fossorial habits

Size small to moderate (10–20 cm long), sometimes large (60 cm), in one species very large (up to 2 m long). Body commonly cylindrical, sometimes flattened or with creeping sole. Constantly or regularly utilize various shelters.

### A1.2.1. Partly concealed

Body cylindrical or vermiform. Conceals part of its body under coral blocks, colonial animals or in substrate fissures. Has only a weakly mobile mode of life.

#### A1.2.1.1. Concealed under stones, blocks, other animals

Subgenus of the genus *Holothuria*: *Acanthotrapeza*, *H. (Mertensiothuria) leucospilota*

In *H. (Acanthotrapeza)* tentacles large-sized; in *H. leucospilota*, average-sized. Body size moderate to large (10–60 cm). Often conceals posterior portion of body under coral fragments and blocks, large sponges, etc., but may inhabit exposed areas. *H. (Acanthotrapeza)* basically utilizes small food particles. *H. leucospilota* possesses a very wide food grain size range (of all the species of Aspidochirotida studied, it is most capable of utilizing the coarsest particles).

#### A1.2.1.2. Concealed into crevices

*Holothuria (Thymiosycia) thomasi*

Size very large (up to 2 m long). Body rather vermiform. Anchored in crevices in coral reefs; uses free anterior body part for food collection.

#### A1.2.2. Completely hidden.

Body mostly cylindrical, sometimes flattish or with a creeping sole. Highly variable in the extent of mobility. Constantly or regularly utilize various shelters: concealed under fragments of corals, buried, cover themselves with sand.

#### A1.2.2.1. Diel cryptic behaviour

##### A1.2.2.1.1. Buried in soft sediment

*Bohadschia bivittata*, *B. tenuissima*, *B. vitiensis*; subgenus of the genus *Holothuria*: *Metriatyla*

Size large (up to 50 cm long). Body stout, rather cylindrical, sometimes with flattish ventral side. Regularly burrows into sediment. Feeds commonly at bottom surface and just below the sediment surface during the initial period of burrowing and prior to emerging on the surface.

##### A1.2.2.1.2. Concealed under coral fragments, blocks, etc.

*Actinopyga agassizi*; subgenera of the genus *Holothuria*: *Platyperona*, *Holothuria* (some species); *Stichopus horrens*; *S. chloronotus*

Size small to large (5–45 cm long). Body with ventral sole. Active at night (*A. agassizi*, *H. difficilis*, *S. horrens*) or in daytime (*S. chloronotus*).

##### A1.2.2.2. Constantly hidden

Size small to moderate (10–30 cm long). Body commonly elongated or vermiform, sometimes flattened.

##### A1.2.2.2.1. Buried in soft sediment

Subgenera of the genus *Holothuria*: *Cystipus*, *Theelothuria* (some species); *H. (Thymiosycia) arenicola*; *H. (Mertensiothuria) pervicax*

Dig variously shaped holes in upper layer of sediment, basically under stones and coral blocks.

#### A1.2.2.2.2. Concealed under stones, fragments, living organisms

*Labidodemas*; subgenera of the *Holothuria*: *Thymiosycia* (many species), *Lessonothuria*, *Irenothuria*, *Stauropora*, *Vaneyothuria*; *H. (Cystipus) rigida*; *H. (Mertensiothuria) fuscocinerea*

Inhabit cavities under stones, coral blocks, living massive coral colonies, large sponges, topmost layer of soft substrates.

#### A2. Tentacles pseudoarborescent, or peltodendritic

Size moderate to large (15–60 cm long). Body commonly elongate, rather vermiform. Spicules of body wall consisting of flattened spiny rods and rods combined with tables. Commonly inhabit areas exposed to wave action. Feed by collecting deposited and suspended particles. A large proportion of food particles consists of terrigenous material, fragments of marine and terrestrial plants.

##### A2.1. Inhabited hard bottoms

Subgenus of the genus *Holothuria*: *Selenkothuria*

Size moderate (up to 20 cm long). Spicules consisting of perforated rods or plates, sometimes in combination with very reduced tables. Typical habitats are coralline walls and blocks of surf-zone. Anchored in crevices and hollows of substrate. Capable of tolerating desiccation low tide.

##### A2.2. Inhabited mixed and soft sediment

Subgenus of the genus *Holothuria*: *Semperothuria*

Size moderate to large (up to 60 cm long). Spicules consisting of rods in combination with tables, usually with disk reduced. Live under coral fragments and blocks as well as under living coral colonies (*H. surinamensis*). Capable of burrowing into sand, leaving the anterior part of the body with the mouth extended above the substrate.

#### B. Holothurians with bush or tree-shaped (dendritic) tentacles

Order *Dendrochirotida*

Size from small to moderate (2–20 cm long), rarely large (up to 50 cm long). Body form highly variable. Live on the bottom surface and in the sediments. Poorly mobile or sedentary animals. Mostly feeding on organic particles suspended in the near-bottom water layer.

##### B1. Use the exposed mode of life

Body stout, sometimes spindle-form, rounded in section or with a well-developed ventral sole. Body surface bare or covered dorsally by tile-like calcareous scales. Almost immobile. May rest loosely on bottom surface or anchored to stones, valves of dead or living molluscs.

##### B1.1. Body without ventral sole

Families *Cucumariidae* (some species), *Phyllophoridae* (some species)

##### B1.2. Body with well developed ventral creeping sole

##### B1.2.1. Body covered dorsally by scales

Family *Psolidae*

Size moderate (up to 20 cm long). Body wide, flattened, sometimes elongated, cylindrical. Mouth and anus on dorsal side. Scales commonly large-sized, sometimes minute. Podia arranged on sole in three rows.

**B1.2.2. Body bearing no scales**Genera *Pentacta*, *Loisettea*

Size small to moderate (5–10 cm long). In appearance, resemble stichopodids. Body quadrangular in section, bearing large cone-shaped processes. Mouth and anus arranged almost terminally. Body wall closely studded by spicules making an integument that is dense and rough.

**B2. Use the fossorial mode of life**

Size small to moderate (2–20 cm long). Body comparatively flat, almost straight or more or less U-shaped. Posterior end rounded or stretched into sharpened tail. Utilize various type shelters.

**B2.1. Concealed under stones, coral fragments, other animals**Families *Cucumariidae* (some species), *Phyllophoridae* (some species)

Size small to moderate (2–20 cm long). Body straight or somewhat curved. Podia arranged radially or scattered across the whole body.

**B2.2. Burrowed in soft sediment****B2.2.1. U-shaped burrow****B2.2.1.1. Body somewhat curved on dorsal side**Families *Cucumariidae* (some species), *Phyllophoridae* (some species)

Size small to moderate (2–10 cm long). Body elongate, posterior end rounded or extended into tail. Inhabit the upper layer of sediment.

**B2.2.1.2. Body approximately U-shaped**Families *Heterothyonidae*, *Placothuriidae*, genera *Neothyonidium*, *Neopentadactyla*

Size small to large (5–40 cm long). Anterior part of body may differ conspicuously from the rest of the body in coloration and arrangement of podia. Inhabit deeper layers of sediments. Only tentacles or the whole of the anterior part of body are exposed from burrow.

**B2.2.2. Hole at angle to the surface***Leptopentacta elongata*

Arranged in hole with the anterior part downward. Collect particles from deeper layer of substrate. No information available whether this feeding mode is obligatory for this species or results from local conditions.

**C. Holothurians with pinnate tentacles**Order *Apodida* (partly)

Size small to extremely large (5 cm — 2.5 m long). Body cylindrical, conspicuously elongate or vermiform, rounded from posterior end. No podia. Inhabit the surface of solid substrates, living colonies of corals, or utilize various shelters. Feed on the surface or in deeper layers of sediments.

**C1. Predominantly exposed****C1.1. Inhabit surfaces of non-organic or biogenic substrates**Genera *Synapta*, *Euapta*, *Opheodesoma* (some species)

Size moderate to extremely large (up to 2.5 m long).

**C1.2. Commonly inhabit sponges and macrophytes**Genus *Synaptula* (some species)

Size small (up to 10 cm long).



## C2. Hidden

Size small to moderate (common up to 10 cm long)

### C2.1. Concealed under stones, coral fragments

Family Synaptidae (some species)

### C2.2. Dig U-shaped burrows

Genus Leptosynapta

## D. Holothurians with palmatiform and digitate tentacles

Orders Apodida (in part), Dactylochirotida, Molpadiida

Size from very small to moderate (1–15 cm long). Body shape widely variable. No podia (besides Dactylochirotida). Mode of life completely cryptic. Feed on the surface or within the sediment.

### D1. Concealed under stones, coral blocks and fragments

Family Chiridotidae (some species)

Size small (up to 10 cm long). Body cylindrical elongate to vermiform.

### D2. Burrows into soft sediment

#### D2.1. Burrows horizontally

Genera Chiridota (in part), Polycheira (in part), Scoliodotella

Size small (up to 10 cm long). Body heavily elongate or vermiform, cylindrical. Burrows commonly with no access to surface, feeding and defecation occur within the sediment.

#### D2.2. Buried at a high angle to surface or vertically

##### D2.2.1. Mouth oriented downward

Order Molpadiida

Size small to moderate (5–15 cm long). Body spindle-shaped or rounded, posterior end extending into long pointed tail. Feed from deeper layers of sediments.

##### D2.2.2. Mouth oriented above the bottom surface

Order Dactylochirotida

Size small (up to 10 cm long). Body retort-shaped. Mouth and anus mostly converging. Tentacles exposed onto bottom surface. Feeding mode unknown.

## 2.2. STRUCTURE OF FOOD-CATCHING ORGANS

Capturing of food particles by holothurians results from the coordinated actions of the aquapharyngeal complex. The basic functional elements are the circumoral tentacles. Other structures (calcareous pharyngeal ring, radial and longitudinal vessels of the ambulacral system, tentacle ampullae if present, Polian vesicles, etc.) ensure the operation of the tentacles.

The structure of the aquapharyngeal complex is essentially similar in all holothurians, but its details can be quite variable. The size of the complex is also variable. In most groups it is relatively small while in some dendrochirotids it may amount to one third of the body coelom, and the length exceed half that of the body. The overall size of the complex is directly related to size of tentacles. No such correlation may be traced in the development of skeleton structures. In the Phyllophoridae a powerful tubular calcareous ring is

often developed. In Cucumariidae this ring is only slightly developed and has the same size as the tentacles.

The interrelation between the development of aquapharyngeal complex and the body anatomy and life pattern may be easily demonstrated by phyllophorids. In some species of this family the anterior body portion cannot be withdrawn into the body. Therefore it is only by convention that it may be termed an «introvert». For instance, in *Neothyonidium magnum* the anterior part of the body is separated by a thin constriction from the posterior, and podia coloration and structure are so different from those of the posterior part of the body that the animal looks as if it were composed of two individuals of different species.

Tentacles of holothurians may be classed into four clearly distinguishable types, each characteristic of a particular taxonomic group (Hyman, 1955; Pawson, 1966; Féral & Massin, 1982; Massin, 1982a; Roberts, 1982). All Dendrochirotida possess arborescent tentacles; a majority of Aspidochirotida have peltate tentacles (tentacle structure in these two groups is a classifying characteristic of order). Molpadiida and some Apodida (family Chiridotidae and some genera of the family Synaptidae) possess digitate tentacles. The remaining apodids have pinnate tentacles. With a unique structural layout, the tentacle shape is subject to major interspecific variability. Accurate estimation of such variability presents a problem due to the great extensibility of tentacles.

Within the order Dendrochirotida one may trace a tendency of complication in tentacle branching in Psolidae, compared to Cucumariidae and Phyllophoridae. Especially variable is shape of the «palm» and the appendages of the digitate tentacles (among the latter, palmatiform and simple tentacles occur). This variation is greatest in apodids and molpadiids. The shape of pinnate tentacles is somewhat more constant.

The tentacles of Aspidochirotida require special attention. In most representatives of this order, branching proceeds at a right angle to the stem, forming a well-developed shield (Fig. 2.1). The shield framework is formed by four primary branches. They are dichotomically subdivided several times, forming subbranches of the 2nd, 3rd, and sometimes the 4th order (Cameron & Fankboner, 1984).

In the two subgenera of the genus *Holothuria*: *Semperothuria* and *Selenkothuria*, the tentacles are very different from the above. According to Deichmann (1958), they are bushy with elongated branches and resemble the tentacles of dendrochirotids (see Fig. 2.1). The branching character of the species analyzed is similar: two relatively convergent branches depart the main stem from the internal (facing the mouth) side. Subsequently the main stem produces two more branches which, in turn, subdivide into minor offshoots.

Development of tentacles are variable according to the particular species. It is commonly assumed that it is greatest in *H. (Semperothuria) cinerascens* (Rowe & Doty, 1977; Sloan, 1979; Roberts & Bryce, 1982). However my analysis proved this is not exactly true. Really, the tentacles of *H. cinerascens* possess the most powerful and multiple branches forming a well-developed crown. However, the branches are relatively short, and the first pair of branches is so divergent as to form together with the stem a well-defined shield (especially conspicuous in semi-extended tentacles). Therefore, despite extensive branching, the tentacles of *H. cinerascens* are rather close to typical peltate ones. The similarity becomes more evident by the conspicuous physical roughness of the tentacles, particularly of the terminal branches, that is never observed in dendrochirotids.

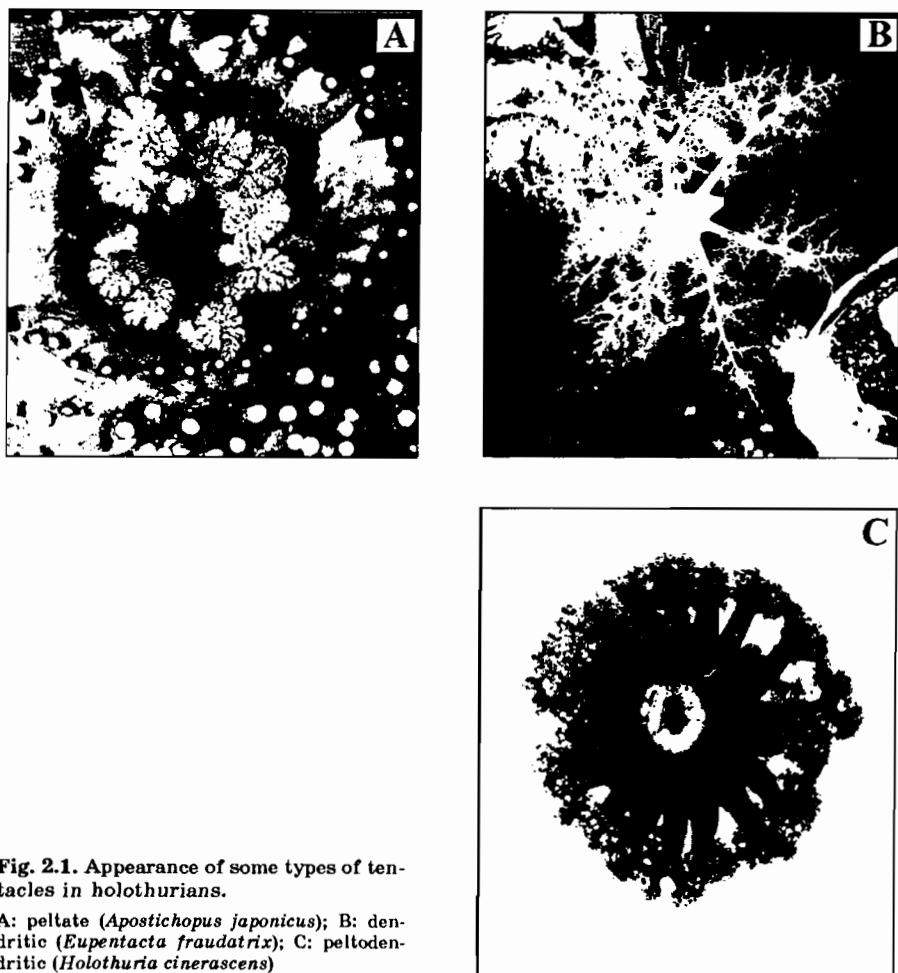


Fig. 2.1. Appearance of some types of tentacles in holothurians.

A: peltate (*Apostichopus japonicus*); B: dendritic (*Eupentacta fraudatrix*); C: peltodendritic (*Holothuria cinerascens*)

In other species of these subgenera that have been studied, the tentacle branching is not so well developed, but spacing of the branches is larger. The terminal branches are relatively long, very thin, and flexible. Therefore the tentacles of these species much more resemble tentacles of dendrochirotidids than those in *H. cinerascens*.

Nevertheless, it seems improper to classify the tentacles of *Semperothuria* and *Selenkothuria* as *dendritic* as has been done (Lawrence & Kafri, 1979; Sloan, 1979). These structures possess a constant, species-specific shape. All branching is dichotomous. The first branches are arranged strictly symmetrically unlike the tentacles of dendrochirotidids (see Fig. 2.1). The term «intermediate», introduced by Roberts (1982) also seems inadequate. I believe that term *peltodendritic* (Massin, 1982a), or *pseudodendritic*, is more appropriate.

The number, size and arrangement of holothurian tentacles is different for various groups. Thus, in aspidochirotidids the relative weight of these structures may differ two-fold (Levin, 1980). The most conspicuous tentacles are

in *Pearsonothuria graeffei*, their weight up to 3.1 % of the body weight. The tentacle walls contain calcareous spicules whose shape is commonly distinguished from that of spicules in the body wall. The amount of the tentacle spicules shows great interspecific variability.

The quantitative development of the tentacles in aspidochirotids is independent of the feeding features, being only a function of the general development level of skeleton elements in particular species (Levin, 1980).

The fine structure of tentacles has been studied in several species of Aspidochirotida, Dendrochirotida and Apodida (Fankboner, 1978, 1981; Roberts, 1979, 1982; Bouland et al., 1982; Hammond, 1982b; Smith, 1983; Cameron & Fankboner, 1984; McKenzie, 1985; Foster & Hodson, 1996). The surface of the digitate tentacle is usually smooth. In pinnate tentacles the internal surface of branches and central axis are covered by swellings (nodules). The branches of peltate tentacles also terminate in nodules.

Dendritic tentacles have special formations, buds, that are distinguished from nodules by having numerous papillae (McKenzie, 1985). Papillae have also been reported on nodules of the peltodendritic tentacles of *H. cinerascens* (Roberts, Bryce, 1982).

The fine structure of the tentacle surface is related to some degree to the taxonomic group of the holothurian. However, McKenzie (1985) suggests that the surface structure of the tentacles depends to a great extent on the loss and regeneration of the cuticle.

Demonstrating species specificity of the fine structure the tentacles is more problematic. Analysis of tentacles morphology in 11 species of north-European dendrochirotids by McKenzie (1985) identified structural differences in unexpected cases and failed to identify those differences where they were expected.

Group-specific distinctions occur in the extent of development of ambulacral cavities in tentacles. Ambulacral ducts are mostly branched in peltate tentacles and enter directly in nodules. In dendritic, pinnate and digitate tentacles, ambulacral ducts are present only in the main branches (Roberts, 1982).

### 2.3. TROPHIC-ECOLOGICAL FEATURES

**Mode of life.** All shallow-water holothurians are bottom-dwelling animals, and only a few species are capable of incidental swimming (Costello, 1946; Glynn, 1965; Miller & Pawson, 1990). The basic substrate on (in) which they inhabit is bottom sediment as well as surface of hard bottoms. Some aspidochirotids, apodids and dendrochirotids occur on the surface of sedentary colonial organisms (madrepore and soft corals, sponges) (Hyman, 1955; Sloan, 1982; Féral & Cherbonnier, 1986; pers. observations). A number of species (basically Synaptidae) are closely connected with algae and seaweeds, inhabiting both the bottom and the plants.

Sometimes holothurians colonize mobile animals. Thus, the expedition of Pacific Institute of Bioorganic Chemistry found a large numbers of the *Psolus fabricii* on valves of commercial *Chlamys rosealbus* near Onekotan Island, Kuril Islands. (V.I. Kalinin, personal communication). Evidently, symbiosis of holothurians is optional, although in some cases (associations of synaptids and sponges) these ties are conspicuously close. Parasitic species are unknown among Holothuriodea.

Aspidochirotida, Dendrochirotida and Apodida have obligatory exposed, obligatory concealed, burrowing forms, and also optional shelter users. Molpadiida and Dactylochirotida have only the burying mode of life.

Though all holothurian species (probably with the exception of Dactylochirotida) are capable of moving, some remain immobile for a long time, even throughout their entire life. Holothurian orders can be distinguished by the number of species of various levels of mobility. Most mobile are Aspidochirotida and Apodida (Sloan, 1979; Hammond, 1982a), though almost sedentary representatives are found among them. Least mobile are Dendrochirotida, Dactylochirotida and Molpadiida. Many holothurian species have diel rhythm. Some holothurians are nocturnal; others, diurnal (Yamanouti, 1939, 1956; Hammond, 1982a; Féral & Cherbonnier, 1986; Ong Che, 1990; Uthicke, 1994; pers. observations).

Along with forms with specific mode of life are more labile species. Thus, some aspidochirotids commonly hide under stones and blocks, in some areas become typical infaunal (Mosher, 1980). The tropical-subtropical holothurian *Neothyonidium magnum* typically buries into loose sand (Féral & Cherbonnier, 1986). However, in the Nhatrang Bay this species inhabits sand-filled holes between large boulders and blocks.

Individual *Eupentacta fraudatrix*, most common in the Peter-the-Great Bay, are often found in silted bases of bunches of mussels. In some stone heaps of thick masses are found under well-washed stones with no trace of siltation.

**Feeding sources.** Holothurians predominantly feed on organic remnants associated with microorganisms (detritus) as well as small planktonic and benthic organisms. Mineral particles (often predominant) are always present in the gut along with organic components. The trophic role of particular components (sterile detritus, microorganisms, meiobenthos) still remains an outstanding problem, and researchers are of widely diverging opinion (Renaud-Mornant et al., 1971; Tsikhon-Lukanina, Soldatova, 1973; Yingst, 1976; Levin & Voronova, 1979; Cammen, 1980; Moriarty, 1982; Hammond, 1983).

The necrophagy by holothurians assumed by some researchers (Dayton & Hessler, 1972; Arnaud, 1970) is questionable. After many years of *in situ* and laboratory investigations I have never seen a single occasion of holothurians feeding on dead animals. It is also evident that ingestion of coarse fragments of macrophytes is explained by low feeding selectivity of holothurians (see Section 5.1) and cannot be considered as herbivory.

Holothurians can seize organic particles suspended in near-bottom water, deposited at the bottom surface, and buried within the substrate<sup>1</sup>. Organic particles are used for food either directly or as faeces of various planktonic and benthic organisms, including conspecific ones (i.e. in pelletized form).

Feeding of holothurians on the surface of colonies of corals (*P. graeffei* and some *Actinopyga*) and sponges (Synaptidae, *P. graeffei*) should be specially mentioned. Mucus released by the corals and particles deposited at the surface of the colonies are ingested by holothurians. Food of holothurians (predominantly the family Synaptidae) living on sponges undoubtedly involves organic particles concentrated at the surface of sponges, (pers. observations; Féral & Cherbonnier, 1986).

<sup>1</sup> It should be noted that the distinction between organic matter deposited at the sediment surface and suspended in water directly above the water-bottom interface presents an important problem (Cadee, 1984).

Some holothurians are adapted to use organic matter of specific origin. Thus, the basic food of Dendrochirotida is organic particles from the water layer near the bottom (Hyman, 1955; Massin, 1982a, b; Smith, 1983; Costelloe & Keegan, 1984; Keegan et al., 1985). Many studies have been done on the ability of holothurians to utilize organic substances from bottom surface and within the sediment (Orton, 1914; Hunt, 1925; Sokolova, 1958, 1986a,b; Fankboner, 1981; Massin, 1982a; Cameron & Fankboner, 1984; McKenzie & Picton, 1984; McKenzie, 1985). My own observations have demonstrated that *Cucumaria japonica* often utilizes tentacles for «sweeping» the bottom surface. I believe this feeding method is not exceptional and is utilized by other species of dendrochirotids.

The basic food of Aspidochirotida is particles found on the surface of soft and hard bottoms or in the sediment. Only the representatives of the subgenera *H. (Semperothuria)* and *H. (Selenkothuria)* feed on organic particles suspended near the bottom surface. Evidently, the concept of opportunistic feeding (ability to switch from feeding on deposited organic substance to that in suspension and vice versa depending on the circumstances (Cadee, 1984) can be applied to dendrochirotids as well as semperothurias and selenkothurias. Other Aspidochirotida may opportunistically utilize water-suspended particles (Da Silva et al., 1986).

Apodida utilize organic material concentrated at the bottom surface (and on colonial animals and macrophytes) and within the sediment. Molpadiida utilize only buried organic material.

**Feeding behaviour.** General consistent patterns of feeding behaviour of major taxonomic groups of holothurian are rather comprehensively understood (Reviews: Hyman, 1955; Massin, 1982a; Lawrence, 1987). However information concerning the plasticity of feeding behaviour of individual species and its interrelation with particular conditions of habitat is fragmentary and ambiguous.

Feeding behaviour of dendrochirotids is evidently very plastic. Opinions concerning the possibility of collection of deposited particles by these animals have already been mentioned. Some (Fankboner, 1978; Velimirov, 1985) indicate the constancy in the geometry of tentacles during feeding by dendrochirotids. However, my observations and analysis of numerous photographs suggest that the geometry of tentacles and even configuration of the body of epibenthic species is controlled largely by the hydrodynamic situation. This suggestion is true even for the Psolidae with their relatively constant body shape. Contrary to Fankboner's opinion (op. cit.), with respect to mobility of the tentacle crown, these holothurians are highly competitive with, for instance, cucumarias.

The tentacles of *N. magnum* are spread over the bottom surface in stormy period. In calm weather they are extended almost vertically (pers. observations).

In various regions of the Indo-West Pacific and Cuba *Holothuria arenicola* collects the surface layer of sand under coral debris (pers. observations). On the Bahamas it feeds within the sediment (Mosher, 1980). Feeding behaviour of apodids, especially large-size synaptids is different in various regions.

**Production of faeces.** The faeces of aspidochirotids have been studied mostly opportunistically (Arakawa, 1971; Levin, 1982a). The faeces are round, more or less solid, constricted strings. The depth of the constrictions, length-diameter

relationship of individual boluses, overall length of the strings makes a reliable species' specific character. Faeces of epibenthic as well as infaunal aspidochirotids are deposited onto the bottom surface, and are commonly horseshoe-shaped (Fig. 2.2). In continuously feeding species defecation occurs at relatively equal time intervals (in response to respiratory rhythm: Levin, 1982a) both singly and in clusters, depending on forage conditions. Species with a periodic feeding pattern may defecate large amount of faeces at a time. Thus in *Isostichopus badionotus*, according to the feeding rhythm, defecation commonly occurs twice a day (Crozier, 1918; pers. observations).

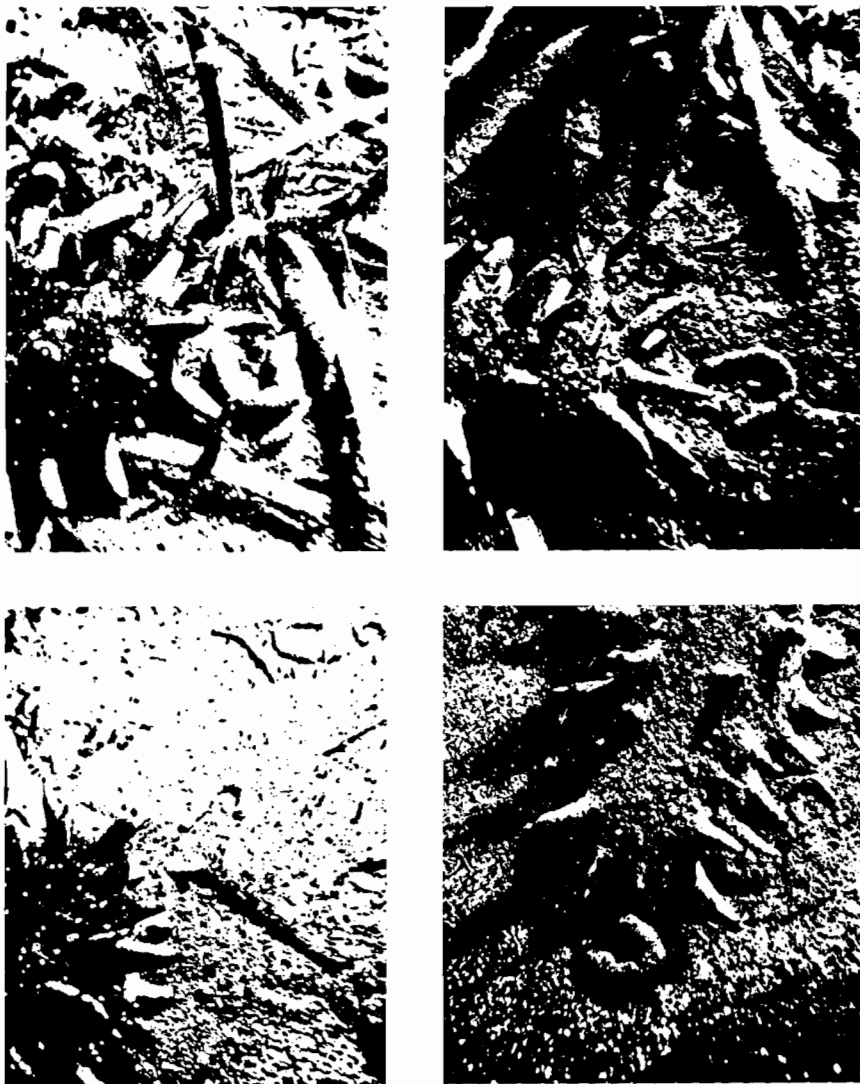


Fig. 2.2. The faeces of *Apostichopus japonicus* on the bottom

Faeces of dendrochirotidids usually represent unstable cylinders or discrete pellets enclosed in a mucus envelope. The density of such pellets commonly but negligibly exceeds unity, and sometimes, as in *Neopentadactyla mixta*, they are positively buoyant (Konnecker & Keegan, 1973). Faeces are deposited at the bottom or ejected into the water.

In molpadiids faeces are commonly unconsolidated and are periodically ejected into the water in the form of sand masses (Yamanouchi, 1927; Rhoads & Young, 1971).

Faeces production in some burrowing apodids has been comprehensively studied (Myers, 1977; Powell, 1977, *Leptosynapta tenuis*; Levin, 1982b, *Scoliodotella lindbergi*; Féral, 1985, *L. galliennei*). These holothurians produce unstable strings of faeces. Sometimes no shaped pellets are formed. Defecation occurs either near or within the sediment. Data on defecation of epibenthic apodids are lacking, primarily because the faeces are very unstable.

**Seasonal lost and atrophy of viscera.** A very specific characteristic of holothurians is periodic morpho-functional variations in the digestive apparatus, reported in some groups and commonly known as seasonal evisceration or/and atrophy of the visceral organs. Among Aspidochirotida this phenomenon has been noted in stichopodids: *Stichopus regalis* (coastal areas of Italy, Bertolini, 1932), *Apostichopus japonicus* (Japan and seas of the Far East, Tanaka, 1958; Choe, 1963; Leibson, 1981; Levin, 1982a), *Parastichopus* (= *Stichopus*) *tremulus* (Scandinavia, Jespersen & Lützen, 1971; Hauksson, 1979), *P. californicus* and *P. parvimensis* (western coast of USA, Swan, 1961; Dimock, 1977; Yingst, 1982; Muscat, 1983; Fankboner & Cameron, 1985).

Seasonal loss of the gut has also been reported in dendrochirotidids. As was shown by Byrne (1982, 1985), in a population of *Eupentacta quinquesemita* near the coast of British Columbia in September-November a large number of specimens lacks intestines. In subsequent months it regenerates. It is not clear whether the loss of intestines in that species is due to autotomy as suggested by Byrne or this is a case of atrophy of digestive tract (Fankboner & Cameron, 1985).

The most thorough studies of morphological changes in the digestive tube have been made by Leibson (1981, 1992) on *A. japonicus*. Morpho-functional rearrangement of digestive tube consists of atrophic-destructive and regenerating processes. Some species completely autotomize the intestine.

In some populations of *A. japonicus* from the Troitsa and Vityaz Inlets in July-September the mass of intestines decreased in most specimens, which may be attributed to atrophy of its walls. At the same time about 1/3 of the specimens either completely lack the digestive tube or the digestive tube is represented by a regenerating intestine. It is evident that during estivation a population shows a simultaneous presence of individuals with an atrophied digestive tube and those with regenerating intestines. So far it is not clear how these processes are interrelated and whether the predominance of their development is connected with external conditions.

Despite considerable information concerning evisceration in various species of holothurians, the importance of this phenomenon remains obscure. A widespread opinion on the utilization of internal organs by holothurians for defence against predators seems groundless (Levin, 1982a). Seasonal evisceration in *P.* (= *S.*) *tremulus* may be attributed to the presence of parasites in the intestinal wall (Jespersen & Lützen, 1971). Regenerating anterior and poste-



rior body tips occur in almost 1/3 of individuals of *S. chloronotus* inhabiting the Roche Noir Island, the Nhatrang Bay (pers. observations). The parasitic gastropod were found in 8 specimens. The intestinal walls where the parasites were attached were heavily deformed, and undoubtedly this organ was incapable of functioning.

Together with some others (Leibson, 1981; Byrne, 1985), I believe that evisceration, particularly seasonal evisceration, represents a peculiar form of complete or partial «renovation» of organs of digestive, respiratory and blood circulatory systems of holothurians. Of particular interest is the concept of Lawrence (1987) who suggested that the intestinal atrophy is related to seasonal reduction in food abundance and is profitable since the energy expenses for sustenance of intestine are higher than those for its regeneration.

Generalized tropho-ecological characteristics for orders of shallow-water holothurians are presented in Table 2.1.

Table 2.1. The biological characteristics of shallow-water holothurians

Parameters	Aspidochirotida	Dendrochirotida	Apodida	Molpadiida
<b>Zone of habitat</b>				
Bottom surface	++	++	++	-
Sediment upper layer	++	++	++	-
Sediment lower layers	+	+	++	T
<b>Zone of food capture</b>				
Near-bottom water	+	+++	-	-
Bottom surface	++	++	+++	-
Sediment upper layer	++	-	++	-
Sediment lower layers	+	+	++	T
<b>Zone of defecation</b>				
Near-bottom water	-	+	-	-
Bottom surface	T	+++	+++	T
Sediment lower layers	-	-	++	-
<b>Mobility</b>				
Immovable or slightly mobile		T	++	T
Mobile	+++	-	+++	-
<b>Type of faeces</b>				
Consolidate	T	T	T	-
Unconsolidate	-	-	-	T

The number of species with corresponding characteristics present in order is designated by the signs: «-» absent, «+» single, «++» majority, «+++» prevailing, «T» all species.

#### 2.4. EVOLUTION OF TROPICALLY IMPORTANT MORPHO-FUNCTIONAL CHARACTERISTICS

The analysis of the ways of development of morphological structures for feeding and for trophic adaptation is fundamentally important for understanding the essential features of holothurian feeding. Most evidence concerns Aspidochirotida.

Understanding the course of ecological development of Holothurioidea is difficult. Direct proof of the course of evolution may be obtained only from paleontological historical evidence. Intact fossil holothurians are extremely rare (Smith, 1988). Only two Paleozoic specimens of holothurians are known

from the Upper Carboniferous and Lower Devonian (Seilacher, 1961). Separate sclerites are also very scarce (Frizzell & Exline, 1966). Spicules of Dendrochirotida and Elasiopodida from the Devonian formations and Aspidochirotida and Molpadiida from the Jurassic were described. Some findings are doubtful and, according to Smith (1988), those the in Lower Paleozoic may belong to other groups of echinoderms.

Thus, the paleontological evidence is insufficient for the formation of a phylogeny, and the evolutionary history of aspidochirotids (as well as of other groups of holothurians) must be judged from contemporary species. Phylogenetic interpretation of this evidence is hampered by the fact that some characters of Recent primitive forms are not inherited from ancestors but have appeared as a result of stabilizing selection. However, such evidence might be an important argument in evaluating alternative versions of the phylogeny of development of particular holothurian groups (Kalinin et al., 1994).

The trend of morpho-functional evolution of taxa may be judged by making comparison between the ecological and phylogenetic classifications. However the estimates of the trend of phylogenesis in some groups of holothurians show deep contradictions which are a major obstacle to understanding of the genesis morpho-functional characteristics.

One of the key questions in the evolutionary morphology is the evolution of the tentacle apparatus within classes. Roberts (1982) suggests two alternative hypotheses of phylogenetic relationship of the basic tentacles types (Fig. 2.3).

The opinion that the primary type of tentacles is dendritic, common in early writings (see Fig. 2.3, A), provokes strong objections. A doubt that so complicated a structure as the tentacles of dendrochirotids could be originated *de novo* may be found in Pawson (1966). It has been suggested that such tentacles may have originated by repeated dichotomy of simple podia of the oral zone (Fell & Moore, 1966). However, digitate tentacles of the extant holothurians are not ancestral, and evidently have originated by secondary reduction (Pawson, 1966).

Roberts believes that the starting point in the development of food catching struc-

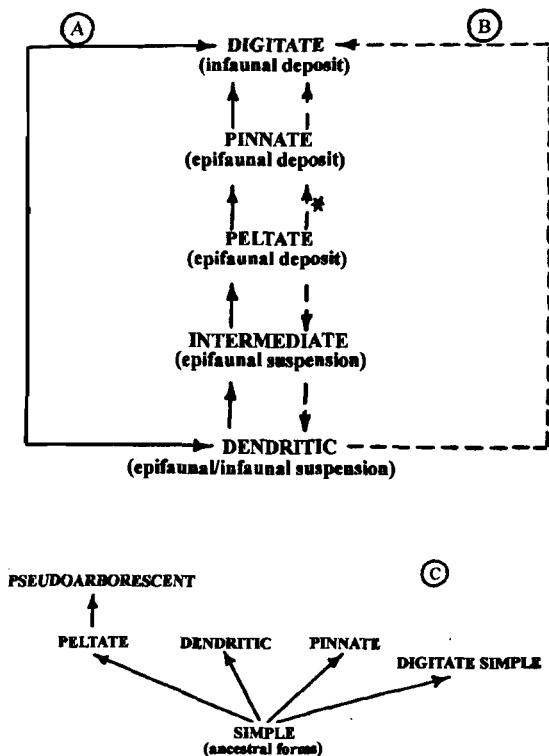


Fig. 2.3. Hypothetical phylogenetic relationship for key tentacle types of holothurians.

A, B from Roberts, 1982. \* In the original (Roberts, 1982, Fig. 2) the arrow is erroneously (as may be judged from the text) shown in the opposite direction

tures could be shield-like (peltate) tentacles (see Fig. 2.3, B) since, in his opinion, their formation requires minimal modification of podia. They might give rise to pinnate tentacles, and intensification of random branching has resulted (via tentacles of the *H. cinerascens* type) in the formation of dendritic tentacles.

It can be understood that one of the basic assumptions of these studies of the evolution of holothurian tentacles is the origination of these structures from podia. However, the problem of homology of holothurian tentacles is very complicated and has been the object of controversy for a hundred years (Semon, 1888; Bury, 1895; MacBride, 1914; Ivanova-Kazas, 1978; Smiley, 1986; Smith, 1988). It has been proven that oral tentacles of holothurians are formed independently of the radial canals of ambulacral system (Edwards, 1909; Neuth, 1916; Ohshima, 1918, 1921; Ivanova-Kazas, 1978; Smiley, 1986) and thus are not homologous to podia. Therefore the comparison between tentacle and podia structure can not be considered a conclusive argument in the analysis of the course of evolution of holothurian tentacles.

Observations of the development of *Apostichopus japonicus* (Levin, 1982a) and *Cucumaria japonica* (Naidenko & Levin, 1983) have revealed that, in the early developmental stages, the tentacles of these representatives of different orders, have similar fork-like shapes. Unlike the opinion found in the literature, the tentacle structure of aspidochirotids is not simpler than that of dendrochirotids. Rather quite the reverse.

Summarizing the available data, an independent origin of basic types of tentacles is probable (see Fig. 2.3, C). As shown in Section 2.2, the structures of the tentacles of selenkothurians and semperothurians are close to peltate and very different from dendritic ones. Therefore they seem to be derived from peltate tentacles rather than intermediate between peltate and dendritic tentacles.

When considering the phylogeny of the family Holothuriidae, the status of species of the subgenera *Selenkothuria* and *Semperothuria* of the genus *Holothuria* is most problematic. Despite the non-typical tentacles, their distinguishing feature is the structure of spicules which are plate or rod shaped.

The ecological role of spicules of body wall of holothurians is controversial. The opinion (Deichmann, 1958; Rowe, 1969; Thandar, 1995) of a high correlation between the ecology of Aspidochirotida and the structure of their spicules does not hold. The assumption of these authors that *H. (Selenkothuria)* and *H. (Semperothuria)* possess simplified spicules because of their exposed habitat in the water edge sites seems baseless. On the contrary, the typical habitat conditions in hydrodynamically intensive biotopes requires means for strong attachment. The opinion that an exposed way of life is obligatory is also obsolete. Both selenkothurians, and especially semperothurians, are found in crevices of cliffs, under coral fragments and even burrowed into loose sand (pers. observations; Féral & Cherbonnier, 1986). Rowe (1969, p. 124) believes that «...the degree of development of burrowing ability is evidently directly proportional to complexity of their [holothurian — V.L.] spicules».

However, many studies report a similar set of spicules in ecologically different forms. On the other hand, species with different spicules are found in the same ecological group. Thus spicules of the same type are functional for both the exposed and burrowed mode of living.

The strength of holothurian attachment in shelters is frequently independent of spicule structure and is provided by growth of the body diameter due to shortening of its length. *Holothuria edulis* are so tightly wedged into recesses of coral wall that a crowbar is necessary to remove them. This species possesses spicules in the form of tables with a totally reduced disc. The disc of tables of the closely related *H. atra*, which never utilizes shelters, is much less reduced. A very secure attachment in holes during summer estivation is also shown by *A. japonicus* which has a soft body wall and (in mature individuals) reduced spicules (Levin, 1982a). Thus the relationship between spicule structure in holothurians and their mode of life is not so unambiguous as believed Deichmann and Rowe.

Deichmann (1958) believed that primitive *Holothuria* possessed a set of spicules of numerous regular tables and regular smooth buttons, and plates in selenkothurians and semperothurians resulted from reduction of these structures. In contrast, Rowe (1969) believes that simple spicules are the most primitive, and holothurian phylogeny followed a trend of complication of skeletal elements in the body wall. Therefore Rowe places *Selenkothuria* and *Semperothuria* at the base of the phylogenetic tree of the genus *Holothuria* (though he assumes a probability of secondary simplification of spicules in these taxa).

The evidence on the structure of thin tentacles in *H. (Semperothuria) cinerascens* given in Section 2.2 indicates they are not homologous to those of dendrochirotid. Therefore there is no reason, as Rowe (1969) suggests, to treat them as primitive structures. The fact that a definite similarity between selenkothurians and semperothurians on the one hand and dendrochirotid on the other is not the result of close relationship is confirmed by data which reveal that representatives of those subgenera possess a set of triterpene glycosides characteristic for the rest of the representatives of the genus *Holothuria* and differing from glycosides of dendrochirotid (Elyakov & Stonik, 1986).

It may be also noted that *H. cinerascens* not only has the most «dendrochirotid» tentacles in the subgenus and the corresponding feeding mode, but also has a subventral mouth typical of deposit-feeders and not recorded in dendrochirotid. Information on age-dependent variations of spicules may also serve as an indirect argument in favour of the conclusion that selenkothurians and semperothurians represent evolutionary advanced forms. In the species of aspidochirotid and dendrochirotid analyzed for that purpose, only simplification or reduction of spicules, never their complication are reported to develop with advancing age. It is also notable that the table discs in young specimens of *H. (Semperothuria) surinamensis* are well developed while they become reduced with age (Deichmann, 1926). If it is assumed that phylogenesis of skeletal elements recapitulates at least in the principal features, holothurian evolution should be accompanied by a certain simplification of their spicules.

It is significant that one of the evidently most ancient species of the family, *H. impatiens* (see below) possesses the most regular spicules (both tables and buttons) among all the representatives of the family. Another ancient species, *H. arenicola*, also possesses regular spicules. Summing up the above, the concept of Deichmann seems most reasonable. Evidently, selenkothurians and semperothurians are evolutionary advanced forms adapted to specific trophic conditions of the surf-intertidal zone with large amounts of suspended food particles and lacking deposited particles. The base of the phylogenetic tree of

the genus *Holothuria* should be formed by species with regular spicules, such as *H. impatiens* and *H. arenicola*.

To understand the morpho-ecological evolutionary trend of Holothuriidae, one should try to specify a morpho-ecological type, ancestral for the family. It seems that for holothurians the only reasonable way of determining the age of species is biogeographical analysis, despite certain limitations inherent in this method (Krasilov, 1977).

Holothuriidae occur predominantly in warm water. A northward advance of the group is limited by 35° N; only one species, *H. (Panningothuria) forskali*, makes its way north with the Gulfstream to Britain and Scandinavia. Therefore the areas of occurrence of these holothurians are basically distinguished by latitudinal range. Two species inhabit more than one biogeographical area (Table 2.2). To understand the trends of morpho-ecological evolution, most interesting are two extremely broadly distributed pantropical species: *H. (Th.) impatiens* and *H. (Th.) arenicola*. These species inhabit both sides of the Isthmus of Panama which presents a possibility of assessing their minimum age. Since the closure of the Isthmus occurred not later than the Middle Miocene, their age is at least not less than 3–5 million years. Deichmann (1957) also supported the opinion of the antiquity of these species.

Table 2.2. Ecological characteristics of species of Holothuriidae with the greatest distribution. The description of living forms corresponding to the code number see in the text

Species	Distributio			Living form
	Indo-West Pacific	East Pacific	West-India	
<i>Holothuria (Cystipus) rigida</i>	+	+	-	A1.2.2.2.1
<i>H. (C.) inhabilis</i>	+	+	-	A1.2.2.2.2
<i>H. (Halodeima) atra</i>	+	+	-	A1.1.1
<i>H. (Lessonothuria) pardalis</i>	+	+	-	A1.2.2.2.2
<i>H. (Mertensiothuria) leucospilota</i>	+	+	-	A1.2.1.1
<i>H. (M.) fuscocinerea</i>	+	+	-	A1.2.2.2.2
<i>H. (Platyperona) difficilis</i>	+	+	-	A1.2.2.1.2
<i>H. (Semperothuria) flavomaculata</i>	+	+	-	A2.2
<i>H. (S.) imitans</i>	+	+	+ <sup>a</sup>	A2.2
<i>H. (Thymiosyca) arenicola</i>	+	+	+	A1.2.2.2.1
<i>H. (Th.) hilla</i>	+	+	- <sup>b</sup>	A1.2.2.2.2
<i>H. (Th.) impatiens</i>	+	+	+	A1.2.2.2.2

<sup>a</sup> Only near Bermudas (Panning, 1934). <sup>b</sup> Citations on distribution in West India *Holothuria gyrfifer* (= *H. hilla*) (Rowe, 1969; Clark, 1976) are erroneous (Pawson & Caycedo, 1980).

Rowe (1984) questioned the ability of larvae of echinoderms to cross the Pacific Ocean, and explained the amphipacific distribution of echinoderms by their penetration from the West and Central Pacific by a western route through the Atlantic. If this hypothesis is correct (and it is very thoroughly substantiated, at least for starfishes, by neontological and paleontological data), *H. (Th.) hilla* distributed in both Indo-West Pacific and near the western coast of South America, should be attributed to very «old» species. The opinion that this species might have previously inhabited the West Indies is supported by finding in this area a gigantic holothurian *H. (Th.) thomasi* (Pawson, Caycedo, 1980) taxonomically very close to *H. (Th.) hilla*.

Therefore the subgenus *H. (Thymiosycia)* may evidently be treated as a «parent» taxon in the morpho-ecological evolution of the genus. With respect to the ecology of representatives of this taxon *H. impatiens*, *H. arenicola* and *H. (Th.) hilla* are obligatory cryptic species (see Section 2.1). As evident from Table 2.2, most species of holothurians with wide geographic distribution refer to concealed forms. The only successful species that does not hide is *H. atra*. Thus it is evident that the ability to utilize shelters presents an important ecological feature enhancing evolutionary fitness.

The morpho-ecological evolution of the family Holothuriidae may be represented in the following way. The parent morphological type is a holothurian with a body that is oblong, rounded or pentagonal in section, podia confined to the ambulacral areas, and epidermal spicules shaped as regular tables. These animals are concealed in cavities under coral fragments and blocks or burrowed into the topmost layer of loose sand under such shelters. Closest to this type are representatives of subgenus *Thymiosycia* of the genus *Holothuria*, and a very specific genus *Labidodemas* which has very primitive morphological characters. Subsequent development of the group followed two basic directions.

1. Development of trophically generalized forms that have a vagil exposed life style associated with flattening of the ventral part of body and loss of locomotor function of the podia of dorsal ambulacres.

2. Development of specialized forms that utilized or rather, according to fundamental remark of Shvarts (1980) created an ecological niche of moderate-sized aspidochirotids with arborescently branched tentacles, capable of inhabiting the surf intertidal and consuming both suspended and deposited particles. *Selenkothuria* and *Semperothuria* are excellent examples of «local» (Shvarts, 1980) evolution characterized by generation of specific life forms within relatively narrow taxonomic limits. In fact, within the limits of the genus *Holothuria* was generated the character (arborescently branched tentacles) which is a basic taxonomic character at the level of order.

Morpho-functional evolution of epibenthic holothuriids was not accompanied by qualitative morphologic rearrangements and was essentially quantitative, an increase in the tentacle size. The latter course was realized completely in only one (though successful) species, *Pearsonothuria graeffei*.

Compared to Holothuriidae, Stichopodidae spread somewhat further into temperate waters. Disregarding *Parastichopus tremulus* which goes up to the Barents Sea but commonly inhabits the depths no less than 100 m, the northernmost representatives of the family are *A. japonicus* (around 47° N) and *P. californicus* (around 55° N), the southernmost — *S. mollis* (46° S). No species of stichopodids has as great a distribution as some holothuriid species.

The largest area is occupied by *S. chloronotus*, though even this species does not extend beyond the Indo-West Pacific. Only two representatives of the family, *Eostichopus regalis* and *Isostichopus badionotus*, are reported from two biogeographic regions — West India and West Africa. However the areas of their distribution are rather moderate.

I believe that relatively narrow areas of stichopodids may be particularly attributed to the fact that, unlike holothuriids, ecologically they are a very homogeneous group. It is composed only of representatives living exposed or regularly concealed. No burrowing (even temporarily) forms occur. Some conditions prevented ecological divergence in this family. The West Indies

where representatives of 3 genera not reported from Indo-West Pacific occur in a relatively small space, was undoubtedly an area of active species formation in the stichopodids. At the same time all these species are very close in their habits with a common life form.

Morpho-functional evolution in the orders Aspidochirotida and Dendrochirotida evidently followed different courses. In aspidochirotids the key trend of morphological transformations responsible for trophic specialization is the variation of shape of the tentacles whereas the body structure is relatively constant. A different situation arises with dendrochirotids. The shape of tentacles in all groups of this order remains fairly constant while the body structure (both internal and external) is subject to rather great variability.

The whole spectrum of body shapes of aspidochirotids may be represented as a range between *Labidodemas* (an oblong body, pentagonal in section with podia restricted to the radii) on the one hand, and *Stichopus* (a stout body, with a ventral sole covered by podia and a dorsal surface with only papillae on conic projections in the radii) on the other. Among dendrochirotids one can find forms corresponding to all members of this range. The convergence between dendrochirotids and aspidochirotids goes very far. One of most spectacular examples is an amazing parallelism of external body shape between representatives of the genus *Pentacta* and stichopodids. However, the variability in the limits of the order Dendrochirotida is much greater. It incorporates such sharply deviating forms as *Psolidae* and *Neothyonidium* that have no analogues in other orders.

## Chapter 3. BOTTOM SEDIMENTS AS SOURCES OF FOOD MATERIAL

### 3.1. SEDIMENT STRUCTURE AND COMPOSITION

The surface layer of bottom marine sediments is utilized by all benthic organisms as substrate for movement and attachment, and as shelter by some. Deposit-feeding animals, holothurians among them, also utilize it in a very specific manner, as food.

The term of «surface layer of sediments» is ambiguous, depending of whether used by a geologist, a oceanologist, an engineer or a biologist. From the biological point of view, it refers to a layer 20–30 centimetres thick at the water-bottom interface. Its lower boundary is the depth of penetration of burrowing animals responsible for biological transformation of the sediment.

Since various species of deposit-feeding holothurians ingest food particles from various horizons of the sediment, consideration should be given to the vertical variations in the composition, structure and distribution of some sediment food components.

The utilization of suspended and buried organic matter represents a widespread feeding mode in holothurians. The theory of this process is poorly developed (Hughes, 1980; Pyke, 1984). The basic reason for this is the illusive simplicity of the process (Boucot, 1981). In fact, the ingestion of particles of bottom sediment poses problems for investigation that never arise or are easily solved for other trophic groups, and requires special approaches to analysis of both the composition of food and the process of their consumption.

#### 3.1.1. METHODS

Methods for investigation of composition and properties of bottom sediments have been thoroughly described (Levin, 1987a). Therefore only a general overview is presented here. The methods may be divided into two groups: those including sediment collection by a special type of sampler with subsequent sample analysis in the laboratory, and *in situ*. (Such differentiation is somewhat arbitrary since sampling is done *in situ*.)

Several types of suction samplers have been utilized (Fig. 3.1). On hard grounds a sample includes all deposited particles including those associated with biofouling. On sands the movable flocculent film was collected up to the visually distinguishable boundary with relatively consolidated sediment. On silt, without a sharply distinguishable boundary between surface film and the substrate, sample collection was mainly oriented on facility of particle entrapment by water flow under a stabilized suction force.

The thickness of the sampling layer was calculated as the quotient of sample volume after sedimentation and the sampling area. Sedimentation



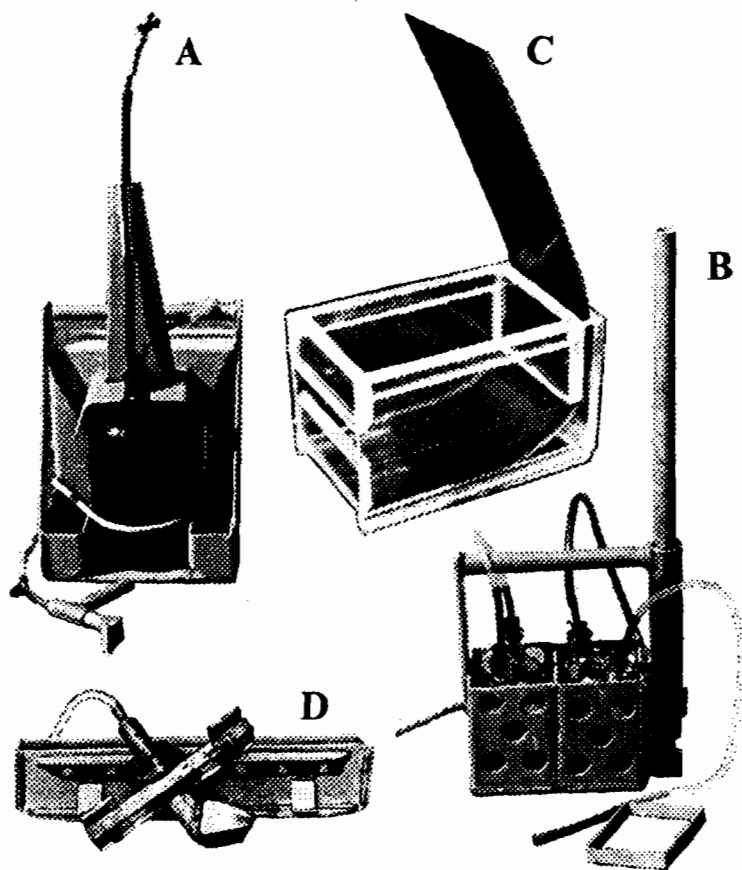


Fig. 3.1. Devices for sampling a surface layer of bottom sediments.

A: vacuum single-chamber suction device; B: box corer with flexible splitter; C: sampler for layer-by-layer sampling; D: air-lift device

time required for correspondence between the volume of sample and volume of natural sediment was measured first by a layer-by-layer sampler permitting collection of a bottom layer with fixed thickness. A convenient device for investigating of a surface sediments is the fractionated sampler (Levin, 1988b). An approximation of the fraction volume may be provided in submerged conditions which make this method close to those *in situ*.

**Sediment composition.** Sediment samples were subjected to wet screening using a set of 0.125; 0.25; 0.5; 1; 2; 4 and 8 mm sieves with addition of sodium hexametaphosphate as a disperser. The resulting dimensional fractions were dried at 105 °C and weighed to the nearest 0.01 g. From fractions

below 2 mm, 5 replicates of 100 particles were selected, weighed, and the average weight of one particle calculated. The number of particles in larger fractions was determined by direct counting.

The weights and numbers were used to plot cumulative size distribution curves and calculating the median particle diameter  $Md_{\phi}$ , average diameter  $M_{\phi}$ , dispersion  $\sigma_{\phi}$ , asymmetry coefficients  $\alpha_{\phi}$  and  $\alpha_{2\phi}$ , excess coefficient  $\beta_{\phi}$  (Shepard, 1976). The assessment of particle classification was made by calculating the standard entropy of grain size distribution  $H$  (Romanovsky, 1977).

The substance composition of particles was evaluated by microscopic analyzing each dimensional fraction and plotting distribution diagrams for particular types of particles. To establish similarity of substance composition of gut contents in specimens of some species from various areas, the Jacquard and Serensen-Chekanovsky coefficients were calculated (Pesenko, 1982). Comparison between dimensional composition of samples was provided by cluster analysis using the  $\chi^2$  criterion.

**Sediment structure.** *In situ* investigation of bottom surface layer was performed with a special profile camera capable of making microphotography of vertical profiles of bottom sediment, its surface and any other objects in the porthole plane. Movable surface layer structure was examined with a fractionating suction sampler (Fig. 3.2). In the laboratory the structure was studied from constant sediment preparations which were made by PVA as impregnator (see Fig. 3.2).

**Physical-mechanical characteristics.** Diver-operated devices were used (Levin, 1987a; see Fig. 3.2). Shear resistance was determined by a manual vane shear apparatus; internal friction angle by a submersible inclinometer; penetration specific resistance by different types penetrometers; and permeability by a pressed into bottom plunger with exhaust air valve.

The technique used in experiments for analysis of the impact of life activity of holothurians on physical characteristics of sediment is described in the Section 6.3.

**Bacteria and diatomic algae content.** It was studied in bottom sediment in the Vityaz Inlet at depths above 27 m (Levin et al., 1991). Samples for analysis of the vertical distribution of bacteria in the ground were taken by a 6-chamber vacuum sampler, cumulative samples of surface layer were taken by airlift sampler. Deposition volume of cumulative samples was determined after 2-3 days of sedimentation. Sediment weight in vacuum sampler was specified by weighing the sample on a filter of 2.0 mm pore diameter, with samples of near-bottom water serving as reference. Sediment volume was calculated assuming the volumetric weight of surface flocculated layer as 1.1 g-cm<sup>-3</sup> and that of underlying layers 1.8 g-cm<sup>-3</sup>.

### 3.1.2. SEDIMENT COMPOSITION

The vertical heterogeneity of composition and properties is an indispensable feature of bottom sediments, though its manifestation may be widely variable depending on particular conditions. Heterogeneity of the surface layer is important for epibenthic holothurians as well as those feeding within the sediment. Specially significant is the trophic role of an organically enriched

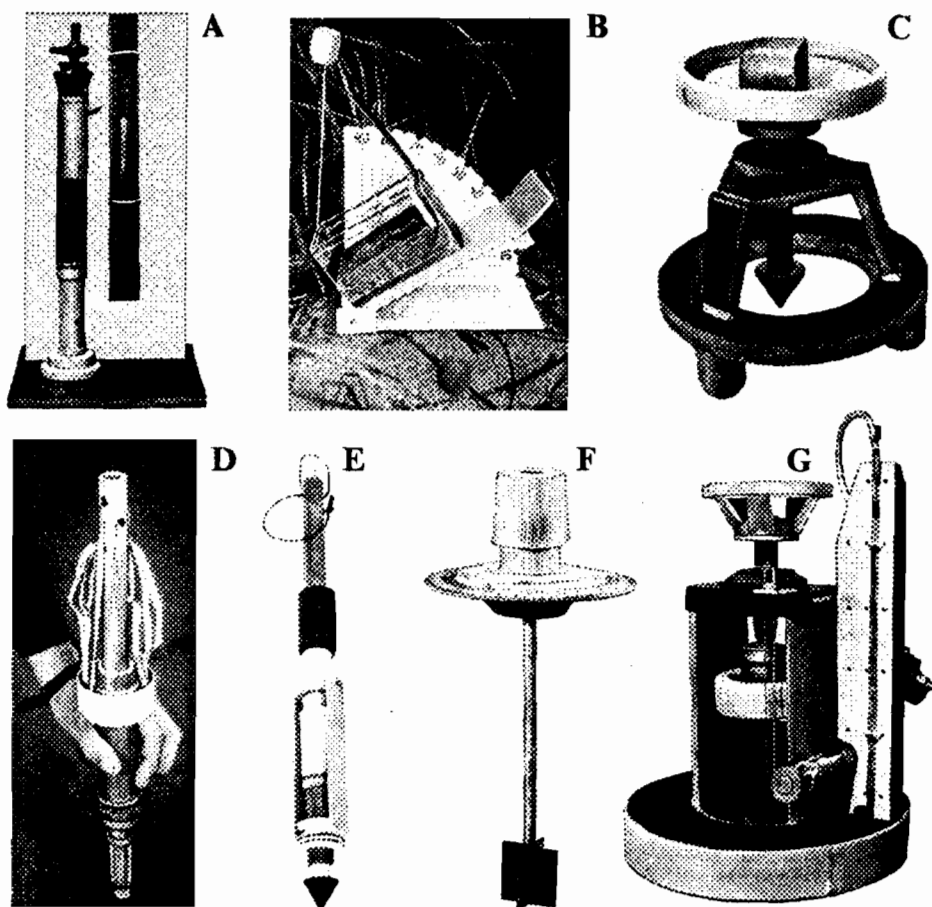


Fig. 3.2. Apparatuses for measuring physical properties and structure of bottom sediments.

A: apparatus for measuring permeability in laboratory; B: device to determine internal friction angle; C-E, G: penetrometers (C: equipped with loading platform; D, E: manual, G: screw-type); F: manual impeller

surface layer overlying consolidated «older» sediments. Epibenthic holothurians may directly utilize this layer. Infaunal ones utilize it by burrowing into the sediment.

The superficial layer has a very complex structure, which may be judged by the variability of the relevant terms: paste-like boundary layer (Sokolova, 1977), flocculent and gel-like layer (Andreeva & Agatova, 1982); semiliquid surface layer (Yablonskaya, 1969); unconsolidated flocculent upper layer (Sieburth, 1965); mobile organic silt (Hayes, 1964); film of organic matter (Parsons et al., 1982); predominantly organic sediment (microbial mat) (Revsbech et al., 1986); granular structures (pellets and aggregates of clayey particles of sandy dimension) (Rhoads & Young, 1970); pellet layer (Rhoads, 1974); acidified surface film closely connected with suspended substances (Gershovich & Grunduls, 1969).

This terms indicate basic features of the sedimental zone: porosity, water content, presence of aggregates of particles, primarily faecal aggregates (pellets) of bottom organisms, high organic matter content, mass development of microorganisms, close relationship with above-bottom suspension. In my opinion, one of the distinguishing characteristics of this layer is its high mobility and potential for resuspension. Therefore it is referred to here as «mobile surface layer» (MSL).

**Size and composition of particles.** Certain information on the distinctiveness and structure of the MSL may be found in qualitative photographs of bottom surface provided by any type of submersible cameras (Fig. 3.3). However more particular analysis of MSL properties and composition require specialized photographic equipment (Rhoads et al., 1978; Menzie et al., 1982; Rhoads, Germano, 1982, 1986)

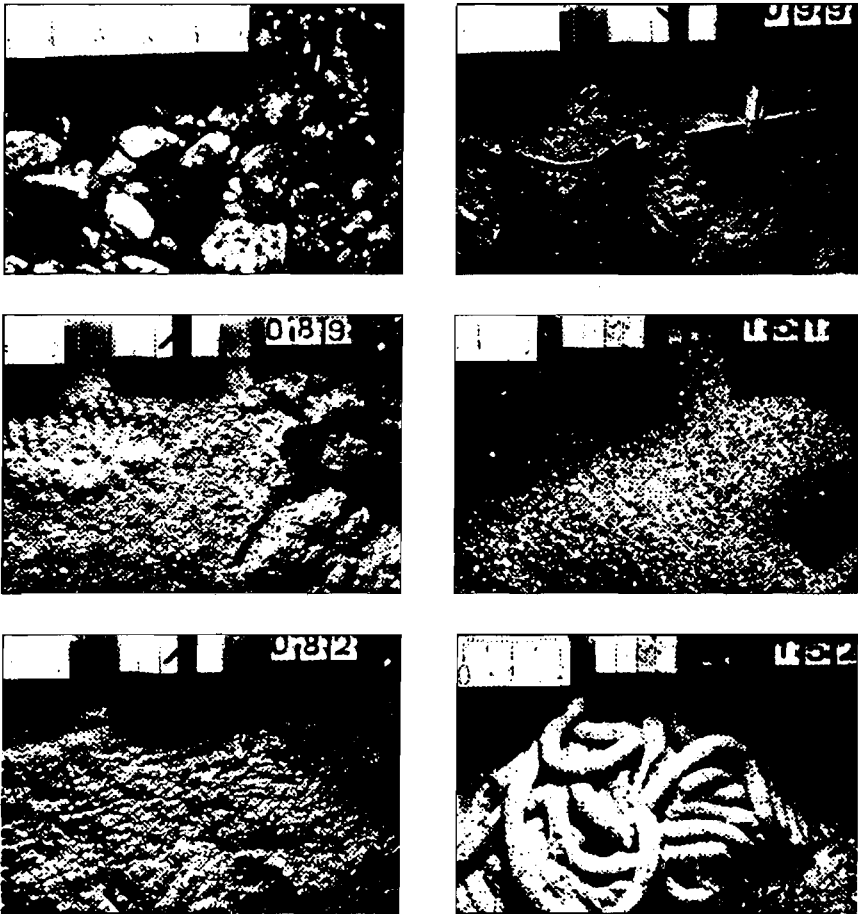


Fig. 3.3. Surface structure of loose sediments in Peter-the-Great Bay at sites with distinctive mobile surface layers

Photographs made by a specialized profile camera at sites with various bottom types, may show a wide range of variation in MSL thickness (Fig. 3.4). Uniformity of area distribution of this layer is basically the function of bottom microtopography. On bottoms with a large amount of holes and funnels, the thickness of the accumulated suspended sediment may reach 30 mm. It is quite evident from the photographs that in some cases suspension may accumulate over the surface with complex structure of microrelief formed by convexities and concavities, living plants and their remnants, polychaete tubes, etc. These structures form a network responsible for a sharp increase in the resistance of bottom particles to water induced displacements. Pellets of bottom animals form an easily distinguishable layer of 15–20 mm thick on some bottom.

Small-scale vertical variation in various parameters of bottom sediments have been the subject of extensive research (Reviews: Parsons et al., 1982; Rhoads & Boyer, 1982; Aller, 1982 etc). Particular publications (Rhoads & Young, 1971; Harvey et al., 1984) give data on particle size variation across sediment depth. However the scale of these variations is too big for trophic purposes. No data on vertical variability of substance particle composition have been published. For this purpose use was made of specialized «microtome» suction sampler (see Fig. 3.1).

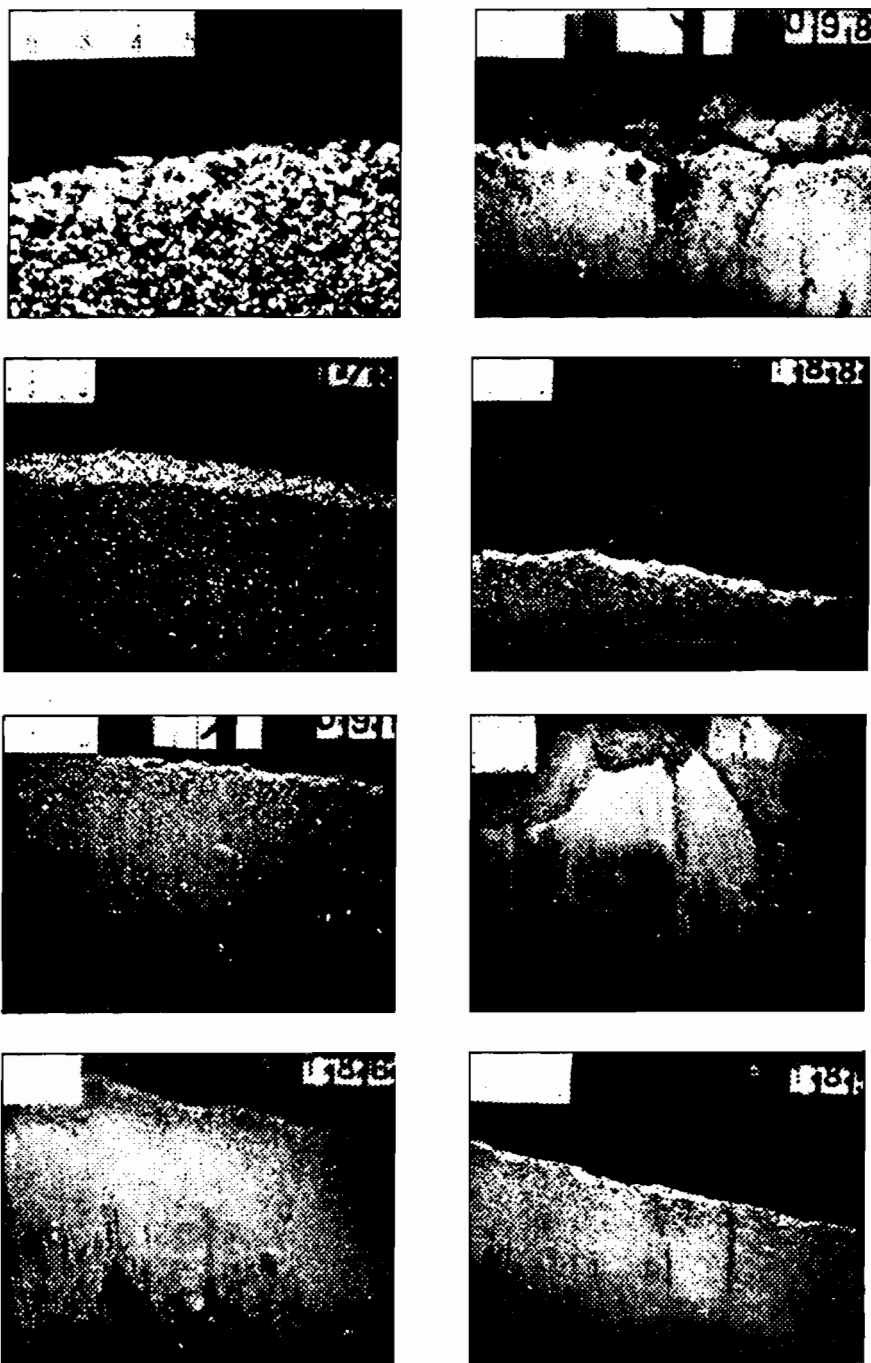
The particle size distribution pattern is relatively similar between samples and between various layers in a single sample (Fig. 3.5). Curve diagrams constructed on particle count principle were shifted rightward compared to their counterparts constructed on a weight basis. The curves indicate the presence of single particles between  $-2.5\phi$  and  $1\phi$ , a slight prevalence of particles less than  $3\phi$ , and no particles above  $1\phi$ . Average median particle diameter (by a count basis) in sediment subsamples varies about  $3.3\phi$ , and range does not surpass  $0.5\phi$ . Particular subsamples (e.g. II.5 and IV.5) possess practically similar distribution parameters.

Particles in samples analyzed by layer consist of molluscan shells and shell fragments; seaweed debris, echinoderm ossicles, crustacean shells, polychaete tubes, foraminiferans, diatoms, bryozoans, non-identified particles and animal parts. There is no general regularity in the relationship between particle composition and sediment depth.

The mineral particles in sand samples are 60–90 % of the total and are independent of depth of layer occurrence. Such particles are primarily fine fractions. Both mineral and biogenic particles may be predominant in coarser fractions. In subsample I.1 (silted ground) the percentage of mineral particles does not exceed 20 % the total.

Thus, the vertical microscale variability of dimensional and substance composition in the consolidated sand-bottom surface layer 3–6 mm in thickness is quite small. It can be ignored in the analysis of feeding of epibenthic deposit-feeding holothurians. In silted grounds the interface between MSL and the underlying sediment is indistinguishable, which adds uncertainty in the assessment of particles available to holothurians for feeding.

The size and composition of particles in bottom surface layer has been comprehensively studied in the Vityaz Inlet and near the shore of Popov and Russky Islands. The gut contents of *Apostichopus japonicus* collected at those areas was analyzed at the same time (see Sections 3.2.2 and 5.1.2). Samples taken from hard grounds corresponded with MSL. Samples from pebble and sand were indicative of the presence of particles from underlying sediment layers.



**Fig. 3.4.** Vertical sections of surface layer of bottom sediments in the Peter-the-Great Bay at sites with distinctive mobile surface layers

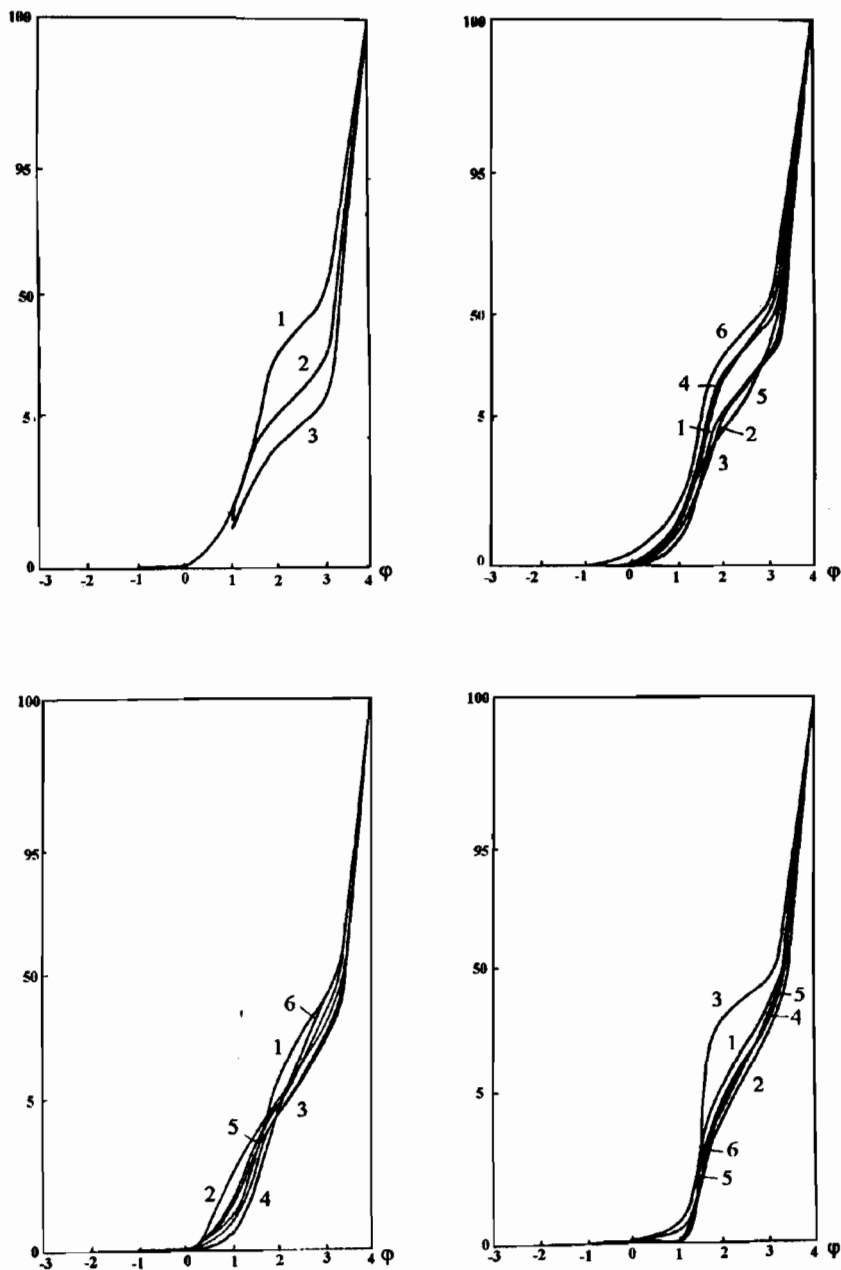
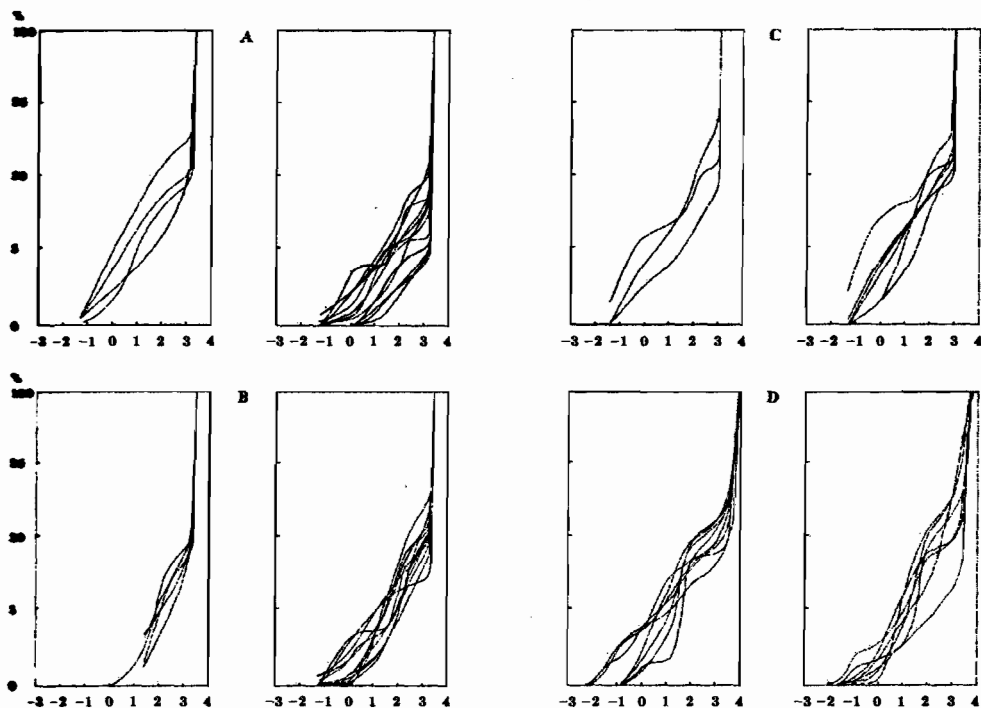


Fig. 3.5. Cumulative particle size distribution curves in layers in four bottom sediment samples from the Vityaz Inlet.

Sample 1 (three layers) from silted sediment at 0.5 m depth; samples 2, 3 and 4 (6 layers each) from sediment at 3 m depth. Approximate thickness of each layer is ca. 1 mm. Numbers on the diagram denote layers (from the top down)



**Fig. 3.6.** Particle-size distribution cumulative curves in the bottom surface layer (the left side of each diagram pair) and the gut contents of *Apostichopus japonicus* (right side).

**A:** boulder area; **B:** sand area; **C:** pebble area (near shore the Russky Island); **D:** pebble area (Vityaz Inlet)

The distribution pattern of particle size from three types of ground (boulder, pebble and sand) was different, although the difference between the first two types was minimal (Fig. 3.6).

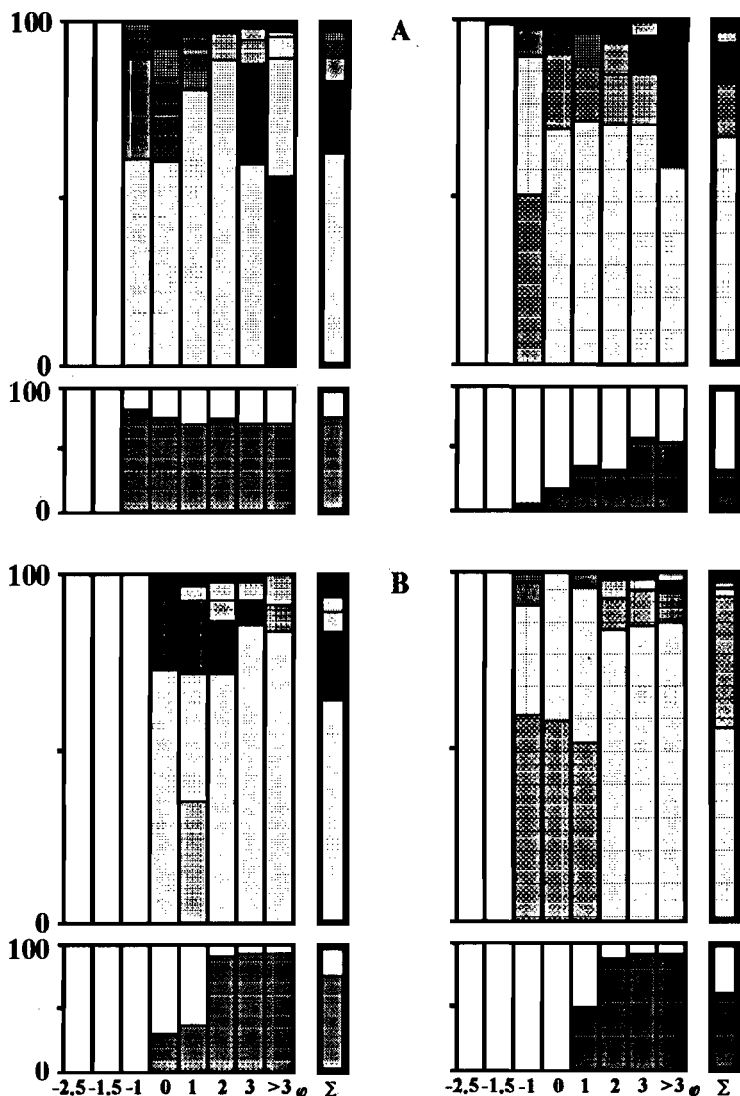
On a weight basis the particles from boulders had much coarser grains ( $>-1.25\phi$ ). The average median diameter of particles taken on boulder was  $0.29\phi$ ; on pebble,  $0.96\phi$ ; and on sand,  $2.53\phi$ .

The differences in dimensional composition in samples taken from boulder and pebble areas tend to diminish sharply with the particle count method. These samples are predominantly of average grain size. Samples from the sand area have a higher content of fine particles and less scatter in curve shape. The average median diameters of particles taken from boulder, pebble and sand areas are  $2.59\phi$ ,  $3.08\phi$  and  $3.10\phi$ , respectively.

Analysis of substance composition of sediments shows the type of biogenic particles most common on the bottom of the studied area are molluscan shells and their fragments (Fig. 3.7). Samples taken from the Vityaz Inlet are distinguished by the diversity of types of biogenic particles. Molluscan shell fragments amount to less than 50%. The most variable bottom substance from near shore Russky Island is from boulders. They are characterized by a conspicuous amount of such relatively scarce types of biogenic particles as polychaete tubes and fragments of barnacles shells. The volume of molluscan shells is comparatively low,  $<50\%$ . In pebble areas, molluscan shells comprise 95%. In addition to molluscan shell fragments, remnants of *Zostera* are an important component in sand samples.

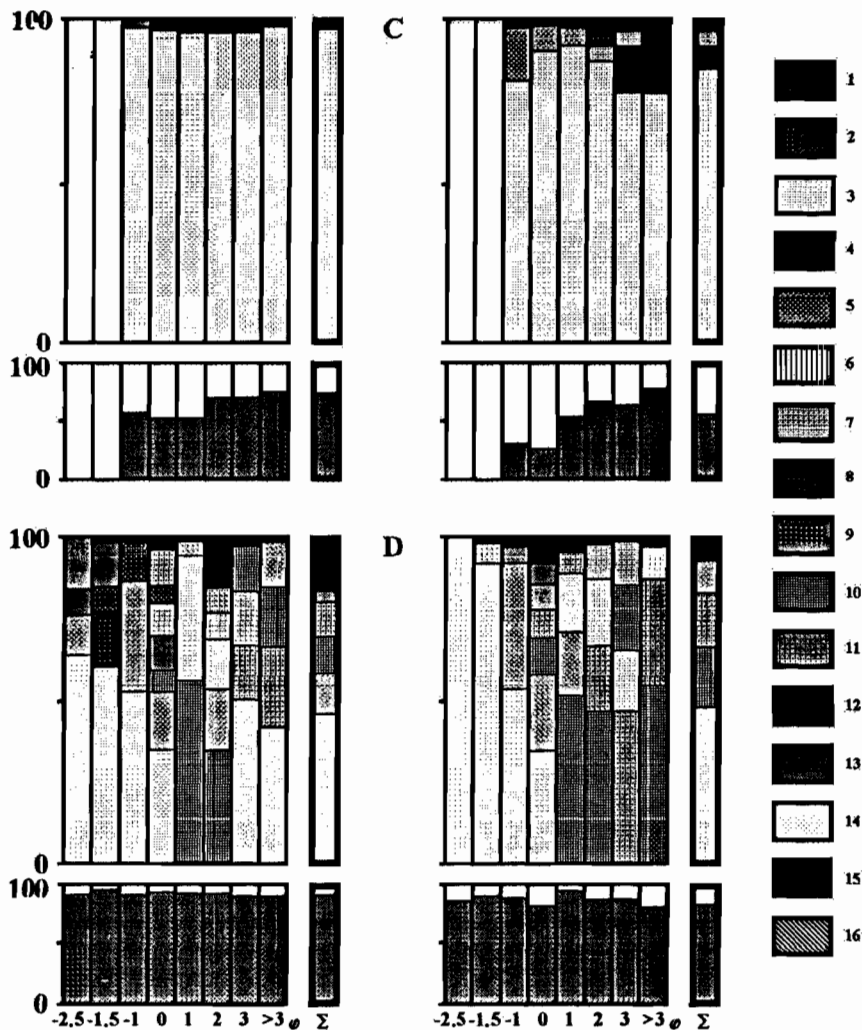


Samples taken from boulder and pebble areas are identical in distribution of mineral and biogenic particles. The percentage of mineral grains in each dimensional fraction is very similar: 70–90 %. In samples from the sand area, coarse and fine fractions differ greatly in mineral particle content. Thus, in



**Fig. 3.7.** Substance composition in bottom sediment samples and gut contents of *Apostichopus*. A: Boulder area, B: sand area, C, D: pebble area (C — near the shore of Russky Island, D — Vityaz Inlet). Content of mineral particles in size fractions (left side) and the entire the sample (right side). Upper side). The following notations are specified for the Figures 3.7 and 3.9: 1 — mineral particles; 2 — ments of algae; 6 — bryozoans; 7 — foraminiferans; 8 — aggregates of fine particles; 9 — ossicles of barnacles; 14 — fragments of corals; 15 — crustaceans and their shells; 16 — sponges

fractions coarser than  $0\phi$ , mineral particles are essentially missing, whereas they amount to 80–90 % in finer fractions.



*chopus japonicus*.

Inlet). For each bottom type left side: sediment sample; right side: gut contents. Lower rectangles: Content of biogenic particles in size fraction (left side) and the entire bottom type (right side); 2 — polychaete tubes; 3 — molluscan shells and shell fragments; 4 — calcareous algae; ossicles of echinoderms; 10 — non-identifiable particles; 11 — diatoms; 12 — alcyonarians; 13 —

**Distribution of bacteria and diatoms.** Metabolically the sediment surface is an extremely important component of the whole sediment mass. This layer contains the bulk of the bacteria, microphytobenthos, and micro- and meiofauna. Most representative among organisms inhabiting the upper bottom layer are bacteria and diatoms. Although these organisms are primarily responsible for the trophic value of substratum, no literature data are available on their spatial distribution.

Bacteria and diatomic algae biomass in MSL in the Vityaz Inlet, calculated per bottom unit area differed for various sites by 3–4 orders of magnitude (Levin et al., 1991). The biomass of bacteria from sand was somewhat above that from stone, while it tended to show a sharp rise by an order of magnitude on silt. The diatom content for silt was also high. However its reduction on stone bottoms was negligible (one site even had the highest value). The lowest biomass was for sand.

The same parameters on a per unit volume are relatively constant for various sites. A tendency for an increase for bacteria occurs in the stone-sand-silt sequence. The content of diatoms in sediment per unit volume in sand and silt is practically identical, being somewhat enhanced on hard bottom though the order of magnitude is the same.

Most observation sites indicated a definite tendency for inverse relationship between biomass of bacteria and diatoms. As a result, the values of cumulative biomass of the two groups remain very close, the extreme values being 3.6–25.4 mg·ml<sup>-1</sup>.

The values of bacterial density in bottom surface film are the highest values for marine sediments (Dale, 1974; Sorokin, 1977). The density and biomass of diatoms are average for coastal waters (Bodyanu, 1979; Taasen & Hoisaeter, 1981). The estimation of bacterial quantity across the sand bottom surface layer for three sites is:

Sediment layer (mm)	Quantity of bacteria (10 <sup>9</sup> cell·ml <sup>-1</sup> )		
0–20	12.5	10.8	11.8
20–50	7.6	–	5.5
50–200	2.9	0.5	3.6
200–500	–	0.5	–
500–1000	0.1	–	–

Thus, the content of bacteria is highest in a microlayer 20 mm thick corresponding to the mobile surface layer. In the underlying microlayer, the bacterial quantity is twofold less while at a depth between 100–1000 mm is 20–100 fold less.

These results indicate the importance of information on the thickness and composition of the bottom surface layer and content of bacteria and microphytobenthic organisms for analysis of the feeding behavior of deposit-feeding animals.

### 3.2. COMPOSITION OF FOOD PARTICLES

Presently the accepted term for the gut contents of holothurians is «food particles». However it should be noted that sometimes much or even most of the «food particles» is not digested and not assimilated by holothurians, hence

it cannot be considered food. In any case examination of the gut contents is the key method of trophic analysis of this group as well, characterizing such important parameters as the rate of digestion, feeding selectivity, etc.

For characterization of grain size of small samples of gut contents, no standard methods analysis are applicable. Microscopic methods are required. Even in cases when the sample size is adequate for screen analysis, the purpose of comparison of particle size distribution by statistical methods (e.g.  $\chi^2$  criterion) would require measurements of particle number in dimensional fractions rather than mass measurements. This provision also stipulates the use of specialized approaches.

It should be noted that in most instances requiring sediment grain size characterization (in geology, sedimentology, lithology), the methods are basically oriented toward the analysis of the set of natural particles formed under particular physical conditions of a sampling site. In such cases, the specific type of curve should be treated as an integrated characteristic of the sediment formation background (Kochemasov & Poyarkov, 1980). As for gut contents, even for holothurians collected from similar sites, only for some species this content represent the origin of the relevant sediment. In most species the gut contents are representative of a cumulative sample of heterogeneous particles, e.g. those collected from the top and bottom of a coral colony, or on and below a sediment surface.

### 3.2.1. METHODS

Gut contents were analyzed in both freshly collected holothurians and samples fixed by 70 % ethanol or 4 % formaldehyde. Samples greater than 10 g were treated according to the method described in Section 3.1.1. Smaller particles obtained after treatment with a dispersing agent were distributed on a slide. Particle composition and size were analyzed with a microscope.

The quantitative dynamics of bacterial cells in the gut were analyzed in specimens of *Apostichopus japonicus* collected in the Stark Strait of Peter-the-Great Bay. Evisceration of adults was effected by injecting fresh water into body cavity. The eviscerated intestines were divided into three longitudinal sections and placed in sterile flasks. A weighed portion of the contents of anterior and posterior portions of the guts were taken for direct count of microorganisms on filters. Young *A. japonicus* were dissected and the gut contents distributed across the slide, stained by histological stains and counts made.

### 3.2.2. THE JAPANESE SEA CUCUMBER *APOSTICHOPUS JAPONICUS*

Within its vast range *Apostichopus japonicus* inhabits various types of sites. The composition of sediment particles used by this holothurian is extremely variable. *A. japonicus* consumes material heterogeneous in origin and composition. The coarsest gut particles are up to 12 mm in size (Levin, 1982a). The size distribution of particles taken from the guts of holothurians from various habitats (boulder and rock, pebble, sand) are somewhat different (see Fig. 3.6).

On a weight basis the size frequency distribution a sediment from hard bottom indicate particles  $>-1.25\phi$  and a prevalence of medium-sized grains. Relatively fine particles occurred in samples from sand. Samples from a pebble bottom are shifted toward medium-sized particles, with a high content of coarser particles. The average median diameter of particles in the gut of *A. japonicus* is  $2.25\phi$  for boulder,  $0.60\phi$  for pebble, and  $2.28\phi$  for sand.

Differences in particle distribution pattern in samples of a holothurians from various type grounds found by the count method are not clear. The average median diameters are  $3.11\phi$  for holothurians from boulders;  $2.50\phi$  from pebbles; and  $2.96\phi$  from sand. With the count method, the range of particle size variability is sharply reduced (2-3 fold) compared to the values from weighing (Table 3.1).

**Table 3.1.** Characteristics of granulometric composition of the intestinal contents of *Apostichopus japonicus* and the uppermost layer of bottom sediment. Key to references: M— according to the mass (weight) of particles, N — according to the number of particles

Region	Samples	Number of individuals	Method	Md $_{\phi}$		$\sigma_{\phi}$	
				Range	$\Delta$	Range	$\Delta$
Russian Island, Karamzina Island	Intestine	310	M	-0.44-3.55	3.99	0.49-2.15	1.66
			N	2.10-3.18	1.08	0.10-1.26	1.16
Island	Sediment	12	M	-0.50-2.93	3.43	0.39-1.62	1.23
			N	1.75-3.07	1.32	0.28-1.20	0.95
Vityaz Inlet	Intestine	8	M	-0.40-1.70	2.10	0.68-1.92	1.24
			N	2.00-3.50	1.50	0.55-1.17	0.62
	Sediment	12	M	-1.15-1.50	2.65	0.60-1.67	1.07
			N	2.30-3.30	1.00	0.64-1.20	0.56

It should be noted that individual mass of particular size particles (characterizing their density) in coarse fractions of the gut contents of *A. japonicus* is much greater than for tropical holothurians (see below). Thus, the average mass of a single 1 mm particle from gut of *A. japonicus* is  $1.9 \pm 1.5$  mg, while in five holothurian species from Nhatrang Bay it is  $1.4 \pm 0.3$  mg. No appreciable difference in particle density occurs in fine fractions.

The gut contents of *A. japonicus* in the regions studied consist of shells and shell fragments of molluscs and barnacles; fragments of algae and sea grasses; ossicles of echinoderms; foraminiferans; diatoms; small crustaceans and their shells; polychaete tubes; calcareous algae; bryozoans; aggregates of fine particles; and non-identifiable particles and organisms.

The particle substance composition in *A. japonicus* gut varies between samples of various ground types and within each of the three sample groups (see Fig. 3.7). In most cases the predominant biogenic particle type is molluscan shells and shell fragments. In Vityaz Inlet the content of molluscan shells is reduced to minor fractions compared to coarser ones, while the proportion of diatoms and non-identifiable particles increases.

In other samples the corresponding relationship was hard to specify because of the predominance of mollusc shells.

The difference in particle composition in the gut of holothurians from various types of bottom is distinguishable between mineral and biogenic particles. In samples from hard bottoms a tendency for a small amount of coarse mineral particles is evident.

Mineral particles increase in number with fraction size reduction from coarse to fine. The overall mineral particle in the gut contents is moderate: 27-50 % of the total particle content in a sample. In the gut of holothurians from a pebble bottom, mineral particles account for over 1/2 of their total contents. Coarse fractions (>1 mm) are basically represented by biogenic particles, finer ones by almost completely mineral particles. In samples from Vityaz Inlet the greatest content of biogenic particles in *A. japonicus* gut is reported either in coarse fractions, or in fine ones, or in both simultaneously. In samples taken on sand no mineral particles >0 $\phi$  are present. Those of 1.3 $\phi$  are represented poorly. In fractions <2.3 $\phi$ , mineral particles predominant (80-90 %) over biogenic ones. The average content of mineral particles in samples from this sediment is about 50 % of the total amount.

### 3.2.3. TROPICAL ASPIDOCHIROTIDA

In holothurians inhabiting coral reefs of the Indo-West Pacific, the greatest relative mass of gut contents has been reported in *Labidodemas rugosum* and *Holothuria atra*: 243 and 105 % of the mass of body wall. In other species this index is much lower, between 10 and 80 %.

The grain size range in particular species of Aspidochirotida is highly variable (Table 3.2). The greatest median particle diameter (-2.6 $\phi$ ; 6.1 mm) is in *H. atra*; the least (3.3 $\phi$ ; 0.1 mm) in *A. lecanora*, *B. argus* and *P. graeffei*, and *S. variegatus*. The greatest range of Md $\phi$  (4.9 $\phi$ ) is reported in *H. atra*, the least (0.2 $\phi$ ) in *H. strigosa*.

Table 3.2. The distribution and size range of particles ingested by tropical Holothuriidae

Species	Source of data	Number of individuals	Md $\phi$	$\Delta$ Md $\phi$	Size of species range*	Spreading on reefs <sup>a</sup> b
<i>Actinopyga echinites</i>	PO	3	0-2.3	2.3	11	II
	Rob	1-9	0-1.3	1.3		
	Mas	-	2.8			
<i>A. lecanora</i>	PO	18	0.7-2.3	1.6	10	II
	Yam	20-30	3.3			
<i>A. mauritiana</i>	Rob	1-9	3.3 $\pm$ 0		14	III
	PO	19	0.7-2.2	1.5		
<i>Bohadschia argus</i>	Lawr	5	2.3		8	II
	PO	12	0.9-2.1	1.2		
	Rob	1-9	3.2 $\pm$ 0			
<i>B. bivittata</i>	Mas	-	0.3		3	-
	Yam	20-30	1.3			
<i>B. tenuissima</i>	Rob	1-9	0.7-1.7	1.0	9	I
	PO	15	0.2-0.5	0.3		
<i>B. vittensis</i>	PO	1	1.7		7	I
	Yam	20-30	1.0			
<i>Pearsonothuria graeffei</i>	PO	24	2.1-2.3	0.2	5	I
	Rob	1-9	2.3-3.3	1.0		
<i>Labidodemas semperianum</i>	PO	5	-1-1.8	2.8	6	I
<i>L. rugosum</i>	PO	4	-2.9-1.1	4.0	7	I
<i>Holothuria (A.) coluber</i>	PO	3	0.8-2.3	1.5	3	I
	Rob	1-9	0.7-2.3	1.4		

Table 3.2 — continued

Species	Source of data	Number of individuals	Md <sub>φ</sub>	Δ Md <sub>φ</sub>	Size of species range <sup>a</sup>	Spreading on reefs <sup>b</sup>
<i>H. (A.) pyxis</i>	PO	2	-1.0-0.7	1.7	3	I
<i>H. (H.) atra</i>	PO	21	-2.6-2.3	4.9	15	III
	Yam	160	0.2-1.3	1.1		
	Rob	1-9	1.0-1.7	0.7		
	Lawr	17	-1.6-2.3	3.9		
	Mas	-	1.5			
<i>H. (H.) edulis</i>	PO	11	-1.0-2.3	3.3	11	III
	Yam	20-30	1.3			
	Rob	1-9	1.7-2.3	0.6		
<i>H. (L.) pardalis</i>	PO	9	1.0-2.3	1.3	15	II
<i>H. (M.) fuscocinerea</i>	PO	1	0.5		10	I
	Rob	1-9	1.7±0			
<i>H. (M.) leucospilota</i>	PO	13	-1.7-1.0	2.7	16	I
	Rob	1-9	0.3-2.3	2.0		
	Lawr	10	-2.0			
	SI	6	1.3			
<i>H. (M.) pervicax</i>	PO	8	0.3-2.3	2.0	12	I
	Mas	-	2.2			
<i>H. (S.) cinerascens</i>	PO	14	-2-0	2.0	13	III
	SI	50	0.4			
<i>H. (S.) flavomaculata</i>	PO	1	2.3		4	I
	Yam	40-60	1.7-2.3	0.6		
<i>H. (Th.) arenicola</i>	PO	14	1.3-2.6	1.3	12 <sup>c</sup>	II
	Ham	5	1.3-2.3	1.0		
	Ham	5	1.2-1.9	0.7		
<i>H. (Th.) hilla</i>	PO	10	-0.8-1.0	1.8	15	I
<i>H. (Th.) impatiens</i>	PO	12	1.1-2.2	1.1	15 <sup>c</sup>	II
	SI	14	2.3			
<i>H. (Th.) strigosa</i>	PO	2	0.5-0.7	0.2	2	I

Key to references: PO = pers. observ.; Rob = Roberts, 1979; Yam = Yamanouti, 1939; SI = Sloan, 1979; Lawr = Lawrence, 1980; Ham = Hammond, 1981, 1982b; Mas = Massin & Doumen, 1986.

<sup>a</sup> Size of species range — number of regions according to Clark, Rowe (1971). <sup>b</sup> Number of reef zones and subzones: I = 1-3; II = 4-6; III = 7-10. <sup>c</sup> Also inhabit Atlantic Ocean.

Most ingested particles are represented by coral fragments, coral sand, segments of calcareous algae, shells of gastropod molluscs, and tests fragments and spines of sea urchins (Levin, 1979b). Terrigenous particles, fragments of non-calcareous algae and other components are rare. The microscopic analysis of fine fractions show the presence of spicules of sponges and holothurians, foraminiferans, and detritus particles in most samples.

In most groups of holothurians the composition of microparticles are extremely variable inter- and intraspecifically from various habitation sites. The gut contents of holothurians collected in coastal reef areas is particularly diverse, primarily in the coastal part of beyond the reef lagoon. The food particles of *H. cinerascens*, *H. flavomaculata*, and *H. leucospilota* inhabiting this zone consist of coarse terrigenous particles, and various remnants of terrestrial origin. The gut of *H. erinaceus* from sheltered rocky beaches of the Efate Island, New Hebrides contains coarse (12×2 mm) fragments of green algae.

The analysis of the gut contents of *H. (Th.) hilla* (Table 3.3) show the dependence of size and composition of food particles on body size. Holothurians were collected from two regions with very different conditions: in the nearshore zone beyond the reef lagoon of the reef bordering the Upolu Island (Western Samoa) and in the semi-sheltered internal lagoon of South Nilandu atoll (the Maldives) with coral grounds. During initial increase in holothurian body size, the size of ingested particles increases while subsequent increase in body size may be associated with a decrease in food particles size.

**Table 3.3.** Composition of food particles (%) ingested by *Holothuria hilla* of different body sizes. Key to references: C = coral fragments, S = coral sand, M = mollusc shells, T = terrigenous particles, H = Halimeda, N = nonidentified particles

Dry body weight(g)	Md $\phi$	Particle size, $\phi$ -units			Composition
		<-1.0	-1.0+4.0	>4.0	
Upolu Island, West Samoa					
2.5	0.5	9.4	89.7	0.9	M, N, T
6.2	-0.3	30.1	69.9	0	T, M
13.4	0.3	13.7	86.2	0.1	C, H
18.2	0.8	10.1	89.6	0.3	H, C, S
18.9	0.1	5.8	94.2	0	C, S
19.1	-0.7	41.0	58.9	0.1	H, S
On average	0.1 $\pm$ 0.5	18.3 $\pm$ 14.0	81.4 $\pm$ 1.4	0.2 $\pm$ 0.3	
South Nilandu Atoll, Maldives					
6.1	1.0	4.2	95.8	0	H, S
7.5	-0.5	39.6	60.4	0	H, S
10.9	-0.7	39.7	60.3	0	H, S
26.1	-0.1	26.5	73.3	0.2	H, S
On average	-0.1 $\pm$ 0.8	28.0 $\pm$ 1.7	73.0 $\pm$ 1.7	0.1 $\pm$ 0.1	

A detailed study of food particle composition for five species of aspidochirots from Nhatrang Bay disclosed sharp differences between particle size distribution measured by weighing and that from particle counts (Table 3.4). In the first case the range of Md $\phi$  is 3.83 $\phi$  and range of  $\sigma\phi$  is 1.69 $\phi$ . The values for the second case was 0.68 $\phi$  and 0.35 $\phi$ , respectively. In some samples the difference in the pattern of particle size distribution determined by the two methods turned to be especially sharp.

**Table 3.4.** Main characteristics of particles sizes in the intestinal contents of holothurians from Nhatrang Bay

N	Species	Region	Method	Md $\phi$	M $\phi$	a $\phi$	a $_{2\phi}$	$\beta\phi$	$\sigma\phi$	H
1	<i>Actinopyga lecanora</i>	Kaуда	M	1.43	1.51	0.24	-0.35	1.44	0.33	0.50
		Inlet	N	2.06	1.98	-0.14	-0.09	0.43	0.58	0.42
2	<i>Holothuria atra</i>	Rocher	M	-0.14	0.06	0.14	0.11	0.50	1.44	0.94
		Noir Island	N	2.32	2.45	0.33	-0.08	1.28	0.39	0.26
3			M	1.00	0.43	-0.34	-0.38	-0.30	1.69	0.95
			N	2.47	2.62	0.34	-0.38	0.99	0.44	0.19
4		Tortue Island	M	-0.26	-0.20	0.04	-0.02	0.67	1.49	0.92
			N	2.32	2.34	0.04	-0.37	1.09	0.50	0.295



Table 3.4 — continued

N	Species	Region	Method	Md <sub>p</sub>	M <sub>p</sub>	a <sub>p</sub>	a <sub>2p</sub>	β <sub>p</sub>	σ <sub>p</sub>	H
5	<i>H. leucospilota</i>	Rocher	M	0.62	0.11	-0.26	-0.49	0.36	1.95	0.89
			N	2.47	2.62	0.34	0.08	0.85	0.44	0.14
6		Noir	M	0.07	0.18	0.07	-0.09	0.48	1.56	0.91
			N	2.32	2.45	0.33	-0.04	1.24	0.39	0.20
7		Island	M	-1.77	-0.84	0.46	0.65	0.22	2.02	0.95
			N	2.25	2.06	-0.38	-0.38	1.24	0.50	0.34
8		Tortue	M	0.07	0.12	0.05	0.16	1.02	0.89	0.72
			N	2.18	1.83	-0.55	-0.83	1.19	0.65	0.44
9	<i>H. edulis</i>	Rocher	M	0.86	0.71	-0.12	-0.26	0.39	1.29	0.85
			N	2.32	2.34	0.04	-0.28	1.00	0.50	0.34
10		Noir	M	1.29	0.74	-0.36	-0.44	0.40	1.51	0.90
			N	2.40	2.53	0.32	0.27	0.63	0.41	0.15
11	<i>Pearsonothuria graeffei</i>	Island	M	2.06	1.49	-0.53	-0.67	0.61	1.07	0.75
			N	2.74	2.69	-0.14	-0.62	0.81	0.37	0.16
12	<i>Stichopus chloronotus</i>	Rocher	M	0.42	0.29	-0.08	-0.14	0.27	1.55	0.96
			N	2.40	2.50	0.23	-0.39	0.88	0.44	0.26
13		Noir	M	0.86	0.46	-0.25	-0.49	0.46	1.60	0.91
			N	2.18	2.12	-0.08	0.39	0.44	0.72	0.41
14		Tortue	M	0.51	0.64	0.08	0	0.27	1.49	0.84
			N	2.40	2.50	0.23	-0.39	0.89	0.44	0.22

I — according to the mass (weight) of particles, N — according to the number of particles.

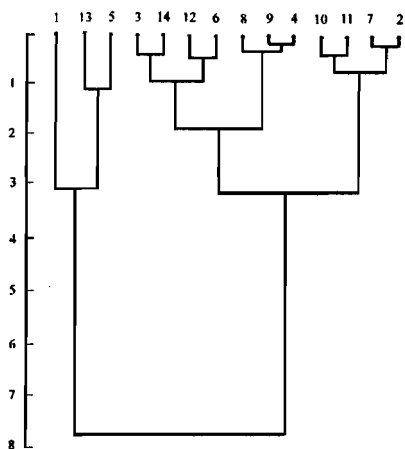


Fig. 3.8. Comparison of the particle size distribution of the gut contents of holothurians from Nhatrang Bay.

Number on horizontal corresponds to sample number in Table 3.4

As evident from the dendrogram constructed from the cluster analysis of the data (Fig. 3.8), four of the six groups distinguished may be united with respect to collection site. It should be noted that the analytical procedures neglect the presence of particles coarser than 2–3 mm. Such particles are very important in the total mass of a sample though their number is extremely small. A different pattern is obtained from the comparison of the maximal size of food particles (Table 3.5). In *A. lecanora* and *P. graeffei* the maximum size of entrapped particles is 2 mm; in *H. edulis* and *S. chloronotus*, 3 mm; in *H. atra*, 5–7 mm; and 7–8 mm, the largest, are in the gut of *H. leucospilota*.

The applied grading parameters — dispersion and entropy — show close intercorrelation (see Table 3.2). However, assessment of grading with respect to particle weighing and counting leads

TABLE 11. The number of particles (upper figures) and average mass (mg) of one particle (lower figures) in the intestinal contents of holothurians. Samples of conspecific individuals of the same region are presented as average values

Species	Region	Sieve size of particles (mm)									
		<0.25	0.25	0.5	1	2	3	5	7	8	
<i>Actinopyga lecanora</i>	Kauda Inlet	390372	299348	10323	499	19	1	0	0	0	
		0.014	0.061	0.23	0.9	3.6	14				
<i>Holothuria leucospilota</i>	Rocher Noir	970021	77705	14285	2644	433	60	9	4	1	
	Island	0.005	0.070	0.28	1.7	6.4	26	102	407	1360	
<i>H. leucospilota</i>	Tortue Island	316832	95045	47785	11028	581	67	5	2	0	
		0.009	0.073	0.44	1.9	5.7	23	91	360		
<i>H. atra</i>	Rocher Noir	450968	57950	9318	2495	326	59	5	0	0	
	Island	0.005	0.064	0.27	1.4	6.2	25	91			
<i>H. atra</i>	Tortue Island	690316	119613	28588	7987	1323	223	21	6	0	
		0.006	0.69	0.51	1.6	7.0	28	110	450		
<i>H. edulis</i>	Rocher Noir	72086	13692	3371	386	29	3	0	0	0	
	Island	0.006	0.065	0.26	1.3	4.3	17				
<i>H. edulis</i>	Tortue Island	597008	32679	6331	946	124	12	0	0	0	
		0.005	0.070	0.28	1.5	6.4	26				
<i>Pearsonothuria graeffei</i>	Tortue Island	832650	46174	6648	696	23	0	0	0	0	
		0.005	0.032	0.18	0.8	2.8					
<i>Stichopus chloronotus</i>	Rocher Noir	303311	59811	10677	1422	195	43	3	0	0	
	Island	0.004	0.062	0.28	1.6	6.3	26	92			
<i>S. chloronotus</i>	Tortue Island	244342	139800	24429	5255	537	27	1	0	0	
		0.006	0.050	0.37	1.6	6.0	24	96			

Composition of food particles

to extremely variable results. According to the accepted classification (Romanovskiy, 1977), most samples in the first case would be specified as ungraded, while particle count analysis would be specified as thoroughly and moderately graded.

The following particle types were distinguished in the gut contents: mineral particles; calcareous sandstone; fragments of corals, molluscs, barnacles and crab shells; bryozoans; polychaete tubes; algae; spines and tests fragments of sea urchins; spicules of alcyonaria and sponges; foraminiferans; unidentified animals and their remains.

The particle composition in the gut contents of various holothurian species proved similar in all the samples collected at one site (Fig. 3.9). Samples from Roche Noir Island are characterized by large amounts of alcyonarian spicules and fragments of barnacle tests, those from Tortu Island by foraminiferans and coral fragments; samples from Kauda Inlet are clearly distinguished by a predominance of foraminiferans. The proportion of limestone is highest in samples from Tortu Island (65.8–99.0 %), being somewhat lower in samples from Roche Noir Island (41.9–99.8 %) and Kauda Inlet (50.0–99.6 %).

The weight of individual particles with relevant size are very close for separate samples (see Table 3.5). The exception is *A. lecanora* and *P. graeffei* in which (especially in the latter) gut particles are much higher than in the other species. This is evidently due to the predominance of foraminiferans in the sediment particles ingested by these holothurians.

### 3.3. HYDRODYNAMIC CHARACTERISTICS OF FOOD PARTICLES

In most cases the gut contents of aspidochirotetes are relatively small-volume sets of particles. Grain-size distribution analysis indicates that, in this case, the analysis by weight would not show reliable results. Thus, in sample 5 (see Table 3.4) the mass of only two pebbles of more than 7 mm size amount to 21 % of the sample mass. Those two pebbles determine the whole of the distribution pattern.

The switch from mass to count results in a great change in the distribution pattern. The statistical importance of fine grains tends to increase and that of coarse grains to decrease (Methods of paleogeographic reconstructions, 1984). Most studies on grain-size composition of gut contents and feeding selectivity of holothurians have been done by weight, which is inadequate for this purpose.

The use of the particle-count method for the gut-contents analysis indicates that the range of particle size consumed by epibenthic holothurians is unexpectedly small. For tropical species it is  $(2.06-2.74)\phi$ , average value  $(2.35\pm 0.16)\phi$ ; for *Apostichopus japonicus*,  $(2.00-3.50)\phi$ , average value  $(2.87\pm 0.37)\phi$ . Such a narrow range of an extremely important parameter cannot be a mere coincidence, especially concerning species living in very different habitats.

This becomes especially evident if account is taken of the fact that the characteristic median diameter of sediment particles used by holothurians is close to  $2.47\phi$  (0.18 mm). Grains of such diameter possess a specific hydrodynamic property. Their threshold value of shifting velocity is minimal

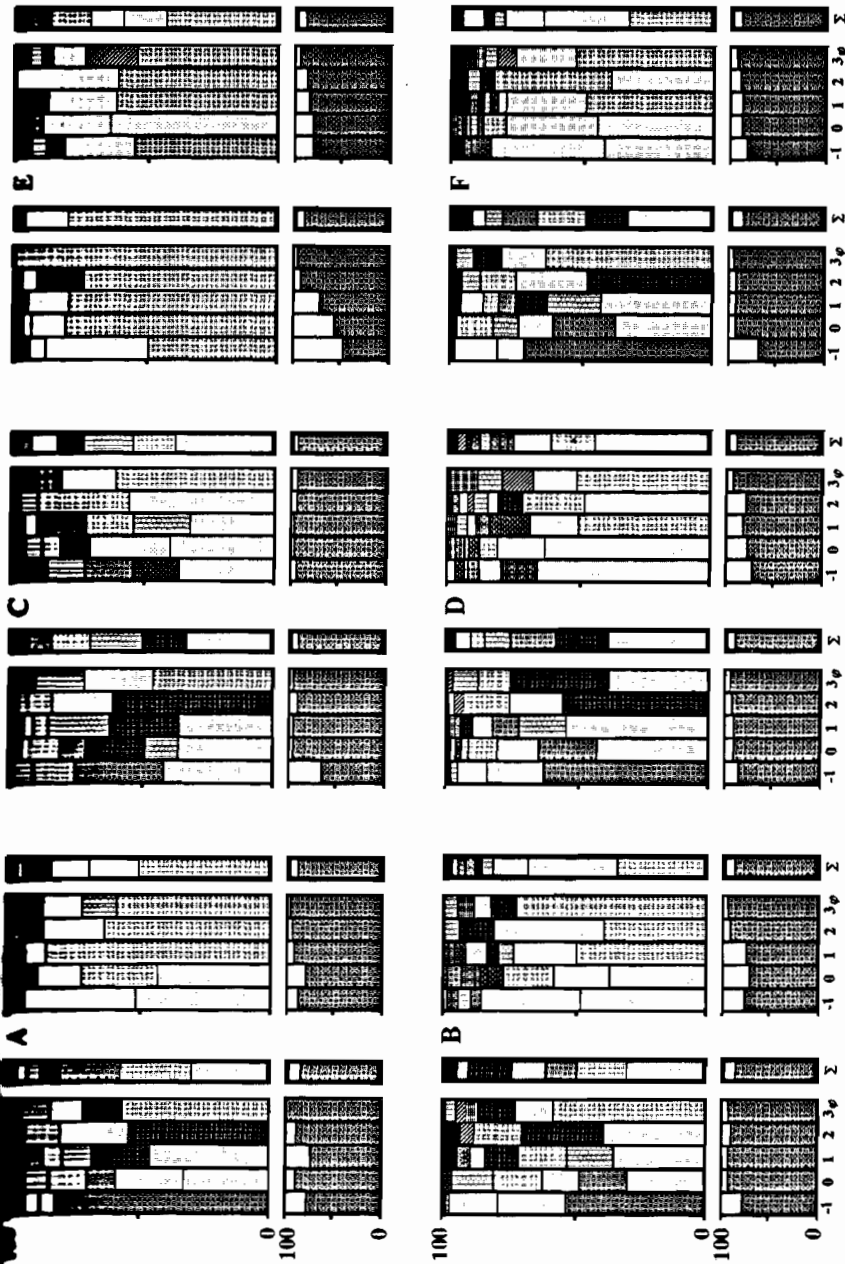


Fig. 3.9. Substance composition of gut contents of holothurians from Nhatrang Bay.

A: *Holothuria leucospilota*; B: *H. atra*; C: *H. edulis*; D: *Stichopus chloronotus*; E: *Actinopigya lecanora*; F: *Pearsonothuria graeffei*. For each species the figures on the left are for samples from Roche Noir Island, figures on the right, for samples from Tortue Island (except sample E from Kauda inlet). The remaining notation as in Fig. 3.7.

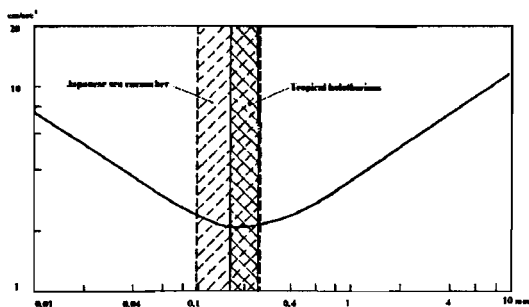


Fig. 3.10. Hydrodynamic parameters of particles from gut contents of holothurians.

The range of median particle diameter (determined by counting) from gut contents of holothurians from Nhatrang Bay is shown in solid lines; the same characteristic for *A. japonicus* is indicated by dashed lines. The diagram of the critical shifting rate of various-size sediment particles is taken from Inman (1949)

(Inman, 1949; Sanders, 1958). Thus, the basic amount of particles utilized by holothurians involves the size category most easily shifted by near-bottom current (Fig. 3.10).

At the same time it is important to note that the substance and size composition of gut contents of holothurians measured after sample disaggregation (all the above results being obtained by this particular method) largely represent a formal characterization of material used by these animals. Further important information can be gained by using analytical procedures permitting retention of particle aggregates (Levin, 1987a).

The aggregate type most common in gut contents of holothurians is faecal material. Most common are oval pellets covered by a soft or relatively hard envelope. Such pellets have been reported for gut contents of all holothurians from all areas. Commonly their amount is rather moderate, though in some instances they may be abundant. Thus, in *H. edulis* collected near Roche Noir Island in summer 1985, oval pellets amounted to  $56 \pm 8$  % of the volume of the gut contents. In summer they were numerous in gut contents also of other holothurians from Nhatrang Bay. In winter only pellets that were not numerous were in the same species from the same areas.

Besides oval pellets formed basically by planktonic organisms, the gut contents of holothurians from mid-temperate waters contain other types of faecal material: globules of polychaete, cylindrical-form faeces of bivalve molluscs, etc. This is in accordance with the large amount of these formations in the bottom surface layer (see Section 3.1.2). Faecal clumps of planktonic (in the tropical latitudes) and benthic (in temperate latitudes) organisms undoubtedly represent a very important, and in some case a predominant, source of organic material consumed by holothurians. The high content in MSL of these formations possessing a very large surface and very small residual weight enhances hydrodynamic mobility of food material.

Thus, an important portion of material consumed by holothurians and produced with their faeces is accounted for by particles freely moving by slightest motion of near-bottom water. The very process of feeding of deposit-feeding holothurians does not result in any appreciable change of hydrodynamic parameters of the consumed material and does not affect the facility of its redistribution on the bottom surface.

## Chapter 4. FEEDING PATTERNS OF DEPOSIT-FEEDING HOLOTHURIANS

### 4.1. FORAGING BEHAVIOUR

#### 4.1.1. METHODS

The feeding movements, frequency of feeding, functioning of the tentacles and other features of feeding behaviour were observed by SCUBA. The greatest number of observations were carried out for *Apostichopus japonicus* (Levin & Shipilov, 1982).

The movements of *A. japonicus* were observed at nine sites varying in hydrological conditions and bottom characteristics. Groups of 3–4 holothurians, separated by a distance of 1.5–3 m were selected. The bottom was carefully cleared of faeces of *A. japonicus*, and the position of the individuals on the bottom was marked by inserting marking probes into sand. Every 1–3 hours the position of the holothurians were marked with a probe and recorded. The amount and length of faeces were recorded and the faeces were collected (separately for each individual). After investigations were completed the holothurians were collected, weighed, and the volume of gut contents measured.

Direct measurement of the rate of movement of *Apostichopus japonicus* at sites with different food conditions was made with a specially developed device. Many efforts were unsuccessful due to the impossibility of selecting a material for the wall of the device which is free of marginal effect (accumulation of suspended material in the angles formed between wall and bottom). Tests with various materials which, according to the literature (Thomas & Hermans, 1985) decreased attachment of podia of echinoderms (several types of polyvinyl chloride plastic, organic glass, polyethylene, other plastic masses, various synthetic films) were failures.

A wall of very thin «rods» with a thickness less than the diameter of the suckers of ambulacral podia prevented their attachment. The device (Fig. 4.1) presents a corridor with walls formed by threads (nylon-6 fish line) fastened

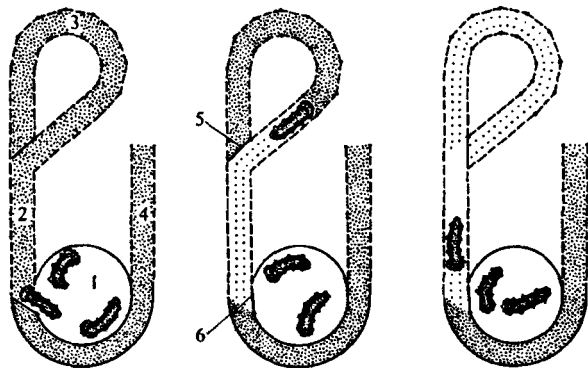


Fig. 4.1. Arrangement of experiment.

1: Starting space; 2: testing corridor; 3: reversible corridor; 4: outlet (control) corridor; 5: door of reversible corridor; 6: door of starting space. Successive steps of experiment — from left to right. Closed walls are marked by solid lines; walls with threads are marked by dashed lines. The relative width of the corridor is enlarged for clarity

horizontally every 10 mm. Even large-sized holothurians can pass through a hole equal to the distance between threads. However, as the threads do not provide tactile stimuli, the animals do not consider them as a barrier and do not try to pass between them. Due to wall «hydrodynamic transparency», no marginal effect whatsoever is present.

Several holothurians are placed in the starting space of the device. The door of the starting space is open; that of experimental corridor, closed (see Fig. 4.1). After one of the holothurians enters the experimental corridor, the door of the starting space is closed by the diver. After passing the experimental area, the holothurian enters the reversible corridor, opens the door, reenters the experimental area and finally the control outlet. The time of passage of the experimental and control corridors is recorded. This is to estimate the effect of the animal's adjustment to the device.

To understand the *mechanism of particle entrapment* by the tentacles, particles of various shapes and sizes were placed at the bottom of the aquaria. Natural sand of different particle sizes, crushed brick, and granules of silica gel were used. Two types of mixes were prepared: (a) particles in separate fractions of similar mesh size but of different density; (b) particles differing in size and density but of similar hydraulic coarseness (rate of sedimentation in still water). Hydrodynamically uniform mixes were prepared by pouring a particle mix into a high cylinder filled with water and continuously selecting the particles settled at similar times.

Detritus of macrophytes and biosediments (faeces plus pseudofaeces) of bivalve molluscs were used as natural foods.

*Feeding behaviour of the burrowing species Scoliodotella lindbergi and Paracaudina ransonetii* was studied in a vertical cuvette of parallel-arranged glasses, with the distance between the glasses regulated according to the body size (Fig. 4.2).

*Movement trajectory* was analyzed for *A. japonicus* (Vityaz Inlet) and *H. atra* and *H. leucospilota* (Nhatrang Bay). Movements were recorded by two methods: (a) by arranging a 1×1 m square frame with 10 cm high legs above the holothurians and marking changes in the animals position with respect to

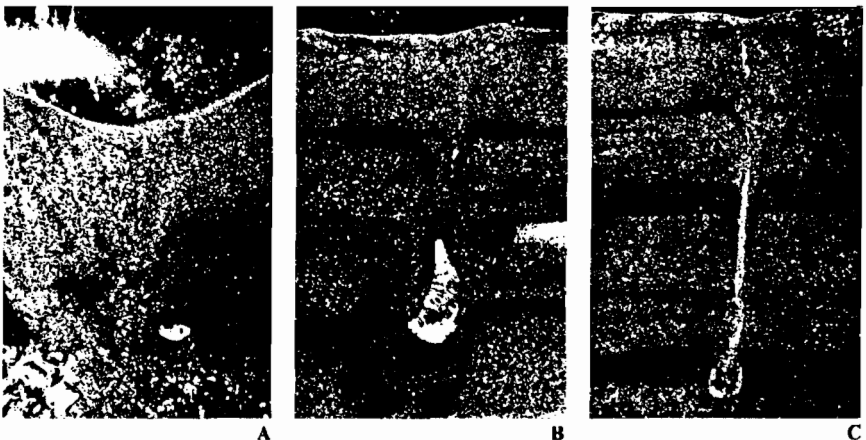


Fig. 4.2. Observation on the feeding process of *Paracaudina ransonetii*.

A: Funnel formed during feeding; B, C: burial stages

strings attached to the frame (Levin et al., 1987); (b) by marking the trajectory with probes (on soft bottom) or tags (on hard bottom). The position of the holothurians was recorded every 10–30 minutes. The observation lasted 4–18 hours.

Deviations of the movement parameters from random movements were estimated using the method proposed by Underwood (1977). For angular data analysis, less powerful but simple tests of circular statistics (Batschelet, 1981) were used.

Besides the analysis of elements of the trajectory, its generalized curvature index was obtained. Formalized estimation of movement trajectory represents a particular case of characterization of irregular geometric bodies, of interest to specialists in various fields such as geographers, landscape experts, metallographers, geologists, and histologists. Most of the approaches proposed represent repeated and mutually independently re-derived relations in their general outline developed in 1933 by geologist Glagolev and in 1950 by metallographer Saltykov (see: Levin, 1987a).

It might be assumed that methods adequate for generalized characterization of movement trajectory of holothurians could be divided into two groups: those including direct measurement of the trajectory or its image (Viktorov, 1986) and those not requiring such measurements (Hammond, 1982a; Reddings et al., 1983; Berlyant, 1986; Victorov, 1986).

The present research uses index  $T$  for curvature estimation (Kohler, 1984) which may be referred to the first group. The coefficient of search efficiency or «thoroughness» was obtained from the expression

$$T = 1 - \exp(-4LW/\pi D^2),$$

where  $W$  is the width of feeding zone,  $L$  is the length of movement trajectory,  $D$  is the diameter of the smallest circle traced around the picture of trajectory (all measurements in common units).

#### 4.1.2. FOOD CAPTURE

Knowledge of the mechanism of capture of food particles is essential for understanding the feeding behaviour of deposit-feeding holothurians. The description of feeding behaviour by various researchers is often contradictory (Webb et al., 1977; Massin, 1979; Bouland et al.; 1982; Roberts & Bryce, 1982). By my observations, when tentacles are attached to the substrate, those particles on the bottom surface whose size does not surpass a certain value are captured. In this case it is only the size, and not mass of particles that is important. I frequently found that fragments of water plants with negligible residual weight in the water remained on the bottom after tentacles were retracted while considerably heavier sediment particles were captured.

I (Levin, 1982a) proposed the following mechanism of particle capture (Fig. 4.3). When the tentacles are attached to the substrate, nodules at its surface tend to penetrate between particles. Contraction of tentacles tears the particles squeezed between nodules away from the substrate by squeezing the shield like a fist. When the area of a particle surpasses a certain value, the tentacles



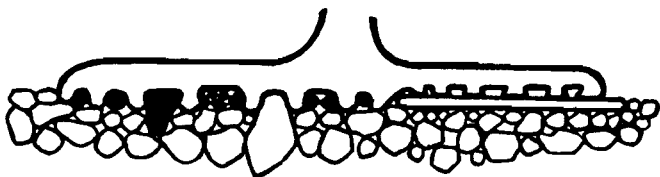


Fig. 4.3. Scheme of the mechanism for food entrapment by deposit-feeding holothurians. Particles retained by tentacles in black

would slide across its surface without capturing it. Particles with a residual weight exceeding the tentacles' lifting capacity also are not captured.

The validity of this mechanism is proved by the inverse dependence between tentacles size of aspidochirotids and the size of sediment particles captured (Levin, 1980). It may be explained by the fact that a larger area is required for capture an equal volume of finer particles.

The tentacles of aspidochirotids have adhesive mucus (Cameron & Fankboner, 1984). The role of adhesion in holding objects is not definitely understood. This may be significant for fine-sized particles and aggregates. Thus, the capture of food particles by tentacles of aspidochirotids may be specified as a combined mechanical-adhesive process.

In other holothurian groups this mechanism may differ from this. Large synaptides have a very peculiar mode of tentacles that function by pulling the particles basically from the «rear» (Fankboner, from Lawrence, 1987). Holothurians whose tentacles lack nodules (burrowing apodids and molpadiids) use their «fingers» to squeeze the particles and pull them into the mouth. Direct observations of the feeding of burrowing *Scoliodotella lindbergi* have shown that its tentacles are capable of seizing particles from above, from below and from the side by forming a cavity just ahead an oral end of the animal.

The thickness of the sediment layer entrapped by epibenthic holothurians of one size would depend on the type and size of particles on the substrate surface. The volume of sediment per unit time entrapped by tentacles is relatively constant. The overall thickness of sediment captured from particular zones of the feeding path is determined by the thickness of the nutritious layer. If the thickness of this layer is greater than that of one-time seizure, the tentacles would remove only one substrate layer. Otherwise they would repeat the activity at the same site and remove another layer.

The relative variation in thickness of the feeding layer results in two basic schemes of feeding behaviour. In the first, the thickness of the layer captured would increase (or decrease) proportionally with a decreasing body size while the relative movement rate would remain unchanged. In the second, the thickness of the layer removed remains constant while the rate tends to increase (or decrease). Which alternative occurs would depend on the particular site's conditions. However, as may be easily observed, the volume of material ingested per unit time would be equal for both alternatives.

#### 4.1.3. FEEDING MOVEMENTS

General patterns in movements of holothurians associated with food capture may be conveniently discussed for *Apostichopus japonicus*, the species most comprehensively studied.

*A. japonicus* may be classed as a holothurian that feeds continuously during the whole day. The comparison of gut contents of the same individual at various moments is impossible. Therefore one has to use data from many animals collected at the same time. Nevertheless it may be definitely assumed that the gut volume is constant throughout the day. Hence the movement intensity does not follow a diel pattern. Direct observations of movement pattern also have indicated an almost constant activity throughout the day (Table 4.1).

Table 4.1. Distance (cm) covered by *Apostichopus japonicus* in 24 h

Time	In the time between observation					Per 1 hour
	Body weight (g)					
	150	190	140	130	160	
	Volume of intestine contents (cm <sup>3</sup> )					
	8.0	9.0	8.9	5.0	9.6	
12.20-14.00	25	40	40	25	7	16±8
14.00-15.30	20	6	43	33	7	15±11
15.30-17.00	50	5	25	23	0	14±13
17.00-18.30	35	15	25	35	4	15±9
18.30-20.00	20	20	39	20	7	14±8
20.00-21.30	20	18	50	5	9	14±12
21.30-01.00	62	8	66	40	29	12±7
01.00-02.30	35	21	3	35	31	17±9
02.30-04.00	7	40	5	25	5	11±11
04.00-05.30	43	59	13	17	19	20±13
05.30-07.00	31	34	10	31	16	17±7
07.00-08.30	0	2	16	42	2	8±11
08.30-10.00	18	3	40	82	6	20±22
10.00-11.30	35	0	38	32	0	14±13
11.30-13.00	64	0	55	18	0	18±20
Total distance	465	271	468	463	142	

On an even surface, movement by holothurians are apparently random (see below). Coming across unevenness, viz. stones projecting from the sand, or rock crevices, the animals proceed moving along for some time and subsequently, as a rule, turn sharply. Due to the curving trajectory, despite a considerable distance moved, the daily area covered is rather small (commonly not exceeding several square meters).

When feeding on relatively even substrate, holothurians stay for considerable time at the same place, bending only the front part of the body. Having cleared the adjacent portion of the bottom, *A. japonicus* move by 1/3 — 1/2 of body length and repeat the cycle. When feeding in crevices, holes, and even ground with a limited thickness of nutrient layer, the area covered has the shape of a more or less curving band approximately equal in width to that of the body.

As indicated by SCUBA observations, the feeding behaviour of *A. japonicus* is negligibly influenced by its density. In many cases groups or «herds» make coordinated movements aimed at food capture,— foraging migrations. As shown by marking holothurians, migrations are mostly outlined in groups

occupying rock outlets near open capes, portions of sand bottom with negligible siltation, and other areas with poor resources. On sites with a thin layer of nutrients the holothurians may sometimes travel large distances but subsequently return. In this way the area occupied by the entire herd remains constant.

The upper sediment layer or detritus deposited on the surface of solid substrates that is consumed by *A. japonicus* is completely restored at a later time. The recovery rate is determined by the intensity of sedimentation, biomodification of deposited particles, processes of destructuring the holothurian faecal strings, and their recolonization by microorganisms.

The analysis of length and orientation of sections of the trajectory of group movements of tropical species and *A. japonicus* indicate two basic conditions of random motion model: random angles and an exponential distribution of distances moved. Most cases show independence of length and direction of successive movements. Analysis of individual trajectories show no distinctions in motion patterns from model random movements (Fig. 4.4).

Measurements of the curvature of pathways of tropical species show a tendency to increase the value of intensity index T with the thickness of the surface microlayer. However, no statistical regularity has been found. For *A. japonicus* at spots with enhanced content of food particles, the value of T may reach 0.69. Rate reduction and increase in number of turnings would evidently increase the time within the feeding spots. In the laboratory, with such «spots» equal to 50 % of the area, *A. japonicus* stayed in the area was 83 % of the time.

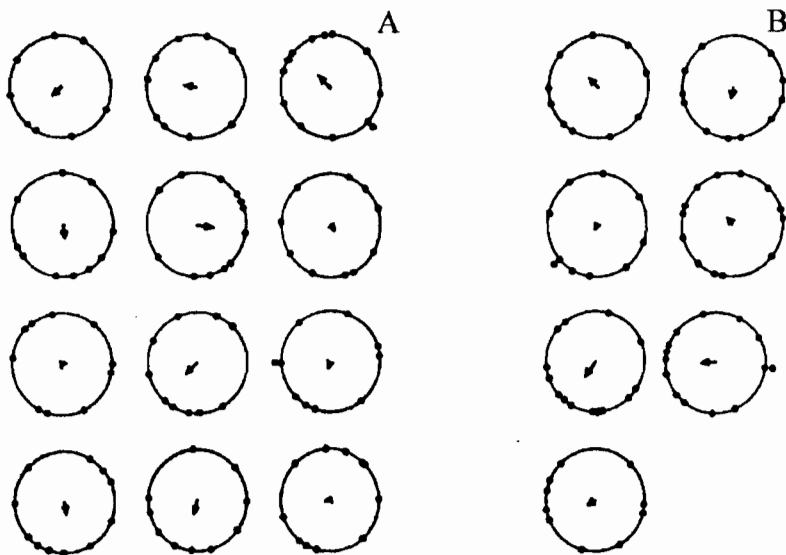


Fig. 4.4. Circular diagrams of movement trajectories of *Apostichopus japonicus* (A) and *Holothuria atra* (B).

Dots show the sectional orientation of the trajectory after (A) 30 min and (B) 2 hours of observations. The average resultant vector is marked by the arrow. The distribution does not deviate from uniform for  $\alpha=0.05$

At the same time, holothurians show «unexpected» changes in motion direction and cases of leaving the forage spots. Movement pattern at «poor» sites tends to be very unstable. Most are directed movements at very high speeds (for *A. japonicus* up to  $7.2 \text{ m} \cdot \text{min}^{-1}$ ). Sometimes active searching action (body twisting and turnover) results in a sharp increase of the T value — up to 0.86. During foraging the value of T in such cases is 0.08–0.30.

Random movements have also been reported for other species: *Isostichopus badionotus* and *Holothuria mexicana* (Hammond, 1982a), *Parastichopus (=Stichopus) californicus* (Da Silva et al., 1986). Evidently it is characteristic for all mobile holothurians. Underwater observations of the feeding movements of *A. japonicus* indicate that movement on silt grounds with a definitely outlined food layer is definitely lower than that on sand and mixed grounds where this layer is thinner (Table 4.2).

Table 4.2. Feeding intensity of *Apostichopus japonicus* on different types of sediment ( $\bar{X} \pm \bar{S}_x$ )

No. of observation	Sediment type	Mass of body wall (g)	Speed of movement ( $\text{cm} \cdot \text{h}^{-1}$ )	Volume of gut contents ( $\text{cm}^3$ )	Faeces, produced per 1 h	
					Volume ( $\text{cm}^3$ )	Weight (g)
1	Silt	117±2	4.3±1.2	11.5±2.8	2.5±0.3	3.5±0.4
2		128±11	9.6±1.3	7.5±0.1	3.0±0.4	2.3±0.4
	The average on silt		8.2±1.2	9.9±1.8	2.7±0.2	2.8±0.3
3	Sand	188±17	16.8±3.5	10.7±1.4	3.1±0.4	2.9±0.3
4		150±10	30.3±6.1	8.5±2.0	2.1±0.4	3.0±0.4
	The average on sand		21.8±3.4	9.8±1.2	2.7±0.3	2.9±0.2
5	Sand with stones	165±27	3.3±0.3	8.2±1.7	3.2±0.6	3.0±0.3
6		110±19	6.7±1.8	6.7±1.2	2.4±0.6	3.8±0.3
7		143±21	10.1±2.0	6.9±1.4	2.1±0.3	3.1±0.5
8		137±3	25.8±3.7	7.9±2.7	4.2±0.4	3.5±0.3
	The average on sand with stones		11.6±1.6	7.0±0.8	3.0±0.2	3.4±0.2
	The average on three types of sediment		14.3±1.5	8.3±0.7	2.8±0.2	3.2±0.1

As shown by the experimental results (Table 4.3), the movement rate of *A. japonicus* during the repeated passage of an experimental corridor is substantially higher than that in an intact zone. Rate measurements in the control corridor make it possible to suggest that rate changes are not related to «accommodation» of holothurians to the experimental device and are totally determined by the trophic properties of substrate. The rate differences are more vividly shown in a corridor 0.3 m long compared to 1-m long corridor. Apparently, in the second case due to the time needed to pass such a long corridor (up to 15 hours for a passage), the recovery of the trophic layer becomes important.

The conclusion that the rate of movement of *A. japonicus* depends on foraging conditions is supported by the pattern of arrangement of faecal aggregates on the bottom surface. By itself it cannot specify the dependence. One may easily be convinced that the same pattern may be observed in a case of uniform movements of holothurians. However, as shown by measurements, in cases of feeding on various substrata, the rate at which sediment is passed through the gut of *A. japonicus* is relatively constant (see Table 4.2). This might be possible only with acceleration in the movement of holothurians at «poorer» sites with a thin nutrient layer and deceleration at «richer» sites.

**Table 4.3.** The rate ( $\text{cm}\cdot\text{h}^{-1}$ ) of a movement of *Apostichopus japonicus* in experiments with repeated passage through the same bottom area

No. of experiment	Body weight (g)	1 <sup>st</sup> passage	2 <sup>nd</sup> passage	Control passage
Corridor length 0.3 m; water temperature 6.3–18.4 °C				
1	410	11.6	14.6	8.4
2	320	8.9	16.6	8.2
3	305	8.1	15.2	7.2
4	290	10.2	16.8	11.6
5	210	7.4	10.5	6.1
6	320	8.7	12.9	8.8
7	215	9.8	11.9	4.2
		9.2±1.4	14.1±2.4	7.1±3.5
Corridor length 1 m, water temperature 17.0–18.1 °C				
1	265	6.7	8.4	7.1
2	310	11.8	14.7	12.0
3	320	14.9	16.7	15.1
4	215	8.3	10.3	6.1
5	160	9.2	14.6	7.6
6	170	7.1	9.9	5.7
7	205	9.0	11.2	10.9
8	310	9.6	11.3	6.4
		9.6±2.7	12.1±2.9	8.9±3.4

Information on the rate of movement of other holothurian species is very scarce (Table 4.4), and the only comparison between rates of feeding movements on substrates of varying nutrient value has been made by Muscat (1983) for *P. parvimensis*. She demonstrated that the movement rate on a rocky bottom with material with  $C_{\text{org}}$  content of 12–14 % was almost 3 times less than that on sand with a  $C_{\text{org}}$  content of 6.6 %. Thus, the relationship between feeding conditions and movement rate shows the same regularity as noted for *A. japonicus*.

**Table 4.4.** The rate of movement of some species of Aspidochirotida

Species	In units given in the source	$\text{Cm}\cdot\text{h}^{-1}$	Reference
<i>Holothuria atra</i>	0–4 $\text{m}\cdot\text{day}^{-1}$	0–16.7	Yamanouti, 1939
	3.5–52 $\text{m}\cdot\text{day}^{-1}$ (sand)	14.6–216.7	
		12.9	Uthicke, 1994
<i>H. mexicana</i>	8–40 $\text{cm}\cdot\text{h}^{-1}$	8–40	Hammond, 1982
<i>H. thomasi</i>	25 $\text{cm}\cdot\text{min}^{-1}$	1500	
<i>Apostichopus japonicus</i>	4–26 $\text{cm}\cdot\text{h}^{-1}$	4–26	Pers. observations
	12 $\text{cm}\cdot\text{min}^{-1}$	720	Pers. observations
<i>Astichopus multifidus</i>	0.25–1.86 $\text{m}\cdot\text{min}^{-1}$	1500–11160	Glynn, 1965
<i>Isostichopus badionotus</i>	5–40 $\text{cm}\cdot\text{h}^{-1}$	5–40	Hammond, 1982
<i>Parastichopus californicus</i>	0.75–9.6 $\text{m}\cdot\text{day}^{-1}$	3.1–40	Da Silva et al., 1986
<i>P. parvimensis</i>	4 $\text{m}\cdot\text{h}^{-1}$	400	Parker, 1921
	45–53 $\text{cm}\cdot\text{h}^{-1}$ (sand)	45–53	Muscat, 1983
	15.3 $\text{cm}\cdot\text{h}^{-1}$ (stones)	15.3	
<i>Stichopus chloronotus</i> <sup>a</sup>	8.2±3.9 $\text{cm}\cdot\text{min}^{-1}$	492±234	Kropp, 1982
	39.2±4.6 $\text{cm}\cdot\text{min}^{-1}$	2352±642	
	27.2	Uthicke, 1994	

Table. 4.1 — continued

Species	In units given in the source	Cm·h <sup>-1</sup>	Reference
<i>S. horrens</i> <sup>a</sup>	13.7±5.7 cm·min <sup>-1</sup> <u>69 cm·min<sup>-1</sup></u>	822±342 4140	Kropp, 1982
<i>S. variegatus</i>	0-6.5 m·day <sup>-1</sup> 9-50 m·day <sup>-1</sup> (sand)	0-27.1 37.5-208.3	Yamanouti, 1939

Note: Underlined values — unfeeding travels.

<sup>a</sup> Laboratory experiments.

The inverse relationship between movement rate and abundance of food is characteristic of echinoderms besides holothurians (Russo, 1979). Pauses in movement are definitely characteristic for starfishes, sea urchins and, to a lesser degree, deposit-feeding holothurians. Attribution of the above motion pauses to «movement-pause» tactics characteristic for some predators (Campbell, 1984) seems unconvincing. On the other hand, it is consistent with the theoretical model of animal feeding under insufficient food supply (Khanin et al., 1978).

## 4.2. FEEDING INTENSITY AND DYNAMICS

### 4.2.1. METHODS

The ration value (in the ecological sense of the term: Ivlev, 1955) is used as a feeding intensity index. The ration here is the total mass (volume) of ingested particles irrespective of their origin.

The ration was measured both in the field and laboratory with respect to the volume and/or mass of faeces produced per unit of time. Seasonal variations of feeding intensity of *A. japonicus* was assessed by specifying a relative mass of intestine and intestinal content.

The rate of food passage through the gut was analyzed by two methods: (a) a thin layer of particles distinguished in colour from the basic ground was applied to the bottom in front of feeding holothurians; (b) the relationship between the volume (mass) of faeces produced per unit of time and the total volume (mass) of gut contents.

The availability of a special breathing organ (the respiratory tree) in most shallow-water holothurians give an opportunity of applying activity control methods not possible for most invertebrates. A cap placed over posterior of holothurians was used to measure the water volume pumped through respiratory tree (Levin & Gochakov, 1979; Levin, 1982a). Since the instrumentation fixed to the animal affects its behaviour, a non-contact method was subsequently developed based on optical recording of water surface oscillation in a test vessel resulting from respiratory motions of holothurians (Levin & Khmel, 1988).

The amount of forage area required for normal feeding of epibenthic holothurians depends on a number of conditions. The most important are body size, width of the feeding zone, food digestion rate, movement rate and trajectory, population density, food distribution pattern, resource recovery rate, gen-

eral feeding strategy of particular specimens, and holothurian groups as a whole. Some of these parameters are accessible for direct measurements while others may be evaluated only by indirect data.

Literature on spatial arrangement of feeding is quite scarce, especially that concerning utilization of forage resources in general. Experiments supporting interdependence between food consumption efficiency and food reserve have been performed predominantly with invertebrates. As shown by Ivlev (1955), feeding intensity and energy losses due to forage collection for fishes depend on food concentration. In numerous herbivorous mammals (Abaturov, 1979) the amount of food that the animals consume diminishes almost proportionally to the reduction in forage resource.

#### 4.2.2. RELATIONSHIP BETWEEN FEEDING INTENSITY AND FOOD DISTRIBUTION

The motion pattern of all the epibenthic holothurians studied correlates with the random movement model. This permits utilizing some general relationships for analysis of feeding intensity of holothurians with respect to variously distributed forage material (Bailey, 1931; Nicholson, 1933; Nicholson & Bailey, 1935).

The basic result of investigation efforts of these authors is the derivation of the following relation:

$$(U_1 - U)/U = 1 - e^{-S},$$

where  $U_1$  is the number of feeding objects initially present at a site, and  $U$  is the number of objects which a specimen failed to find after examination of the site  $S$ .

The relationship between feeding efficiency and forage distribution has been analyzed both theoretically and experimentally by Ivlev (1955). The correlation between ration  $r$  and density of forage organisms  $p$  was described by an expression basically similar to the equation derived by Bailey and Nicholson:

$$r = R [1 - e^{-(ep + k\zeta)}],$$

where  $R$  is the maximum ration,  $\zeta$  is the degree of aggregation of forage objects,  $e$  and  $k$  are the proportionality coefficients. The results of Ivlev's studies have served as the basis for a number of mathematical models of forage resource utilization.

An expression close to that by Ivlev was derived by Propp (1971) for dynamics consumption of forage reserve by sea urchins:

$$P = e^{-MvbT/S},$$

where  $P$  is the bottom area remaining intact;  $M$  is the number of animals;  $v$  is the average rate of movement;  $b$  is the width of the feeding band;  $T$  is the time, and  $S$  is the area occupied by an animal group.

If the area of animals' feeding is limited, intersection by the animal of its own route becomes an important condition in the calculations. For a circular site, the relationship between relative intersection area  $t = S_{int}/b^2$  and relative

length of trajectory  $l = L/R$  (where  $S_{\text{int}}$  is total area of intersection,  $L$  is overall route length, and  $R$  is site radius) will be expressed by a power function (Levin & Shenderov, 1975).

Analytical relationships prove effective for theoretical analysis of food catching processes. However a more detailed understanding of the relationship between food material distribution pattern and feeding intensity of holothurians would require a computer-aided modelling method.

Two models for feeding pattern of mobile epibenthic holothurians (illustrated by *A. japonicus*) were considered on the basis of previous information on food catching activity (Levin & Skaletskaya, 1981). The results of computer-aided experiment indicate that most stable feeding conditions for *A. japonicus* are at those sites where food resources are distributed over large areas in separate patches. As proven from the distribution analysis of bottom sites, this is precisely the distribution pattern of organic matter in the landscape types characterized by stable, high numbers of *A. japonicus*.

#### 4.3. FEEDING CONDITIONS AND DISTRIBUTION PATTERNS OF DEPOSIT-FEEDING HOLOTHURIANS

The feeding mode of holothurians, which is unusual for large animals, is characterized by transmission of large amounts of bottom sediment through gut. Some holothurian species are distinguished by their ability to utilize resources on bottoms of different topographic, sedimentologic and hydrodynamic conditions. This is evident in the character of holothurian distribution across various type of bottom sites.

Regularities in the interrelationship between distribution of deposit-feeding holothurians and bottom-site conditions may be most easily traced on coral reefs with their clearly outlined zonalities which manifests itself in topography as well as sediment and population composition. The family Holothuriidae (the group with the most representative data available: see Levin, 1979d) are used for the analysis.

The relationship between grain-size composition of tropical species and their distribution spreading across the reef profile was analyzed (Yamanouti, 1939, Palau Islands.; Levin, 1979a, b, Indo-West Pacifica; Roberts, 1979, Indonesia; Sloan, 1979, Seychelles; Lawrence, 1980, the Marshall Islands; Hammond, 1981, 1982b, Jamaica; Massin & Doumen, 1986, New Guinea). The data given by Sloan (1979) and Lawrence (1980) were analyzed using the average values and neglecting their deviations. The overall analysis included data for 24 species of Holothuriidae.

A distinct relationship may be identified between size range of food particles utilized by holothurians (see Table 3.2) and their distribution. The species analyzed are highly variable in the size of their distribution areas and the number of reef zones which they inhabit. In most cases these parameters show a direct dependence. At the same time some species with a vast distribution inhabit a small number of reef zones. I have never found holothurians with a small geographical distribution but a wide spread on a reef profile (Fig. 4.5).

An increase in the range and number of zones a holothurian inhabits would result in a general tendency to extend the food-grain size range. The data show species having a wide habitat range and simultaneously represented in



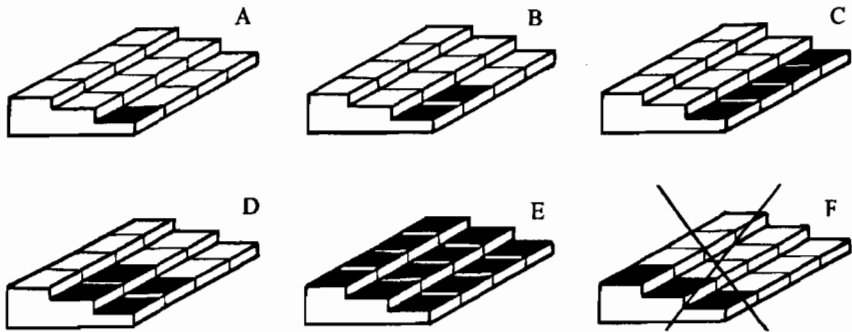


Fig. 4.5. Types of holothurian distribution on coral reefs.

A: *Holothuria strigosa*; B: *H. fuscocinerea*; C: *H. leucospilota*; D: *Actinopyga lecanora*; E: *H. atra*; F: «prohibited» distribution type

various types of habitats (see Table 3.2) also possess an expanded grain-size range. Hence it may be concluded that their distribution is largely controlled by food-particle size.

At the same time it should be kept in mind that the expanded grain-size range of holothurians' gut contents may result from two basically different conditions: the wide range of particle composition in a local habitat or the capability of a species to use substrates typical for various types of sites.

A species group with a wide range but inhabiting a limited number of zones of reefs has a fossorial mode of life. The relationship between food-particle composition and holothurian distribution is undoubtedly less evident in cryptic and burrowing holothurians than in exposed ones. *H. impatiens* occupying an extremely vast habitat range has a very narrow grain-size range (median diameter range 1.0 $\phi$ ). On the contrary, the grain-size range of *H. leucospilota* is comparatively wide (4.3 $\phi$ ). The species of *Labidodemas*, endemic to the Indo-Polynesian province, are also fossorial. These holothurians, with limited distribution across the reef profile', are characterized by a wide range in size variation of food-particles utilized.

According to Sloan (1979), the number of appropriate microhabitats is more important for cryptic species than the amount of food resources available. The availability of shelters (including sediments suitable for burrowing) is of primary importance for distribution of these animals. *H. pardalis*, *H. hilla*, *H. impatiens*, *H. leucospilota* are examples of such species.

The capacity to utilize sediment particles that vary in size may be an important advantage. Depending on particular circumstances, such species are capable of utilizing «the available» portion of resources that provide an advantage in competition with the species inhabiting the same site.

The data analyzed refer to tropical species. The representative information on grain-size range of holothurians from temperate latitudes is available for only one species, *Apostichopus japonicus*. The range of median diameter of particles utilized by this holothurian is very great. In my experiments it amounted to 3.9 $\phi$  (see Table 3.1). Among all species analyzed, a larger value is reported only for *H. atra*. *A. japonicus* is characterized by a very great area of distribution. Therefore the information on this species supports the above

interrelationship between width of grain size range of epibenthic holothurians and the size of the species' range.

Evidence on morphological and physiological features of holothurians that allow the species to expand their food spectrum is very scarce. The upper size limit of utilized food particles used by aspidochirotid is controlled by tentacles' size: the relative mass of these structures and median diameter of ingested particles are inversely proportional (Levin, 1979c). The total tentacle mass of adult specimens of *A. japonicus* is  $0.2 \pm 0.1$  % of the mass of body wall. In *S. chloronotus* this index is  $1.8 \pm 0.2$ ; in *S. horrens*,  $2.4 \pm 0.6$ ; in *S. variegatus*,  $2.4 \pm 0.3$ ; in *Thelenota ananas*,  $0.5 \pm 0.1$  %. Thus, *A. japonicus* has relatively the smallest tentacles among these stichopodids.

The size of food particles which *A. japonicus* is capable of seizing is larger than those utilized by other representatives of the family. In the coastal zone, the thickness and composition of organic material on the bottom is highly

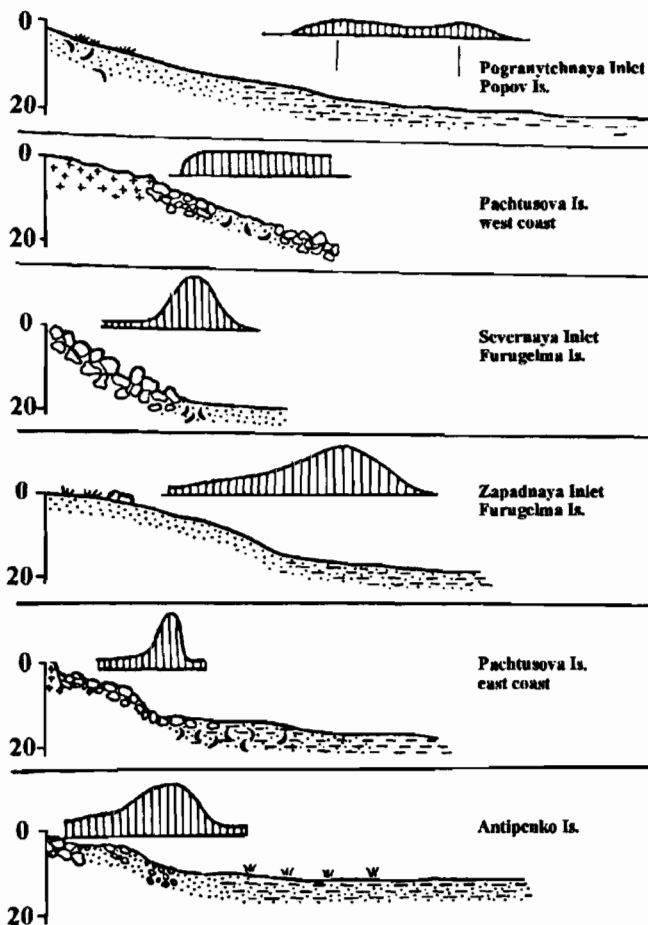


Fig. 4.6. Distribution of *Apostichopus japonicus* on submerged slopes at different sites in Peter-the-Great Bay

variable. Such non-uniformity in food arrangement would affect the quantitative distribution of epibenthic and, to a lesser degree, infaunal holothurians.

Examinations of *A. japonicus* show that the most meaningful parameters responsible for non-uniformity in its distribution are bottom profile and relief. Censuses on transects normal to the coastline show settlement density of *A. japonicus* at near-horizontal sites is rather stable (Fig. 4.6). The abrupt increase in abundance correspond to zones in which the near-bottom currents shift direction and/or rate, thus contributing to settlement of larger volume of suspension.

The dense accumulations of *A. japonicus* are in landscapes that show a number of important common features despite external differences. The sediment in such landscapes has a cellular structure (Arzamastsev & Murakhveri, 1987). Free-water exchange does not occur within such a sediment. The sediment surface is complicated by the edges of rough elements that trap detritus (Fig. 4.7).

*A. japonicus* is not present or is very scarce on grounds where free-water exchange occurs. The absence of this species in landscapes of several types may be attributed to insufficient properties of the bottom for the attachment (even a very large-sized specimen of *A. japonicus* with body wall mass of 300 g weighs only 25–30 g under water even with a sediment-filled intestine).

The deposit-feeding holothurians swallow both the organic substance and certain amount of sediment. The optimal combination of these basic components is primarily obtained at sites with intensive sedimentation, viz. in hydrodynamically active zones such as slope discontinuities, outcrops of rock and cliffs, settlements of sessile animals, algae and sea-grass.

Most favourable feeding conditions are in the vicinity of macrophyte overgrowths that supply detritus as well as settlements of bivalve molluscs and ascidians, the faecal material of which represents an excellent medium for development of microorganisms consumed by holothurians. It is precisely the great development of bioaccumulations (the result of a combination of biological and hydrodynamic processes) that results in a very high density aggregations of *A. japonicus* on banks of molluscs and ascidians.

The provision of optimum habitat conditions for deposit-feeding holothurians depends on the pattern of spatial distribution of food reserves as well as their recovery rate. A characteristic feature of coastal sea-zones is the importance of hydrodynamic factors. In this shallow-water area, mechanical interac-

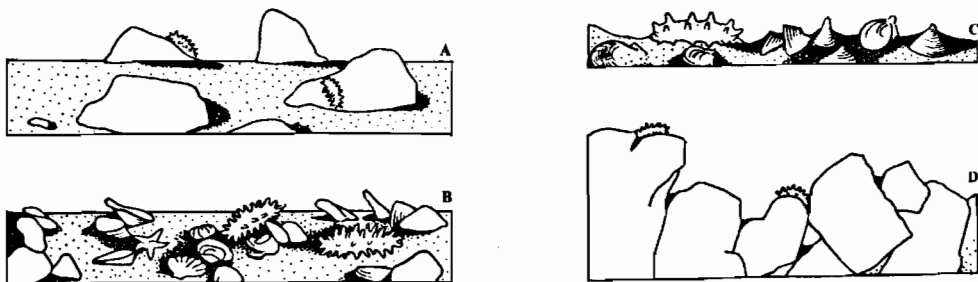


Fig. 4.7. Distribution of food material (darkened in the figures) in various types of bottom landscapes

tion between moving water, sediments and the bottom as well as of biogenic processes is most important (Ionin et al., 1987).

Observations made at test sites at various places (Peter—the—Great Bay, Nhatrang Bay and Cuba) have indicated that the recovery of the food layer is basically provided through horizontal movement of food particles (including faecal material produced by holothurians themselves) from local sites where they are abundant.

Redistribution of the food layer is generated by repeated storms of low and moderate intensity (in temperate latitudes), currents and tidal water motion (in the tropics). There is no doubt that the presence of particles of the most «mobile» size in the intestines of epibenthic holothurians results from this pattern of distribution of food material.

Exceedingly high settlement density and biomass of epibenthic holothurians in shallow waters of tropical zones may be attributed to the high rate of food replenishment due to hydrodynamics and the high rate of circulation of organic substances in tropical ecosystems (Zvyagintsev et al., 1988). Thus the biomass of aspidochirotids in the tropics may reach almost  $8 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$  (see Section 6.4.1) despite the very low organic content at any time. It is only in coastal waters that such deposit-feeders as *Holothuria leucospilota* may flourish since they remain for months, possibly for years, at a specific site and collect food particles in an area with a radius less than their body length. In this case, holothurian faeces are destroyed so quickly that they cannot be observed on the bottom surface.

Thus the decisive factor in food provision of deposit-feeding holothurians in coastal zones is horizontal redistribution of organic substances on the bottom by water motion. This condition is provided by spatial variability of the food-layer thickness and availability of local food particle depots. Here lies the difference between tropical coastal zone conditions and those of lower shelf-horizons and deep-water areas of the ocean where spatial heterogeneity of organic substance distribution is substantially lower. The available food-particle accumulations (particularly faeces) are maintained for a long time, and the food layer consumed may be replenished primarily by the arrival of organic material from a near-bottom waters.

## **Chapter 5. FEEDING SELECTIVITY AND TROPHIC SPECIALIZATION OF SHALLOW-WATER HOLOTHURIANS**

### **5.1. FEEDING SELECTIVITY OF DEPOSIT-FEEDING HOLOTHURIANS**

Selectivity is a basic parameter characterizing feeding mode. Selectivity distinctness is a major factor responsible for the strategy of utilization of food reserves by animals, character of relationship between organisms in the community and other ecological parameters. Theoretical foundations of feeding selectivity have been shaped by Ivlev whose classical publication «Experimental investigation of fish feeding» (1955) highly influenced the development of trophic concepts.

Some degree of selectivity in food and feeding conditions is inherent in all living organisms. In many cases differences in the appraisal of the feeding pattern of a particular species may be attributed to the fact that comparison was made between non-coincident aspects of this many-sided phenomenon. An important step in better understanding of the selectivity phenomenon was made by Johnson (1980). He subdivided the selection process into four hierarchic levels (orders). 1, «choice» of physical and geographic conditions by animals; 2, choice of habitat sites; 3, utilization of certain type habitats, particularly forage sites; 4, selection of particular food components from those represented at the site.

Opinions on feeding pattern of various holothurian species are often diverging (Reviews: Feder & Christensen, 1966; Lawrence, 1975; Sloan, 1980; De Ridder & Lawrence, 1982; Jangoux, 1982; Massin, 1982a, b). Evidently, this is indicative of the actual difficulties in assessment of the accessible feeding material. Special attention should be given to feeding selectivity of deposit-feeding holothurians since such analysis presents major methodological problems and the assessment discrepancies are especially great.

#### **5.1.1. SELECTIVITY ASSESSMENT METHODS**

**Direct methods.** In a general assessment of feeding selectivity, comparison is made between accessible food material and gut contents. Concerning the deposit-feeders, this method requires: (a) the selection of a sample in the animal's feeding site, most closely corresponding in composition to the utilized sediment, (b) sampling the gut contents, and (c) comparison between the two samples. The disclosed differences in size, shape, density, particle chemical composition are understood as selectivity with respect to a particular parameter.

Most studies on holothurian selectivity have been performed using the conventional and most natural method: comparison between gut contents and «sediment utilized by holothurians». The latter words are used in quotation marks since the «utilized sediment» is quite differently understood (and selected) by various researchers: «uppermost centimetre layer», «uppermost

millimetre layer», simply «surrounding sediment», etc. Since the vertical composition of bottom sediments are basically heterogeneous in size and particle composition (see Section 3.1.2), the selectivity parameters largely differ depending on sampling method used. Therefore assessment is meaningful only in cases of careful selection of «parallel» sediment samples.

The above method, called the direct method, was used for studies of feeding behaviour of *A. japonicus*. At several stations in the Vityaz Inlet and near Russky Island, samples of the bottom sediment on which the animals were feeding have been taken together with the gut contents (see Section 3.1.2 and 3.2.2). Bottom samples were taken by samplers of various type (see Section 3.1.1).

**Comparison of consumed food composition.** An evident limitation of the «direct» selectivity assessment method is that its success is completely controlled by the condition of adequacy between the composition of sediment grabbed by sampler and by holothurians tentacles. The provision of such adequacy involves major difficulties and it seems impossible to clear all doubts in the operating identity of so highly different systems.

However, there is a possibility of a quite different approach to selectivity assessment: comparison between gut contents of individuals of various holothurian consuming similar food. Practical implementation of this approach would require a situation when several holothurian species inhabit a site with relatively uniform substrate. This permits considering availability of sediment particles of similar composition.

Such conditions occurs at two sites of Nhatrang Bay: the Roche Noir Island and western coast of Tortu Island (Ho & Levin, 1985; Levin & Ho, 1988).

The small rocky island Roche Noir, with an above-water area of several tens of square meters is located near the west coast of Che Island (see Fig. 1.1). The submerged portion represents an exposed rock plate extending to 15–20 m depth, preceded by a sandy plateau with outcrops of boulders and, in some places, corals. Plate depressions are locations of pebble-sand deposits. Sessile fauna are represented mainly by millepores in summer and high-volume settlements of alcyonarians in winter. Mobile epifauna is primarily the sea urchin *Diadema setosum*.

Four holothurian species occur. The most numerous is *Stichopus chloronotus*, which inhabits the entire rock surface. Less numerous are *Holothuria atra* and *H. leucospilota*, which occur mostly on bottoms containing depressions, but also on rock surfaces. Single *H. edulis* occur on sand near the island base at a depth around 15 m. In the coastal zone of the Tortu Island these species are common. *Pearsonothuria graeffei* is also abundant. At 5–10 m depth, the bottom is composed of pebble, sand, and coral fragments. *P. graeffei* occurs on dead and living acropores; the remaining species, on sand bottoms.

My studies in the tropic zone involved areas of highly variable conditions. No other sites of common habitat of four species of epibenthic holothurians largely variable in the composition of utilized particles have anywhere been discovered. Pairs (*H. atra* — *H. leucospilota* and *P. graeffei* — *S. chloronotus*) are quite common. However, their common habitat is undoubtedly very rare. It is also important to note that the above sites in Nhatrang Bay, especially the Roche Noir Island, are characterized by extremely poor «background» fauna. This condition is favourable for uniform distribution of organic-mat-

ter. These conditions make it possible to avoid sediment sampling for selectivity analysis, and to confine comparison of the composition of food particles consumed (Levin & Sayapina, 1988).

For comparison purpose, samples of gut contents of *Actinopyga lecanora* collected in Kauda Inlet were utilized.

The analysis of samples of bottom sediment and gut contents of *A. japonicus* and tropical holothurians was done using the method discussed in Section 3.1.1.

#### 5.1.2. FEEDING SELECTIVITY OF *APOSTICHOPUS JAPONICUS* AND TROPICAL HOLOTHURIANS

Comparison between composition of particles from the gut of *Apostichopus japonicus* and bottom sediment at the sampling site indicates their size parameters are non-coincident (see Fig. 3.3). Thus, in one pair of parallel samples, the median diameter of particles of the gut contents (fraction weighing) amounts to  $3.55\phi$  and that of the bottom,  $-0.43\phi$ .

On boulders and rock, all size particle distribution of gut contents are shifted to the right relative to the corresponding bottom distribution, indicating that the fine fraction content is much lower in the former than in the latter. The content of particles larger than  $-1.25\phi$  may amount for 70 % for bottom in the gut contents no more than 5 %.

On pebble bottom the curves show less difference. With one exception, all curves of gut contents also are shifted to the right relative to those of sediments. The gut contents of holothurians from sand is composed of particles characterized by a larger median diameter than those from parallel bottom samples. The curves of particle dimensional distribution for the first sample group are arranged to the left of the corresponding distributions for the second group. In several samples from sand bottoms the distribution of particle size in gut and in bottom sediment is close.

The analysis of curves obtained from the particle count method indicates the presence of the same tendencies with relatively smaller difference in distribution parameters of gut-bottom pairs.

The composition of biogenic particles in the gut of *A. japonicus* compared to bottom sediment composition in parallel samples from all types of bottoms shows an irregular type of variation, with no registered «preference» for particles of any type (see Fig. 3.4). The presence of definite type of particles in the gut is conditioned by their content in the substrate on which holothurians are feeding. For example, fragments of barnacle plates may be found only in the gut of *A. japonicus* collected on boulders.

In most cases the gut contents of *A. japonicus* show a reduced fraction of inorganic particles compared to bottom sediment. Thus, samples from boulders are 65–70 % quartz sand while the gut contents of holothurians from the same sites are only 35–40 %. In samples from a pebble bottom the same relationship is 65–70 % and 50–55 %; from sand, 75–80 % and 50–53 %, respectively. Almost no inorganic particles larger than  $0\phi$  occur in the gut of holothurians while bottom sediment samples contain a large amount of such particles.

Compared to fraction weighing, the use of the count approach show a narrower scatter of data both in bottom samples and gut contents (see Table 3.1). Therefore the latter approach was preferred in the analysis of selectivity results.

In most cases, the dimensional composition of particles in the gut contents of *A. japonicus* were different from that of the bottom sample. However the dimensional selectivity of *A. japonicus* feeding mode is much different from that resulting from the models reported in the literature. Most current feeding models of deposit-feeders assume a predominant selection of finer particles possessing a larger relative surface area and associated with larger amount of microorganisms (Taghon, 1982). As my evidence shows, the tendency to collect finer particles occurs in *A. japonicus* only as a special case, feeding on boulders.

As shown in Section 3.2.2, the size composition of particles selected by *A. japonicus* from very different substrates is relatively stable. On bottoms where coarse grains in the surface layer predominate, the composition of entrapped particles shifts toward the finer fractions. If fine particles are predominant in the sediment (e.g. on fine-grained sand), their percentage in the gut contents is less than that in the bottom. Thus, the dimensional composition of particles selected by *A. japonicus* in the process of feeding is more controlled by functional capabilities of the food catching structures (tentacles) than on the dimensional distribution of the particle composition available in bottom sediment.

Similar particle size distribution in various samples is provided by particles of differing origin. Particles of all types present in bottom surface layer on which the holothurian is feeding have been recorded in the gut of *A. japonicus* (see Fig. 3.7). The proportion of particular types of biogenic particles shows an irregular of variation compared to that in the bottom sediment. It is more common that gut particles of larger size are biogenic and their physical properties differ from those of inorganic particles. Therefore a certain selectivity of *A. japonicus* with respect to particle size may be attributed to differences in the physical properties of those particles (e.g. residual weight, surface texture) responsible for different conditions of their entrapment by tentacles.

Particle entrapment is essentially dependent on the hydrodynamic characteristics of the particles. Laboratory experiments with feeding *A. japonicus* on artificial mixtures indicated that utilization of various size particles of similar density almost always showed selective entrapment of definite size particles (the exact size of «preferred» particles depended on density scale). On the other hand, in experiments with «hydrodynamically uniform» mixtures, the dimension and composition of gut contents was almost identical to that of the food material, i.e. no particle selectivity. There is no reason to believe the relationship between efficiency of particle entrapment and particle hydrodynamic characteristic to be causally related. Evidently, the same parameters responsible for hydraulic coarseness of particles (relationship between surface area and residual weight) are equally important for entrapment efficiency.

Similarity coefficients for the composition of the gut contents of various holothurian species from one site proved in most cases to be higher than the relevant coefficients for conspecific specimens from various sites (Table 5.1).



This dependence is less distinct for *H. edulis*, which may be attributed to the fact that the latter species was collected outside Roche Noir Island, on sandy substrate. The least similarity with other samples is shown by the gut contents of *Actinopyga lecanora* from Kauda Inlet.

**Table 5.1.** Indexes of similarity (upper figures: Jakkard; lower figures: Chekanovsky-Serensen) of particles composition in the intestine contents of holothurians from different regions

Region	Species	No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Rocher Noir Island	<i>Holothuria leucospilota</i>	1									
	<i>H. atra</i>	2	0.82 0.85								
	<i>H. edulis</i>	3	0.70 0.77	0.64 0.73							
		4	0.79 0.83	0.74 0.84	0.71 0.78						
Tortue Island	<i>Holothuria leucospilota</i>	5	0.50 0.65	0.59 0.72	0.41 0.56	0.43 0.59					
	<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				
	<i>H. edulis</i>	7	0.61 0.66	0.69 0.70	0.58 0.63	0.58 0.65	0.52 0.61	0.72 0.66			
	<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		
	<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	
Kauda Inlet	<i>Actinopyga lecanora</i>	10	0.33 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

The maximum particle size of sediment ingested by holothurians in Nha-trang Bay was close to that for the same species in other areas of Indo-West Pacific (Levin, 1979c), probably due to the relative development of tentacles (Levin, 1980). At the same time the composition of most of the particles, both dimensional and substance, is largely controlled by the sediment composition at the sites. Even in species with a highly variable range of food-particle size, such as *H. leucospilota* and *S. chloronotus*, the distribution pattern of the particles in the gut contents is very close. The qualitative content of those samples is also practically identical.

The above results indicate a definite selectivity of holothurians in habitat choice. It is mostly distinguishable in species utilizing predominantly fine particles. At the same time no selectivity with respect to size or composition of entrapped particles has been identified within feeding sites. Entrapment efficiency of fine sediment particles (up to 2 mm) is similar for all the species studied. Interspecific variations occur chiefly in the ability to entrap coarser particles.

### 5.1.3. MECHANISM FOR SELECTIVITY

Findings of the previous Section contradict conclusions drawn by many researchers (Table 5.2) concerning food selectivity in holothurians. Besides objective interspecific differences, and some cases of inappropriate experimen-

tal approaches, this discrepancy may be explained by different concepts of selectivity. I believe, two aspects of mechanism for selectivity should be distinguished: (a) the sequence of selectivity operations; (b) selectivity aspects.

According to Taghon (1982), the feeding process of deposit-feeders incorporates the selection of food, manipulation, ingestion, digestion and absorption. According to this scheme, selection precedes the remaining processes. In my opinion selection with respect to particular parameters is a multistage process realizable at all stages of feeding. Within the general feeding scheme of deposit-feeding holothurians, successive selection stages (Fig. 5.1) may be identified by their correspondence to these stages: selection of food patch<sup>1</sup>, selection of objects therein, catching of objects, their delivery to mouth, swallowing, movement in the gut, and digestion + absorption (Levin, 1988a).

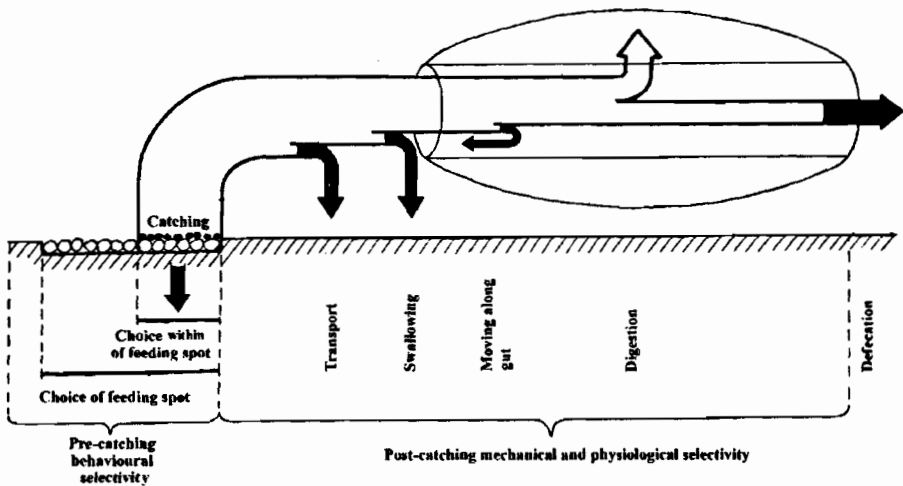


Fig. 5.1. Schematic diagram of selectivity stages in feeding process of deposit-feeding holothurians.

Blackened arrows: particles rejected

**Selection of food patch.** The specific sedimentologic conditions at the water-bottom interface are beneficial for selective accumulation of particles enriched by organic substance. This microlayer is directly utilized by epibenthic holothurians. Infaunal holothurians use it to form funnels and cavities into which particles of surface sediment fall and which may be considered as peculiar selective facilities.

The strategy used by epibenthic holothurians in search of a food patch is highly variable, depending on conditions, primarily the rate of recovery of food resources (Levin, 1982a; Levin & Skaletskaya, 1981a). The species may be very mobile under poor food provision and almost stationary under abundant food provision.

<sup>1</sup> Patch is a term commonly used in theoretical studies on food capture and forage utilization. In this analysis, it denotes a portion of an area (or volume of substrate) with uniform trophical conditions for holothurians.

Table 5.2. Selectivity of holothurians feeding

Taxon	Author, region	Sampling of sediment	Processing of samples	Compared parameters <sup>a</sup>	Conclusion (as given by the author)
<i>Epibenthic shelf-dwelling</i>					
<i>Actinopyga lecanora</i> , <i>Bohadschia bivittata</i> , <i>B. vittensis</i> , 4 sp. Gen. <i>Holothuria</i> , <i>Stichopus</i> <i>chloronotus</i> , <i>S. variegatus</i>	Yamanouti, 1939 Palau Islands	Not indicated	Sieving of dry sam- ples into 6 fractions	Content (on a weight basis) of size frac- tions	Feeding is nonselective, though to a different extent; <i>H. atra</i> , as compared to <i>S. chloronotus</i> , capture particles of larger size; <i>Actinopyga</i> in the aquarium are nonselective; respond both to chemical and mechanical stimulus
<i>Parastichopus tremulus</i>	Jeepsen & Lützen, 1971 Oslo-fjord, Norway		Not performed	Not indicated	Beyond any doubt, nonselective fee- ding behavior; can form aggre- gations in areas with favorable con- ditions of nourishment
<i>Parastichopus tremulus</i>	Hauksson, 1979 Ranne- fiord, Norway	Available data on the upper sediment in the same area obtained some year earlier; samples proces-sing with «geological methods»		Content of 3 main size fractions (on a weight basis)	Selection of large particles, mostly faecal pellets and other sediment aggregates richer in OM, than the surrounding sediment
<i>Parastichopus</i> <i>parvimensis</i>	Yingst, 1976 South California	Samples of upper layer of sediment	Not indicated	Grain size distri- bution, content of OM and C <sub>org</sub>	No differences were found in dis- tribution of particles of different size in sediment and in intestines; a small increase of OM content in the intestines in the case of foraging on sands, and a significant increa-se on stones
<i>Parastichopus</i> <i>parvimensis</i>	Yingst, 1982 South California	Diver carefully re- moved upper 5 mm of se- diment	Sieving fractions <62 mm and >2 mm; analysis of sand frac- tion allowing its pre- cipitation	Grain size distri- bution, content of C <sub>org</sub> , N <sub>org</sub> calcu- lation of IBI (on a weight basis)	The median particles diameter and the OM content in sediment and the intestines do not differ; selection of OM-enriched layer of sediment
<i>Holothuria atra</i>	Webb et al., 1977 Enewetak Atoll	Upper sediment	Chemical analysis	Content of C, N, P, H	Selective feeding; swallows and pro- duces faeces richer in C <sub>org</sub> than the sediment

Table 5.2 — continued

Taxon	Author, region	Sampling of sediment	Processing of samples	Compared parameters <sup>a</sup>	Conclusion (as given by the author)
<i>Holothuria tubulosa</i>	Massin, 1979 Vilfransh-sur-Mer	Only the uppermost millimetres of sediment	Chemical analysis	Content of total OM, proteins, carbohydrates, lipids	Capable of selecting of particles with a rather large content of OM
10 species fam. Holothuriidae, <i>S. variegatus</i>	Roberts, 1979 Pary Islands, Indonesia	Not collected	Sieving of the dry intestines contents into 8 fractions	Grain size distribution of IC of different species	Species-specific selection of particles with respect to size, depending on microstructure of tentacle surface
<i>Isostichopus badiionotus</i>	Sloan & Bodungen, 1980 Bermudas	Upper 2.5 cm of sediment	Sieving of wet particles <140 mm; the rest dry sample sieving into 5 fraction	Content (on a weight basis) of size fractions	Nonselective with respect to particle size; weak negative selection of very thin and coarse particles on sites with a rather thin layer of sediment
<i>Holothuria forskali</i>	Bouland et al., 1982 Morle Bay, UK	Observation of holothurians behaviour and histological investigation of tentacles			Tentacle chemosensory receptors detects OM-enriched areas of substrate
<i>Holothuria atra</i> , <i>Stichopus chloronotus</i>	Moriarty, 1982 Islands Heron and Lizard, Australia	Undisturbed sediment from 3 mm of depth from stones	Chemical analysis, counting of bacteria	Biomass of bacteria (by 2 methods), content of C <sub>org</sub> , N <sub>org</sub>	Selective feeding on sediment particles, containing bacteria and enriched with nitrogen components of OM; selectivity is controlled by chemosensory receptors; in the case of feeding on stones selectivity was not observed
<i>Actinopyga echinites</i> , 8 sp. gen. <i>Holothuria</i>	Roberts & Bryce, 1982 Bekon Island	Scraping off the layer ≈ 1 mm	Sieving of dry samples into 8 fractions	Calculation of IEI (on a weight basis)	Some species ( <i>Holothuria hartmeyeri</i> , <i>H. cf. peticax</i> ) show size selectivity, when two or more species live in the same area
<i>A. agassizi</i> , <i>H. grisea</i> , <i>H. mexicana</i> , <i>I. badiionotus</i> , <i>Euapta lappa</i>	Hammond, 1982b Jamaica	Scraping off a few millimetres	Removal of OM, followed by dry sieving	Grain size characteristics	There is no size selection of particles
<i>Holothuria mexicana</i> , <i>I. badiionotus</i>	Hammond, 1983 Jamaica		Chemical analysis, counting of meiofauna	Content of C <sub>org</sub> , N <sub>org</sub> , ATP, pigments, composition of meiofauna	Selection of OM-enriched particles; rather than selecting individual granules seeks out places with increase content of OM
<i>Holothuria atra</i> , <i>H. leucospillota</i>	Massin & Doumen, 1986 Laing Island, New Guinea	Conditions not indicated	Wet removal of particles <0.05 mm, the rest — sieving of dry sample into 8 fractions	Cumulative curve of grain size distribution	Physical selection (by size) in some species; its degree depends on the conditions and trophic adaptive possibilities of animals

Taxon	Author, region	Sampling of sediment	Processing of samples	Compared parameters *	Conclusion (as given by the author)
<i>H. leucospilota</i>	Ong Che, 1990 Hong Kong		Condition not indicated	Calculation of IEI	Active selection of small particles; selection of OM-enriched particles
<i>Holothuria atra</i> , <i>Stichopus chloronotus</i>	Uthicke, 1994 Lizard Island, Australia	Samples of sediments in front of holothu- rians	Grain size analysis of faeces	Content of phyto- pigments, content of meiofauna	Meiofauna density in gut contents significantly lower than in the sedi- ments near the holothurians; <i>S. chlo- ronotus</i> is efficiently selecting for sediments rich in plant material; selections occur by choosing the sediment spot to feed on
5 species fam. Holothu- riidae, <i>Stichopus chloro- notus</i>	Present inves- tigation Nhat- rang Bay, South China Sea	Not collected	Sieving of wet samp- les, microscopic ana- lysis	Grain size characte- ristics and qualitative composition of IC of species inhabiting at thesame area	Selection of particles by their size and composition is absent; a definite degree of selection of sites of fo- raging
<i>Apostichopus japonicus</i>	Present inves- tigation Vityaz Inlet, Sea of Japan	Sucking of the up- per mobile microlayer of sediment	Sieving of wet samp- les, microscopic ana- lysis, determination of physical proper- ties	Grain size and physi- cal characteristics, OM contents	Selection of particles by their size and composition in absent; selects «spots» with a thick nutrient layer; capable of distinguishing area with eaten layer
<i>Epibenthic deep-water</i>					
22 Species Ord. Aspidochirotida, Dendro- chirotida, Elasi podida, Molpadiida, Apodida	Sokolova, 1958NW Pa- cific, Sea of Okhotsk, Bering Sea	No analysis was made except the material collected at two sta- tions	Visual determination of components of IC, determination of C <sub>org</sub>	Qualitative composi- tion and C <sub>org</sub> of IC from various species from the same station	Subdivided into those feeding wi- thout selection, and those selecting either roughly or thoroughly; the degree of selections increased with complicating of the tentacle struc- ture; there is connection between selectivity degree and the quantity OM in the inhabitant areas
Ord. Aspidochirotida, Elasi podida	Bordovsky et al., 1974; Akhmetieva et al., 1982NW Pacific	Dredging samples	Chemical analysis	OM and bituminoids content	Have ability to select food of definite chemical composition, hardly dif- ferent from average OM chemical composition of sediments

Taxon	Author, region	Sampling of sediment	Processing of samples	Compared parameters <sup>a</sup>	Conclusion (as given by the author)
<i>Bentogone rosea</i> , <i>Psydropotes longicauda</i> , <i>Paroriza pallens</i> , <i>Molpadia blakel</i>	Khripounoff & Sibuet, 1980 Bay of Biscay	Conditions not indicated	Microscopic and chemical analyses	Content of different types of particles, content of N <sub>org</sub> , C <sub>org</sub>	Selection: (a) OM-riched particles, organicmineral complexes, faecal pellets, parts of skeletons, (b) small particles, (c) negative selection of living organisms
<i>Deima validum</i> , <i>P. longicauda</i> , <i>B. rosea</i> , <i>P. villosus</i> , <i>P. pallens</i>	Sibuet, 1984 Bay of Biscay	Box-shaped dredge	Grain size, microscopic and chemical analysis, counting bacteria and meiofauna	Size and qualitative composition of particles, content of lipids, proteins, carbohydrates	Selection of fractions with high content of OM
<i>Infaunal</i>					
<i>Leptosynapta tenuis</i>	Powell, 1977 North Caroline, USA	The 0 and 0.5 cm from the surface of sediment	Counting of particles >12 mm under a microscope	Calculation of IEI (according the number of particles)	Negative selection for small particles, based on availability of size of granules but not preference; choice of feeding zones connected with component of obvious preference
	Myers, 1977 Rhode Island, USA	Upper 2 mm and faecal cones (in aquaria)	Determination of main grain size characteristics	Grain size characteristics of IC and faeces	There is basically no selectivity; it is possible that small deficiency (2-5 %) of particles more 1 mm is function of small size of mouth
<i>Holothuria arenicola</i>	Hammond, 1982b, 1983 Jamaica	Scraping off upper 3 cm	Removal of OM, followed by dry division into fractions	Grain size characteristics	Selection of particles by size is absent
<i>Scollodotella lindbergi</i>	Levin, 1982b Vityaz Inlet, Sea of Japan	Observations in the profile aquaria	Selection of particles by their size and compositions did not discovered		

Key to references: IC – intestine contents, IEI – Ivlev index of electivity.

<sup>a</sup>Contents of the intes-tines and the surrounded sediment if not stated otherwise.

A much closer relationship between conditions of habitation and feeding conditions is found in infaunal holothurians. Requirements for physical sediment parameters for feeding as well as for optimum burrowing conditions are evidently similar for these animals.

Thus, epibenthic holothurians may select food patches when food supply is poor. No evidence is available for infaunal species, but supposedly selection is expressed to some degree since homogeneity of characteristics is much greater within the sediment than at its surface.

**Particle selection within food patch.** No data on this question are available. My long-term inspection of *Apostichopus japonicus*, a number of tropical epibenthic species and infaunal *Scoliodotella lindbergi* and *Paracaudina ransonetii* indicate that holothurians apply tentacles upon the substrate in a random pattern. No selectivity is present at this stage.

**Particle entrapment.** Most reports of holothurian feeding selectivity with respect to size and/or quality of particles (see Table 5.2) suggest that the selection is provided at this stage (see below).

**Delivery to mouth.** Some particles fall off the tentacles in epibenthic holothurians. The aquaria observations of infaunal *S. lindbergi* indicated that most entrapped particles are carried to mouth. However, Powell (1977) noted the «loss» of fine particles in feeding process of *Leptosynapta tenuis*.

**Swallowing.** Consideration on the maximum size of particles utilized by the size of the mouth are presented (without substantiation) by some researchers (Myers, 1977).

**Movement in the gut.** No evidence is available on difference in time of digestion of various types of particles. A partial case of this sort of selection is represented by the inverse movement of particles in the anterior part of the alimentary tract of some polychaetes (Self & Jumars, 1978). No intestine antiperistalsis has been recorded in holothurians, though such a phenomenon is not improbable.

**Digestion and assimilation.** Much like any other animal, the final event of food particle selection in the feeding process of holothurians results in selective digestion and absorption of definite type of organic material (Walker & Bambach, 1974). Comprehensive literature on food digestion and assimilation by holothurians is presently available (Review: Lawrence, 1982). However, evidence on the digestion of various organic components is ambiguous.

Basic selectivity-controlling parameters are discussed below.

**Particle size.** Most information on holothurian selective feeding may be obtained from evidence on selectivity with respect to particle size (Table 5.2). However, this evidence is often difficult to compare due to inadequate information on stages of selectivity. This inadequacy results from differences in sample analysis methods and grain-size characteristics utilized.

The minimum size of entrapped particles is controlled by tentacle structure and their mode of operation during particle entrapment. Powell (1977) indicates the reasons responsible for the decrease in the quantity of fine particles in feeding process of *L. tenuis* are: (a) fine particles tend to fall between the tentacles' digits and thus escape capture; (b) the medium-size particles, which are in greatest abundance, effectively hide the smaller particles both by their larger surface area and greater number. Thus a tentacle has a greater chance of contacting and picking up medium-size particles than the smaller ones; (c) if clay particles are present in the sediment with high content of organic

substance, fine particles tend to stick to each other and organics in large conglomerates.

However, the first condition may result from transportation selectivity and the second from pre-entrapment selectivity. The third condition may result from the methods of sample treatment and should be negligible if appropriate methods of aggregate analysis be used. It should be noted that Ivlev's selectivity index used by Powell is extremely vulnerable to variations in the «tails» of grain-size distributions. This feature has been the subject of repeated criticism<sup>1</sup> (Pesenko, 1982; Hammond, 1982b).

The opinion concerning selectivity of fine particles in the feeding process of *Molpadia oolitica* (Rhoads & Young, 1971) is almost groundless since the analysis was limited by sample examination and did not measure grain size. Rather large (up to 3 mm) particles occur in the gut of an ecologically similar species *Paracaudina ransonetii* (pers. observation).

According to current opinion on the process of food capture of deposit-feeders (completely applicable to holothurians), particles of various sizes have different probabilities of being entrapped by tentacles. However, acknowledging this fact, some researchers insist on primary entrapment of fine particles (Baumfalk, 1979) while others (Jumars et al., 1982) consider coarse particles to be the primary objects. There is no doubt that selectivity with respect to particle size occurs in holothurians (see previous Section), but since it is specified not only by the arrangement and size of particles (at the phase of contact) but also by their physical properties (at the retaining phase), selectivity may change trend depending on particular conditions.

*Chemical composition and nutritive value.* The differences in the content of organic material or its components in the intestine of holothurians and the surrounding sediment reported in the literature are commonly explained to result from chemical selectivity, viz. the ability of holothurians to detect and actively select particles of definite chemical composition. However, a more detailed analysis of the methods used by the researchers responsible for this conclusion (see Table 5.2) makes this doubtful.

The thickness of sediment layer selected for the analysis (in cases when it is indicated) greatly exceeds the thickness of the surface microlayer actually consumed by holothurians: 3 to 10 mm (Moriarty, 1982), 5 mm (Yingst, 1982), «surface sediment» (Webb et al., 1977), «only upper millimetres» (Massin, 1979), «upper several millimetres» (Hammond, 1983). Thus, even in those studies the surface microlayer, enriched by organic substance, is «diluted» by underlying sediment with reduced organic content. The studies comparing the chemical composition of the gut contents and that of overall sediment in a sampler (Bordovsky et al., 1974; Khriponoff & Sibuet, 1980; Akhmetjeva et al., 1982; Sibuet, 1984; Akhmetjeva, 1987) suffer from a even higher level of such «dilution».

Therefore the widely quoted conclusion Hauksson (1979) as a proof of «chemoselectivity» of holothurians seems completely groundless. The study Douland et al. (1982) which claimed that *Holothuria forskali* can recognize

<sup>1</sup> The calculation of Ivlev's index, if calculated by fraction weighing instead of particle counting, as done by some researchers (Yingst, 1982; Roberts & Bryse, 1982; Ong Che, 1990), is absolutely meaningless.



most organically rich portions of the surface sediment with the aid of chemosensory receptors completely lacks the assessment of sediment composition and gut contents. Thus an important ecological conclusion was drawn solely on the basis of histological analysis of the tentacles!

In holothurians with digitate tentacles (Molpadiida, numerous Apodida) adapted to manipulate individual sediment particles, such selectivity is basically possible, though not proved. Aspidochirotida and species of Apodida with pinnate tentacles represent a different situation. Though their tentacles are capable of entrapping large objects, their basic operating mode simultaneously entraps fine particles.

Admitting a mechanical-adhesive pattern of food entrapment by tentacles (see Section 4.1.2), it is necessary and sufficient for particle seizure that all or some of the particle physical parameters (size, density, shape, surface texture) are within certain limits for which a food catching apparatus is oriented. In this case, if the chemical properties of a particle are «associated» with physical ones within the above limits, the particle would be entrapped even without preliminary detection. However, if its chemical features are not expressed physically, selective entrapment of a particle, even detected by chemoreceptors would be impossible. Thus, in the first case a preliminary chemical identification would be superfluous; in the second, it would prove insufficient.

What then is the explanation of the differences between the volume of organic substance in the gut contents and «surrounding sediment», frequently noted (Bordovsky et al., 1974; Powell, 1977; Webb et al., 1977; Hauksson, 1979; Roberts, 1979; Bouland et al., 1982; Hammond, 1983; Massin & Doumen, 1986; Ong Che, 1990 — see Table 5.2). The surface microlayer incorporates organic-mineral substances, faecal material, remnants of animals and plants, detritus (see Section 3.1.2). Organic particles are distinguished from mineral ones in numerous physical parameters. They possess a considerably reduced density (and consequently residual weight), a larger specific surface, and more complicated surface microtopography (Rhoads & Young, 1971; Johnson, 1974, 1977; Bienfang, 1980; Cammen, 1982; Taghon et al., 1984). These are specifically those features which enhance the retention of particles by tentacles by pinching and adhesion.

Chemoselection is commonly treated as an active process. «Active» and «passive» selectivity have not been defined. However it is possible to conclude from the context that active selection suggests preliminary assessment of particle nutrient quality (e.g. organic content) with the aid of special receptors, and subsequent capture of particles corresponding to the search image. Passive selection is devoid of such an assessment stage. However, the distinction between «volitional» and «mechanical» actions presents a complicated problem even for higher vertebrates. In application to invertebrates the uncertainty is repeatedly increased. An effort to make such a demarcation with respect to deposit-feeders in which entrapment and processing of food objects is combined seems totally hopeless.

The historical background of the concept of deposit-feeding within various taxonomic groups indicates the tendency not to use the concept of «active selectivity». In fact, all current feeding models of deposit-feeders (Taghon et al., 1978; Taghon, 1982; Jumars et al., 1982) are mechanical (otherwise

sometimes termed as «stochastic»). Such models consider selectivity to result from physical interaction between food catching and (if available) food processing organs, and food objects possessing definite physical properties. These models make no mention of particle selection by quality receptors.

Unfortunately the methodology of feeding experiments on holothurians is less developed than for deposit-feeders such as polychaetes. Nonetheless the available data on holothurians (Bordovsky et al., 1974; Massin, 1979; Bouldand et al., 1982; Moriarty, 1982; Hammond, 1983; Sibuet, 1984) are relevant for consideration of the chemical selectivity concept (selection of individual particles using special chemosensitive receptors) may be completely explained by mechanical selectivity.

The analysis of food capture in deposit-feeding holothurians indicates that the first phase (search for food patch and activity therein) is behavioural. In this phase, holothurian behaviour contributes to potential contact between the tentacles and organically enriched particles. At this stage external selective facilities participate in the feeding process of both epibenthic and infaunal holothurians. For the former this is the water-bottom interface, for the latter, cavities in the sediment. However the principal difference between epibenthic and infaunal species lies in the fact that the former group of holothurians use external natural selective facilities while the latter one is creating them. The selectivity at the second phase (beginning with entrapment of particles) shows itself only in the functioning of morphological structures of the holothurians. No active particle selection is occurring, the resulting selectivity is the effect of physical (interaction between food catching organs and food objects) and physiological (digestion and absorption) processes.

Hence feeding selectivity in the holothurians group studied is relatively poor. It may be classed no higher than the third order (according to Johnson, see Section 5.1), i.e. it includes selection of forage sites. Holothurians are incapable of actively selecting particular components at the site.

Selectivity is an energy consuming process and is used only if energy benefits exceed the cost. Deposit-feeding holothurians demonstrate a very energy saving technique of selecting the most valuable nutrient components out of organically poor material available.

#### 5.1.4. ARE HOLOTHURIANS «OPTIMAL FORAGERS»?

This question is not so easy to answer due to the mere fact that the so-called optimal foraging theory (OFT), often used (e.g. Hughes, 1980) as a generally accepted concept, does not at present possess a set of postulates that are adequate criteria for unambiguous evaluation of trophic behaviour (Levin, 1990).

Basic attention of both adherents and opponents of OFT is paid to the function of feeding selectivity for maximizing energy or time. To evaluate the correspondence between food-catching activity of animals and the OFT one needs to specify whether the animals can rank food items by their energy value and selecting targets of higher rank. With respect to holothurians the very question of such ranking is incorrect. The fundamental feeding process

includes ingestion of particles that are devoid of food quality and of energy value (see Section 3.2 for a more detailed description).

Microphagy is suggested as the appropriate mode of feeding for animals that have tentacles according to the optimal foraging theory. Fine particles should be consumed selectively (Taghon et al., 1978). As previously demonstrated, feeding behaviour of mobile holothurians does not follow the above model.

Two contradictory concepts treating the effect of food quality on its consumption rate can be distinguished: according to one concept, feeding rate is inversely proportional to food quality; the other concept assumes direct proportionality between these parameters (Taghon, 1981). Evidence on feeding behavior of deposit-feeding holothurians (see Chapter 3) does not conform with any of these concepts. The feeding strategy of these animals is aimed at providing the highest total amounts of material transferred through gut. In other words, the feeding behaviour of holothurians is generally invariant to the quality of utilized food. It certainly should be noted that when the amount of food material is relatively stable the total energy content increases with utilization of higher-calorie material.

Regularities of animal movements are basically analyzed through directivity or (less commonly) velocity of motion. However, optimization criteria for these parameters in various trophic conditions are missing and their quantitative testing is not possible. The adherents of the OFT have made numerous attempts to examine the «organization» of the route of animals for optimizing the foodcatching process. However, the only unanimous conclusion consists in the assumption that directed routes are more efficient than random ones (Hughes, 1980).

The foraging behaviour of the holothurian species I have studied basically corresponds to a random-motion model. No tendency to ordering of route was noted within food patches. On the contrary, in very thick food layers the direction of motion of feeding holothurians becomes less predictable than at sites with moderate feeding capacity. On bottoms devoid of a food layer the movement of holothurians was better organized than at sites of intensive feeding. Such directed foraging motion of starfish was considered optimal by McClintock & Lawrence (1985).

A «non-optimal» routing pattern for sites with various food capacity is also reported for other echinoderm groups. Deviation of actual parameters of feeding activity of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus* from those predicted by the model is demonstrated by Hayakawa & Kittaka (1984). Non-directional motion has been reported for some species of starfish (Pain, 1976; Campbell, 1984; Levin et al., 1987).

Therefore, feeding in the holothurians examined does not agree with conventional OFT. It seems likely, that such biological peculiarities of echinoderms, as a poor development of distance receptors, specific biochemical processes, primitive and conservative nervous system, hydraulic ambulacral system not dependent on the energy used by muscles, high plasticity to the food deficiency expressed in a zero or even a «reverse» growth, and extra-oral digestion (in asteroids) limit the importance of food value on the evolution of feeding behaviour (strategies). Echinoderms in general could be qualified as «imperfect» consumers (*sensu* Ott, 1981), expressing optimal foraging strategies only on the ecosystem level.

## 5.2. TROPHIC SPECIALIZATION OF HOLOTHURIANS

Trophic specialization is one of important ways that increases the efficiency of utilization of various food resources. Most of the current concepts of trophic specialization tend to associate the breadth of feeding spectrum with the abundance of utilized food. The hypothesis of MacArthur (1972) postulating that the breadth of trophic niche would increase with a decrease in availability of food resource, is very popular. According to MacArthur competition is the basic mechanism responsible for food spectrum.

In the opinion of Stenseth (1981), with an abundant of high quality food specialization may take place even in the absence of competition. Glasser's (1984) contention that a stabilized resource is characterized by obligatory consumption strategies: obligatory specialization (for excessive food supply) and interphenotype generalization (for food shortage). The lack of resource stability prompts the appearance of another optional strategy displaying characteristics of either specialists or generalists, depending on relative food abundance.

Food abundance is not the only parameter responsible for specialization or generalization of feeding. Such parameters as the energy requirements of the consumer, rate of feeding, movement, relative size of the consumer and the food items are also important. As shown by Steneck (1982), various groups of herbivores have increased trophic specialization with a reduction of energy requirements and the rate of the foraging movement. At the same time, it is evident that the above conditions correspond to an adequate food supply. This confirms a general regularity: the dependence of trophic specialization on the abundance of available resource.

Due to specificity of feeding behaviour, the analysis of the size and composition of the holothurians gut contents cannot reveal the whole spectrum of their food. To evaluate trophic specialization of a group these data should be supported by information on animal behaviour and distribution.

The analysis of the gut contents of epibenthic Aspidochirotida and Apodida is indicative of a basic similarity in the composition of particles gathered by various species. Moreover, in many cases food similarity is reported even for sharing the habitate representatives of various orders. Least variable at the family level is food composition of synaptids. However these holothurians also collect all food particles available. Aspidochirotids, apodids and molpadiids predominantly feed on organic matter deposited on bottom surface or burrowed therein, irrespective of its composition and properties.

Suspended organics, another basic resource of disperse organic matter available in the ocean is utilized by dendrochirotids (Hyman, 1955; Massin, 1982a, b; Smith, 1983; Costelloe & Keegan, 1984; Keegan et al., 1985). These animals collect seston without specific preference to any of its components. Thus, the basic trend of trophic resource utilization by holothurians is trophic generalization.

A tendency leading to utilization of organic matter buried in the sediment is found in all orders of holothurians. This tendency is most pronounced in molpadiids. Numerous apodids, some aspidochirotids and dendrochirotids are burrowers (see Section 2.3). In my view adaptation to the burrowing mode of life and utilization of organic matter in the sediment cannot be considered actual trophic specialization since both the morphology of feeding structures

of such species and the feeding mode do not have any major differences from epibenthic representatives of the same orders.

The question as to which of the two types of organic substance (deposited or suspended) utilized by holothurians is more specialized is somewhat problematic. Roberts (1982) believes that deposit-feeding holothurians are trophic generalists while suspension-feeders are specialists.

At the same time the data indicating greater variability and non-predictability of seston as a source of food material compared to organic matter in the sediment seem to be quite reliable. This is why suspension-feeders are trophically less specialized than deposit-feeders (Levinton, 1972; Olafsson, 1986).

The analysis of a set of trophologic, morphologic and palaeontologic data does not allow me to accept Roberts' concept. On the contrary, I believe that the level of trophic specialization of aspidochirotids is much higher than that of dendrochirotids.

Two subgenera of the genus *Holothuria* in the Aspidochirotida are noteworthy: *Selenkothuria* and *Semperothuria* with pseudoarborescent tentacles, and *Pearsonothuria graeffei* with typical aspidochirotid tentacle structure but much larger (Levin, 1980; Levin et al., 1984). Selenkothurians, semperothurians and *Pearsonothuria* are definitely specialized species.

An important question arises: did the above specializations emerge in conditions of excessive or insufficient resources? A comprehensive study of the feeding behaviour of animals at different taxonomic levels suggests that the idea of unlimited food of any type in nature is erroneous: food is always insufficient (Shvarts, 1980; Mina, 1986). I support this point of view with respect to aspidochirotids. Evidently, this group does not contain species whose specialization developed due to the availability excessive resource.

According to a classical concept (e.g. Pianka, 1981), specialization, contributing to the efficient consumption of certain resource is at the same time responsible for reducing the organism's food spectrum. However, on numerous vertebrates and invertebrates groups was demonstrated that even extreme morphological specialization of the feeding apparatus would enhance rather than reduce trophic capabilities (Glasser, 1984; Mina, 1986). This is quite true for the holothurians studied. My observations show that selenkothurians and semperothurians have acquired the capability to consume suspended particles not instead of but in addition to deposited particles, utilizing any of the alternatives, depending on the circumstances. Therefore the composition of their gut contents is one of the broadest among aspidochirototes (Levin, 1979b).

The widening of trophic spectrum is also seen in *Pearsonothuria graeffei*. I observed this species mainly in two sites with quite different conditions. The first was in relatively deep-water (20–30 m), with substrates of coral limestone and coral fragments. These conditions are adequate for other holothurian species. The second was thick coral overgrowths at 0.5–3 m depth along the external reef edge. Here *Pearsonothuria* feeds directly on living corals. No other holothurian species possesses such an ability. The size composition of the ingested particles is similar in both cases: fine grains not more than 0.3 mm. The conditions during the evolution of this species not known. However, it is evident that specialization of *Pearsonothuria* in collecting fine particles allowed utilization of food resources in different sites abundant in such particles.

### 5.3. UTILIZATION OF FOOD BY HOLOTHURIANS: COMPARATIVE ASPECTS

Food items utilized by various echinoderms may be characterized by following parameters:

1. Type of feeding: (a) Entire living animals or plants; (b) Metabolically active parts of animal or plant; (c) Metabolically inactive parts of animal or plant; (d) Macro-parts of dead animals or plants; (e) Detritus and associated microorganisms; (f) Non-organic particles and associated microorganisms.

There is a principal difference in the dynamics of consumption and restoration of various types of food resources. The recovery of resources is achieved by natural reproduction requiring no less than a year. When utilizing living parts of plants and animals (commonly colonial), the influence of the consumer on food objects is also considerable but food resources are restored much quicker by growth and regeneration of parts consumed rather than through reproduction. The influence of the consumer on the state of the producer's population is usually negligible or lacking. Recovery of resources is not controlled by consumer.

2. Relative size of food objects.

3. Level of discreteness. The food objects may be solid, continuous (large-size colonial organism, portion of bottom surface with detritus film), or discrete (separate animal, plant).

4. Structuring of time spent for food gathering. A period between successive captures may be divided into the time of search of the next object and the time of its manipulation.

Different consumers use different, often very specific techniques for feeding on food items even of the same type. It may be assumed that most important feeding features of echinoderms are described by the terms «macrophagous feeding» and «microphagous feeding» (Yonge, 1928). Unfortunately, these terms are associated only with the size of the target, i.e. only one and not the most important parameter. However, these terms are widely used in trophological literature and their change seems unlikely.

Microphagous feeding (Table 5.3) is ingestion of fine particles without individual processing of each unit (Taghon, 1981). It is natural that in this case a large (sometimes predominant) amount of particles of no nutrient value is ingested. Regular microphagous feeders are holothurians (both suspension and deposit-feeders), crinoids, irregular sea urchins, some starfishes and brittle stars. The duration of search and seizure of each object is negligibly small; searching and processing in these cases is occurs simultaneously (Hughes, 1980).

Table 5.3. Characteristics of microphagous type of feeding

Characters of food					Time spent in feeding per 1 object	
Relative size	Discreteness	Mobility	Individual selectivity	Parts of nonnutrient objects	Search	Manipulation
Very small	Discreet	Immobile	Not possible (for deposit feeders) Small (for seston feeders)	Very big Little	Very small (combined)	Very small

Holothurians capable of utilizing only the organic matter suspended in water near the bottom, deposited on the surface of the bottom or buried in the sediment, represent a narrow specialized group. Bearing in mind high morphological variability of holothurians, their abundance and large sizes, the efficiency of these animals in using a resource type so unfavorable in terms of energetic content is impressive.

It is believed that the leading line in utilizing food resource by holothurians as well as other groups of echinoderms is trophic generalization. Holothurians contain only a few specialized species; their ecological specialization is relatively low and, what is more important, is not accompanied by appreciable morphological specialization. Thus the characterization of echinoderms by V. Beklemishev (1964): «... limitless transformations, continuous redistribution, high versatility of trends of development and almost complete lack of progress» is confirmed again.

Holothurians occupy a leading position among echinoderms in consumption of one of the most widespread feeding source of the water-bottom interface: suspended, deposited, and buried organic material.

## Chapter 6. HABITAT MODIFICATION BY GRAZING BY SHALLOW-WATER HOLOTHURIANS

It is generally accepted that organisms have an impact on their environment (Vernadsky, 1967; Odum, 1971). However, the prediction of an effect on environment by particular organisms in particular ecosystems presents an important challenge. It comes together with one of the most significant and least developed ecological problems: assessment of the «importance» of a species in the community (Hurlbert, 1971).

The production approach which has gained popularity in hydrobiology (Davis, 1963; Crisp, 1975; Greze, 1978; Vinberg, 1983), often provides no way for even a rough assessment of the ecological importance of a particular organism in the community. This usually refers to large-sized, mobile benthic organisms. Their effect on the volume and direction of energy fluxes in ecosystems is much more substantial than what could be expected from the energetic balance (Pomeroy & Wiegert, 1981).

In recent years increasing attention has been paid to the participation of living organisms in all types of biotic activity showing itself in quantitative distribution, mineral, chemical and isotopic composition of bottom sediments (Lisitsin, 1986). Presently the critical role of the ocean inhabitants, both plankton and benthos in the sedimentation processes has been demonstrated (Biogeochemistry of the Ocean, 1983; Lisitsin, 1986; Kuznetsov, Sagaidachnyi, 1987). Among others, holothurians are active participants in the re-distribution and transformation of the of deposited matter by the benthos, mostly developed in near-shore areas.

### 6.1. BASIC TYPES OF IMPACT ON BOTTOM SEDIMENTS

A powerful modifying impact of benthos is exhibited on both soft and hard sediments. However, most studies concern loose sediment. No more-or-less complete classification has been developed for an effect of benthic activity on the environment. Numerous publications pay attention to some aspects of the problem (Powell, 1977; Aller, 1982; Rhoads, Boyer, 1982; Probert, 1984; Akhmetieva, 1987).

Studying the mechanical effect of deposit-feeders on bottom sediments, Sokolova (1986b) identifies the following forms of activity: disturbance of smooth bottom surface (faecal cords, furrows, holes); redistribution of sediment particles; loosening of surface layer due to the formation of faecal clumps and pseudofaeces. The following types of impact are identified by Tarasov et al. (1979): biofixation; moving of stones by buoyant algae; accumulation of biogenic carbonate material. Traces left by various animals on the sediment surface and in its mass have been the object of extensive research (Vyalov et al., 1977; Reinek & Singh, 1981; Seibold & Berger, 1984).

One of the most complete and well-reasoned models is the classification proposed by Thayer (1983). He distinguishes the following types of impact:



shifting of sediment particles by moving animals (various benthic groups); capture and defecation of sediment particles (by definition, only for deposit-feeders); pseudofaecal secretion (deposit-feeders); biosedimentation including faeces and pseudofaeces production (by definition, only for suspension-feeders); biotic resuspension (basically for deposit-feeders); fluidization (deposit-feeders, probably other mobile animals).

Numerous publications deal with the effect of benthic animals on physical and chemical properties of sediments (Rowe, 1974; Aller, 1982; Matisoff, 1982; Richardson, 1983; Krantzberg, 1985; Meadows & Tait, 1985; Medows, 1986; Medows & Tufail, 1986). Attention is given to such parameters as particle size, grain-size distribution, texture, density, water content, permeability, strength properties are.

Some studies that concern a particular aspect of the problem are: benthic impact in sedimentation, erosion properties, sediment stability (Sanders, 1958; Rhoads, Young, 1970; Jumars et al., 1981; Nowell et al., 1981; Yingst, Aller, 1982; Grant, 1983; Jumars, Nowell, 1984; Probert, 1984; Taghon et al., 1984; Luckenbach, 1986; Syvitsky et al., 1987). These studies analyze the processes that are responsible for the increase or decrease in the adhesion of sediment particles and for modification of sediment surface hydrodynamic properties. Such processes include mucus secretion by animals, contributing to mineral particle agglomeration, supply of faecal material forming a very porous texture, creation of tubes, formation of funnels, hummocks, furrows, modifying bottom microtopography and enhancing its roughness and physical surface.

These processes may lead to the increase in critical shifting rate of the flux above the sediment surface (sediment stabilization) or to its reduction (sediment destabilization), depending on the conditions.

Two most important aspects of trophic impact of shallow-water holothurians in the formation of bottom sediments discussed below are sediment transport and variations in its physical and hydrodynamic properties.

## 6.2. TRANSPORT OF FOOD MATERIAL

A specific trophic function of holothurians consists in consuming the organic matter from sediments on the bottom and the overlying water. However, in addition to a reduction of the organic matter content at the water-bottom interface, the feeding mode of these animals causes transfer of vast amounts of sediment material. The character of such transfer is specified by particular features of food catching activity of holothurians.

Trophic classification of bottom animals (Blegvad, 1914; Hunt, 1925; Yonge, 1928; Zernov, 1949; Turpaeva, 1948, 1954; Sokolova, 1958, 1986; Savilov, 1957, 1961; Jorgensen, 1966; Newell, 1970; Kuznetsov, 1980; Tsikhon-Lukanina, 1987) is commonly based on the food-source principle. In this classification, holothurians are characterized as seston- and detritus-feeders. However, a mere identification of the source of organic substance (detritus, seston, etc.) proves insufficient for making assessment of the ecological importance of holothurians. The environment-forming role of these animals is largely determined by their biological features: life mode, mobility, faecal production mode (see Section 2.3).

A well-reasoned classification by Walker and Bambach (1974) is an important step forward since inhabitation and feeding are considered separately. However, this classification lacks information on the direction of movement of consumed material. Information about the latter is available implicitly in the analysis by Rhoads (1974) who classified deposit-eaters into three groups: surface feeders, conveyor-belt feeders and funnel feeders. This scheme was also applied to the feeding mode of holothurians (Powell, 1977).

Making use of the classification by Rhoads (1974) and the data from Powell (1977), Thayer (1983) strongly suggests the direction of movement of consumed material. In conveyor-belt feeders it is the capture of food in the sediment and defecation on the its surface. In funnel feeders, the ingested surface sediment falls into the funnel, and defecation occurs within the sediment as well as on the surface. Despite its basic advantages, this model is not sufficiently complete. It fails to make allowance for some trophic characteristics of holothurians, which is very important for the assessment of the impact on the environment (see Table 2.1). A tunnel-building feeding pattern suggested here is naturally missing in the above diagram. Finally, Thayer's diagram refers only to deposit-feeding holothurians.

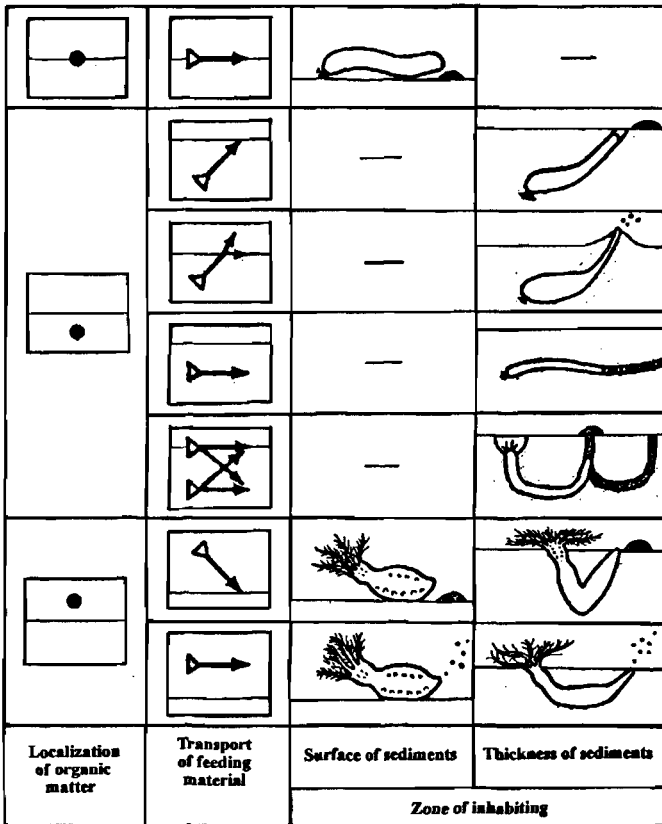


Fig. 6.1. Food transport pattern during the feeding process of holothurians

Classification of holothurians in terms of predominant transport directions of food material (Fig. 6.1):

A. Organic matter is localized on the water-bottom interface. Food material is shifted in the horizontal plane and deposited on the surface of substrate in the form of consolidated faeces.

All Stichopodidae, most Holothuriidae

B. Organic matter is localized within the sediment.

Only burrowing forms

B1. Food material is shifted from deeper sediment layers towards the surface where it is deposited as consolidated faeces.

A small number of species of Holothuriidae and Cucumariidae (probably optionally)

B2. Food material is shifted from deeper sediment layers toward the surface, and with unconsolidated faecal material enters the near-bottom water layer and/or is deposited on the bottom surface.

All Molpadiida

B3. Food material is shifted horizontally and is deposited as unconsolidated faeces in horizontal holes.

Scoliodotella lindbergi, and probably other burrowing Chiridotidae

B4. Food material, at various levels of the sediment, is transferred vertically into different levels and is deposited as unconsolidated faeces on the sediment surface into faecal mounds or within sediment in vertical or horizontal holes.

Leptosynapta tenuis, L. galliennei, probably other burrowing Synaptidae

C. Organic matter is localized in the water near the bottom.

Epibenthic and burrowing forms

C1. Food is deposited on the bottom surface as unconsolidated faeces.

C1.1. Epibenthic holothurians.

Numerous species of the Cucumariidae (including all Cucumaria) and Phyllophoridae

C1.2. Burrowing holothurians.

C2. Food material enters the water column as unconsolidated faeces. In some cases the faeces rise to the water surface.

C2.1. Epibenthic holothurians.

Some Dendrochirotida

C2.2. Burying holothurians.

Neopentadactyla mixta, probably other Dendrochirotida

The amount of material passing through the holothurian gut depends on numerous factors such as animal size, sediment type, and water temperature. In addition, the results are very dependent on the procedure used for identifying the time the food resides in the gut. Therefore, it is not surprising that information on the duration of food digestion even in such a well-studied species as *A. japonicus* is quite ambiguous. The has been reported to be 30 h (Tanaka, 1958), 21 h (Choe, 1963), 12 h (Isono, 1925), and 24 h (Yamanouchi, 1929). For *Holothuria leucospilota* this time has been determined as 18 hours (Ong Che, 1990).

However, the time the food resides in the gut after cessation of feeding should not necessarily correspond to the digestion time. The results would be more reliable in the case of direct determination of the rate of food passage

through the gut. The volume of the gut contents in *A. japonicus* and the volume of faeces produced in an hour (see Table 4.2) show the time of digestion to be 2–5.5 h, much shorter than that reported (Yamanouchi, 1929; Tanaka, 1958; Choe, 1963). The value obtained by the direct method (rate of passage of dyed sand) used in the same conditions was about 2 h. This suggests the literature data on the duration of food digestion in holothurians is probably overestimated.

Digestion is faster in Apoda. Thus, in *Euapta lappa* the time of the passage of food is 0.5–1 h (Hammond, 1982a). Observations of *Scoliodotella lindbergi* in a profile aquaria showed sand particles passed through the intestine in  $14.1 \pm 2.3$  min (pers. observation).

The amount of sediment reworked by deposit-feeding holothurians differs with species (Table 6.1), being rather great in all cases.

**Table 6.1.** Amount of bottom sediment (dry weight) that passes through the intestine of holothurians deposit-feeders

Species	Region	Dry mass, $g \cdot day^{-1}$ [ $kg \cdot m^{-2} year^{-1}$ ]	Reference
<b>Order ASPIDOCHEIROTIDA</b>			
<i>Bohadschia bivittata</i>	Palau Islands	124	Yamanouti, 1939
<i>B. vittensis</i>		3 [1.9]	
<i>Holothuria atra</i>	Maldives Islands	44	Gardiner, 1931
	Palau Islands	86 [13.7]	Yamanouti, 1939
	Rongelapp Island	144–288	Bonham, Held, 1963
	Enewetak Atoll	82	Webb et al., 1977
	Lizard Island	67	Uthicke, 1994
<i>H. arenicola</i>	Bahamas	105 [47]	Mosher, 1980
	Jamaica	58	Hammond, 1981
<i>H. difficilis</i>	Enewetak Atoll.	[>1]	Bakus, 1968
<i>H. edulis</i>	Palau Islands	59	Yamanouti, 1939
<i>H. flavomaculata</i>		24	
<i>H. floridana</i>	Tortugas Islands	72–94	Mayer, 1917
<i>H. leucospilota</i>	Hong Kong	441.0–594.8	Ong Che, 1990
<i>H. mexicana</i>	Jamaica	116	Hammond, 1981
<i>H. scabra</i>	Palau Islands	197	Yamanouti, 1939
<i>Apostichopus japonicus</i>	Peter-the-Great Bay	49–120	Pers. observations
<i>Isostichopus badionotus</i>	Bermudas	38 [6.8–13.6]	Crozier, 1918
	Jamaica	107	Hammond, 1981
<i>Parastichopus</i>	Santa-Catalina, USA	0.5–3.6 (October)	Muscat, 1983
<i>parvimensis</i>		4.8–3.6 (April)	
		2.3 (January, stones)	Yingst, 1982
		1.7 (January, sand)	—
<i>P. tremulus</i>	Ranne-fiord, Norway	1.6 [0.02]	Hauksson, 1979
<i>S. chloronotus</i>	Lizard Island	59	Uthicke, 1994
<i>S. variegatus</i>	Palau Islands.	50	Yamanouti, 1939
<b>Order APODIDA</b>			
<i>Synapta maculata</i>	Nhatrang Bay	130–980 <sup>a</sup>	Pers. observations
<i>Leptosynapta tenuis</i>	Narragansett Bay, USA	19.5 <sup>a</sup> [1700–8400 <sup>a</sup> ]	Myers, 1977
	Boke Strait, USA	7.9–15.0	Powell, 1977
<i>Scoliodotella lindbergi</i>	Peter-the-Great Bay	16.0–72.3	Pers. observations
<b>Order MOLPADIIDA</b>			
<i>Molpadia oolitica</i>	Cape-Cod Bay	158	Rhoads & Young, 1970
<i>Paracaudina ransonetii</i>	Asamusi, Honshu Island	158	Yamanouti, 1927
	Peter-the-Great Bay	56.4–103.2	Pers. observations

<sup>a</sup>Volume measured in  $cm^3$ .

There is no information about the amount of food material ingested by suspension-feeding holothurians. The volumes of faeces produced by two species of dendrochirotids from Peter-the-Great Bay was 13–110 cm<sup>3</sup>·day<sup>-1</sup> for *Cucumaria japonica* (body weight 285±36 g, n=37, water temperature 2–16 °C); 0.1–1.8 cm<sup>3</sup>·day<sup>-1</sup> for *Eupentacta fraudatrix* (2.1±0.4 g, n = 116, t = 6–8 °C).

Feeding activity of many holothurian species changes sharply with a season. *A. japonicus* stop feeding in the summer over a large part of area they populate. As a result, their visceral organs undergo morphological alteration (see Section 2.3). Faecal production rate by *H. leucospilota* is minimal in February and maximal in August (Ong Che, 1990).

The annual cycle of activity of *A. japonicus* can be divided into four periods: active, pre-estivation, estivation, restoration. The time of the beginning and duration of these periods varies considerable in populations from different regions. The time and mode of estivation in young individuals differ from adults. Estivation can last several months. Actively feeding individuals found alone with cessation of feeding throughout the whole summer. In winter movement and feeding activity of *A. japonicus* is sharply lower.

The amount of ingested sediment in *A. japonicus* varies, depending on changes in the activity. In Peter-the-Great Bay a maximal index of filling of the holothurians' gut was in April — early March reaching 20–45 % of the mass of body wall. With an increase of the water temperature the index value decreased (15–30 % and 5–20 % in May and June, respectively). A minimum value (0–10 %) was found in August.

Seasonal changes of feeding intensity were also observed in other species of Stichopodidae from temperate water. *P. californicus* in British Columbia in September cease filling its gut with food (Fankboner & Cameron, 1985). In *P. parvimensis* in California, loss of internal viscera and cessation of feeding occurs from August through November (Muscat, 1982, 1983).

Seasonal variations reach a peak in dendrochirotos. *Leptopentacta elongata* in the coastal waters of England take food only in warm months and in winter are in an inactive state (Fish, 1967). *Neopentadactyla mixta* at the western coast of Ireland are also inactive for 6–8 months (from autumn to spring). They burrow in the bottom sediment to avoid turbulent effect which becomes stronger in winter (Costelloe & Keegan, 1984; Smith & Keegan, 1984). Changes are also evident in *Eupentacta quinquesemita* in British Columbia (Byrne, 1982).

Seasonal changes in temperature and hydrodynamic conditions affect, in addition to the intensity, the feeding rhythm of dendrochirotos. Alteration of rhythm was registered in *Thyone fusus* (Hunter-Rowe et al., 1976) and in *Aslia lefevrei* (Costelloe & Keegan, 1984) near the Ireland coast.

The feeding activity of holothurians in tropical regions also has seasonal variations. *H. leucospilota* in Nhatrang Bay in winter (November-January), though the water temperature was high (25 °C), significantly reduced their activity. Greatest changes occur in *S. chloronotus* and *P. graeffei*. The intestines were only partially filled; the contents were not continuous. Frequently *S. chloronotus* stayed motionless in shelter. Their behavior resembled very much that of *A. japonicus* in the period of summer hypobiosis. A reduced intensity of faeces production in *H. arenicola* in the Bahamas in February, compared to August, was reported by Mosher (1980).

## 6.3. ALTERATION OF PHYSICAL AND MECHANICAL PROPERTIES OF SEDIMENTS

The sea-bottom sediment is a complex dynamic system that is constantly interacting with overlying water layers. Life of all sea-bottom animals depends, to different extents, on the microstructure of sediments and their physical-chemical properties. One of the most important mechanical properties of sediment is shear strength. As shown in Table 6.2, the sea-sediment resistance to shift determined by penetration and revolving shear range from 0.27 to 370 kPa. The upper values of this index for shallow sediments determined *in situ* did not exceed 10 kPa.

Table 6.2. Resistance to shear of some sea-bottom sediments

Zone, type of sediment	Way of testing	Conditions of testing	Resistance to shear, kPa	Reference
Littoral, sand	?	<i>In situ</i>	64.8-94.4	Chapman & Newell, 1949
Sublittoral, from sandy silt to silty sand	Rotary cut	<i>In situ</i> , diver	0.96-1.6, to 10	Moore, 1962
Sublittoral	Rotary cut	<i>In situ</i> , diver	1.4-7.6	Dill & Moore, 1965
Sediment from fluid to hard consistent Shelf	Static penetration	Laboratory	<7.6 to >190	
Deepwater silt	Static penetration	<i>In situ</i> , submerged device	Up to 10	Rhoads, 1973
Sublittoral, silt	Rotary cut	<i>In situ</i> , diver	0.7-90.7	Monney, 1974
The same, near ceriantarias			0.98 1.83	Rowe, 1984
Shelf, silt sand	Rotary cut	Laboratory	1-9 8-370	Lomtadze, 1990
Silt	?	Laboratory	17-35	Solodukhin & Arkhangelsky, 1982
Sublittoral	Dynamic penetration	Laboratory	6.4	Deans et al., 1982
Deepwater silt, 1-2 cm 10-20 cm	Rotary cut	Laboratory	0.68-0.82 5.0-12.5	Richardson, 1983
Sublittoral, silt	Rotary cut	Laboratory	0.59-10.10	Okusa et al., 1983
Deepwater silt	Dynamic penetration	Laboratory	0.25-25	Meadows & Tait, 1985
Littoral, without infauna	Dynamic penetration	Laboratory	≈ 0.3-0.4	Meadows & Tufail, 1986
Littoral			0.5-0.6	
Littoral	Rotary cut	<i>In situ</i>	≈ 1-6	Meadows & Tufail, 1986
Sublittoral, silt	Static penetration	Laboratory	10-30	Rubinshtein, 1986

A detailed study of the effect of holothurians on the environment were performed in aquaria with *Parastichopus californicus* (Brenchley, 1981) and in bottom cages with *P. parvimensis* (Muscat, 1983). In both cases attention concentrated on the effect of feeding on accompanying benthic species. The physical-chemical parameters were not taken into consideration.

## 6.3.1. METHODS

The effect of holothurians activity on the sediment properties was experimentally studied in 1980–1986 in Vityaz Inlet (the Sea of Japan), and in 1985 and 1987–1988 in Nhatrang Bay (Vietnam). *Holothuria atra*, *H. leucospilota*, *Apostichopus japonicus* (order Aspidochirotida), *Cucumaria japonica*, *Eupentacta fraudatrix* (order Dendrochirotida), *Paracaudina ransonetii* (order Molpadida) and *Scoliodotella lindbergi* (order Apodida) were studied.

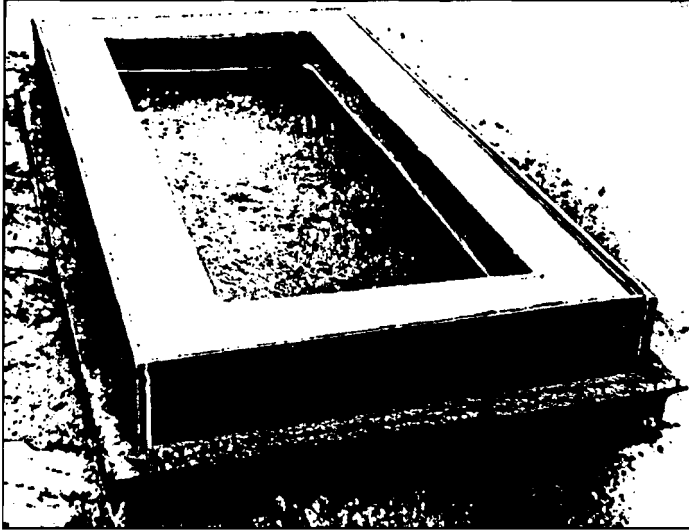


Fig. 6.2. The cage with air-operated barrier

In Vityaz Inlet cages with air-operated barrier about 0.5×1, 1×1 and 2×3 m (Fig. 6.2) were installed on the depth 3–5 m, and testing grounds about 20×20 m placed on the depth 4–6 m (Levin, 1982c). In Nhatrang Bay testing grounds were about 30×30 m at 4–8 m depth. The experiments lasted 24–410 days (Table 6.3).

Table 6.3. Conditions of experiments

Experiment number	Species	Experiment type	Time of experiment	Duration (days)	Initial body weight (g)	Population density * (1·m <sup>-2</sup> )
1	<i>Holothuria atra</i>	TG	VI–VII	26	84±7	10
2			XI–I	37	81±8	10
3	<i>H. leucospilota</i>		VI–VII	24	99±7	10
4			XI–I	39	98±6	10
5	<i>Apostichopus</i>	C	V–VII	410	96	1
6	<i>japonicus</i>		V–VII	87	102±6	10
7			IV–VII	106	194	1
8			IX–V	231	202±8	10
9		A	IV–IX	141	107	1
10			V–X	150	97±6	10
11			V–VIII	82	205	1
12			VII–IX	60	202±5	10
13	<i>Cucumaria japonica</i>	TG	VI–VII	393	361±15	10

Table 6.3 — continued

Experiment number	Species	Experiment type	Time of experiment	Duration (days)	Initial body weight (g)	Population density * (1·m <sup>-2</sup> )
14		A	V-VI	49	342±7	10
15	<i>Eupentacta fraudatrix</i>	TG	VI-VII	392	10.1±0.8	150
16		A	V-VI	47	9.6±1.3	100
17	<i>Paracaudina ransonetii</i>		VIII-IX	32	30±3	10
18			VI-VIII	46	26±2	10
19	<i>Scollodotella lindbergi</i>		VIII-IX	51	1.8±0.2	200
20			VIII	24	1.6±0.2	200

Key to references: TG — testing ground, C — cage, A — aquarium.

Controls in experiments 1 and 3, 2 and 4, 13 and 15, and 14 and 16 are aligned.

\* For aquaria — calculated value.

Laboratory experiments were done at the Marine Experimental Station of the Pacific Oceanological Institute in Vityaz Inlet. 120 l aquaria with a 20-cm thick layer of sand on a gravel base were used. The experiments lasted 60–150 days (Table 6.3).

The density of natural sediment ( $\rho$ ), absolute water content ( $W$ ), permeability ( $q$ ), shear strength ( $\tau$ ), angle of internal friction ( $\phi$ ) and degree of development (thickness) of the mobile upper layer ( $h$ ) were measured (Table 6.4).

Sediment density and the water content were determined in samples taken at 0, 5 and 10 cm depth by conventional methods used in the study of soils and in oceanology (Lomtadze, 1990). The other parameters were measured *in situ* using special devices (Levin, 1987a; see Section 3.1.1). Permeability was esti-

Table 6.4. Number of measurements in the experiments

Index	Horizon (cm)	Aquarium			Cage or testing ground		
		Test	Control	Total *	Test	Control	Total *
Density	0	3/3	3/3	342	5/5	5/5	510
	5	3/3	3/3		5/5	5/5	
	10	3/3	3/3		5/5	5/5	
Moisture	0	3/3	3/3	342	5/5	5/5	510
	5	3/3	3/3		5/5	5/5	
	10	3/3	3/3		5/5	5/5	
Shear strength	0	3/3	3/3	342	5/5	5/5	510
	5	3/3	3/3		5/5	5/5	
	10	3/3	3/3		5/5	5/5	
Permeability	0–10	3/3	3/3	114	5/5	5/5	170
Internal friction angle	0	2/2	2/2	76	3/3	3/3	102
Thickness of mobile layer	0	3/3	3/3	114	5/5	5/5	170
Total				1330			1972

Numbers of replicates in the beginning / at the end of test or control.

\* Considering the combining of controls in four experiments.



mated by the time of elevation of water in a standard vacuum sample selector plunged in the sediment 5 cm deep; shear stress with a hand vane-shear device with 19 mm blades; the angle of internal friction of the sediment with a submerged inclinometer; the composition of mobile layer with a fractionating suction sampler.

### 6.3.2. RESULTS OF EXPERIMENTS

In the experiments performed *in situ* and in aquaria the activity of holothurians usually had a strong effect on the physical properties of sediment (Table 6.5). The type of effect differed, depending on the trophic group of holothurians. The values lay within the following range: density  $\rho$ : 1.05+1.83 g·cm<sup>-3</sup>; absolute water content W: 30+480 %; permeability q: 365+10 s; shear strength  $\tau$ : 0.2+9.3 kPa; internal friction angle  $\phi$ : 40+80°; thickness of mobile layer h: 0+5 conventional units.

**Table 6.5.** Alteration of physical-mechanical characteristics of sediments in the experiments with various holothurian species

Species	No. of experiment	Horizon (cm)	Experiment		Control	
			Beginning	End	Beginning	End
<b>Density (g·m<sup>-3</sup>)</b>						
<i>Holothuria atra</i> ,	1, 3	0	1.35-1.42	1.24-1.47	1.31-1.37	1.24-1.33
<i>H. leucospilota</i>		5	1.37-1.40	1.32-1.47	1.35-1.36	1.31-1.43
		10	1.34-1.45	1.33-1.44	1.39-1.51	1.40-1.52
<i>Holothuria atra</i> ,	2, 4	0	1.25-1.33	1.7-1.7	1.23-1.31	1.26-1.30
<i>H. leucospilota</i>		5	1.47-1.61	1.6-1.4	1.37-1.52	1.42-1.51
		10	1.44-1.51	1.7-1.2	1.48-1.53	1.44-1.54
<i>Apostichopus japonicus</i>	6-12	0	1.51-1.66	1.47-1.72	1.45-1.60	1.54-1.61
		5	1.46-1.70	1.49-1.70	1.48-1.68	1.51-1.68
		10	1.49-1.75	1.50-1.73	1.51-1.74	1.58-1.75
<i>Cucumaria japonica</i>	13, 14	0	1.63-1.70	1.16-1.44	1.64-1.68	1.65-1.68
		5	1.73	1.58-1.70	1.69-1.73	1.68-1.76
		10	1.72-1.75	1.81-1.83	1.71-1.73	1.72-1.74
<i>Eupentacta fraudatrix</i>	15, 16	0	1.61-1.70	1.58-1.68	1.63-1.68	1.63-1.69
		5	1.72		1.67-1.72	1.68-1.71
		10	1.69-1.72	1.67-1.71	1.68-1.73	1.69-1.75
<i>Paracaudina ransonetii</i>	17, 18	0	1.40-1.48	1.16-1.47	1.47-1.54	1.51-1.58
		5	1.47-1.54	1.26-1.55	1.46-1.52	1.47-1.59
		10	1.51-1.61	1.12-1.65	1.46-1.53	1.47-1.58
<i>Scoliodotella lindbergi</i>	19, 20	0	1.40-1.51	1.30-1.61	1.45-1.50	1.44-1.54
		5	1.51-1.63	1.05-1.40	1.56-1.64	1.61-1.66
		10	1.53-1.65	1.35-1.52	1.58-1.65	1.60-1.68
<b>Moisture (%)</b>						
<i>H. atra</i> ,	1, 3	0	296-337	211-420	322-357	312-355
<i>H. leucospilota</i>		5	295-338	312-350	301-311	300-314
		10	316-348	299-340	339-351	310-323
<i>H. atra</i> ,	2, 4	0	290-319	291-417	321-330	318-351
<i>H. leucospilota</i>		5	237-254	223-256	210-249	238-248
		10	260-262	236-270	231-297	259-260
<i>A. japonicus</i>	6-12	0	274-365	233-352	240-353	231-358
		5	226-336	183-326	172-332	144-312
		10	234-338	238-322	229-334	212-328

Table 6.5 — continued

Species	No. of experiment	Horizon (cm)	Experiment		Control	
			Beginning	End	Beginning	End
<i>C. japonica</i>	13, 14	0	224-278	395-480	231-279	232-280
		5	149-212	194-196	173-216	191-220
		10	112-130	30-129	101-140	92-144
<i>E. fraudatrix</i>	15, 16	0	212-273	355-460	235-275	223-270
		5	154-233	190-194	170-215	192-237
		10	110-130	71-134	92-108	68-106
<i>P. ransonetii</i>	17, 18	0	255-356	270-459	294-361	290-330
		5	287-337	271-396	291-353	274-318
		10	250-312	230-460	292-323	232-298
<i>S. lindbergi</i>	19, 20	0	275-316	235-357	310-347	286-345
		5	296-337	265-439	294-331	245-296
		10	286-340	275-403	306-388	290-310
Shear strength (kPa)						
<i>H. atra</i> , <i>H. leucospilota</i>	1, 3	0	3.1-3.7	2.3-4.3	2.7-3.2	1.8-3.0
		5	3.9-4.9	4.0-4.8	4.4-5.1	4.2-5.0
		10	4.3-4.7	4.8	3.9-4.7	3.7-4.3
<i>H. atra</i> , <i>H. leucospilota</i>	2, 4	0	2.5-3.1	1.0-3.4	1.8-2.3	1.7-2.7
		5	3.9-4.7	4.2-4.6	3.7-4.2	4.1-4.3
		10	3.5-4.3	3.4-4.5	4.0-4.4	3.9-4.5
<i>A. japonicus</i>	6-12	0	3.9-6.1	3.7-6.4	3.5-6.5	4.4-6.4
		5	3.8-6.6	4.9-7.2	4.3-7.9	5.2-8.0
		10	4.7-7.4	5.1-7.1	4.8-7.3	4.8-7.4
<i>C. japonica</i>	13, 14	0	7.2	3.9	6.6-7.0	6.4-6.9
		5	7.1-7.6	7.3-8.6	7.2-7.9	7.5-8.0
		10	7.1-7.5	7.4-7.5	6.9-7.8	7.2-7.6
<i>E. fraudatrix</i>	15, 16	0	6.1-7.2	3.5-4.5	6.4-6.8	6.3-6.9
		5	6.6-6.7	6.7-8.0	7.2-7.6	7.3-7.7
		10	6.5-7.1	6.7-7.2	6.6-7.3	6.8-7.3
<i>P. ransonetii</i>	17, 18	0	4.3-5.9	1.8-6.5	4.6-5.2	5.1-5.8
		5	4.7-6.0	3.1-6.8	4.8-5.1	5.2-5.5
		10	5.1-6.4	1.0-4.8	4.7-5.2	4.6-5.6
<i>S. lindbergi</i>	19, 20	0	4.9-5.9	3.5-9.3	3.9-4.7	4.4-5.6
		5	3.8-5.5	0.2-2.3	4.3-5.1	4.2-5.6
		10	5.3-6.7	1.4-6.8	5.4-5.8	5.3-6.7
Permeability (sec)						
<i>H. atra</i> , <i>H. leucospilota</i>	1, 3	0-5	200-159	281-10	205-173	227-176
		5-10	308-279	305-202	268-241	283-220
<i>A. japonicus</i>	6-12	0-5	497-294	551-251	524-265	493-254
<i>C. japonica</i>	13, 14	0-5	389-335	605-387	362-331	443-380
<i>E. fraudatrix</i>	15, 16	0-5	440-360	578-412	405-367	439-382
<i>P. ransonetii</i>	17, 18	0-5	333-250	370-27	304-249	338-256
<i>S. lindbergi</i>	19, 20	0-5	331-247	389-65	287-232	360-280
Internal friction angle (°)						
<i>H. atra</i> , <i>H. leucospilota</i>	1, 3	0	52-58	47-61	49-53	46-51
		5	54-56	48-58	53-57	52-57
<i>A. japonicus</i>	6-12	0	58-67	56-66	55-69	57-68
<i>C. japonica</i>	13, 14	0	60-67	85	62-64	62-65
<i>E. fraudatrix</i>	15, 16	0	58-68	79	62-64	61-64
<i>P. ransonetii</i>	17, 18	0	58	40-52	54-58	57
<i>S. lindbergi</i>	19, 20	0	60-62	61-63	58	56-60

Table 6.5 — continued

Species	No. of experiment	Horizon (cm)	Experiment		Control	
			Beginning	End	Beginning	End
<b>Thickness of mobile layer (comparative units)</b>						
<i>H. atra</i> ,	1, 3	0	2-3	5	2	2
<i>H. leucospilota</i>	2, 4	0	4	4	4	4
<i>A. japonicus</i>	6-12	0	3	1-4	3	2-3
<i>C. japonica</i>	13, 14	0	2-3	5	2	2
<i>E. fraudatrix</i>	15, 16	0	3	5	2	2
<i>P. ransonetii</i>	17, 18	0	2-3	5	2-3	2-3
<i>S. lindbergi</i>	19, 20	0	2	2-3	2-3	3

Numbers of experiments correspond to those in Table 6.3.

The effect of epibenthic deposit-feeders in the two regions (*H. atra* and *H. leucospilota* in Nhatrang Bay and *A. japonicus* in Peter-the-Great Bay) was limited to the upper layer, being expressed predominantly as a widening of the range of parameters, i.e. an increase of the degree of heterogeneity of physical properties of sediment over an extended area.

Permeability of sediments in bottom testing area of Vietnam was on the whole higher than the sediments of the Sea of Japan. This agrees with the data about the ratio of values of sediment permeability in tropics and temperate latitudes (Webb, 1969). The mobile surface layer of sediment (MSL) in Nhatrang Bay was expressed much better in winter than in summer.

A special mention should be made about variations in the change of MSL thickness revealed in the experiments in Nhatrang Bay carried out in summer and winter. They can be ascribed to the presence of larger amounts of suspended solids in water in the period of continuous winter storms. In these conditions restoration of the consumed layer does not take long time. The effect of *H. atra* and *H. leucospilota* on the other parameters of sediment is also weaker in winter.

The feeding of suspension-feeders *C. japonica* and *E. fraudatrix* led to an increase of the MSL thickness, followed by a decrease of density, permeability and strength. There was a sharp rise of consolidation of layer (especially in the experiments with *C. japonica*) as was evident from an increase of the angle of internal friction to 85°.

Unlike the above species, the infaunal deposit-feeders *P. ransonetii* and *S. lindbergi* exert an effect not only on the upper layer but on all layers of sediment. Also different is their effect on the sediment surface. The feeding of *S. lindbergi*, though having some impact in the sediment properties on the surface manifested, for example, as an increase of density, practically did not change the thickness of MSL. The feeding of *P. ransonetii* led to a sharp increase of its heterogeneity.

As far as the instrumental studies of the effect of holothurians on the of bottom sediment properties are concerned, there appears to be only one work by Myers (1977) devoted to the effect of the funnel-building apodida *Leptosynapta tenuis* on the «viscosity» of surface layer. Qualitative information is available about one more species *Molpadia oolitica* (Rhoads & Young, 1971).

Thus a comparison can be made with the results obtained in the study of *P. ransonetii* — a species ecologically very close to *M. oolitica*.

The findings in my experiments with *P. ransonetii* suggest an increase of the water content in deep layers of holothurian populated sediment, which agrees with observations of *M. oolitica* (Rhoads & Young, 1971). This serves to confirm that large amounts of loose faecal material accumulate in the relief depression. However, in my experiments there was no evidence that the surface comes to be inhabited by sedentary polychaetes (likely due to the short duration of the experiments) and as the sediment at the water-bottom boundary layer had lower consolidation and strength compared to deeper soil layers.

The experiments with *P. ransonetii* as well as with *S. lindbergi* confirmed the observation of Rhoads and Young (1970, 1971) that the thickness of sediment layer reworked by the animals can have some effect on the properties of underlying layers — with a high level of bioturbation in the upper (overlying) layer the water content across the whole of sediment decreases by a smaller value than in the sediment not reworked by animals.

The results of the above experiments and available literature data give grounds to suggest the following main routes of the effect of some trophic groups of holothurians on the properties of bottom sediments (only species used in the instrumental studies are mentioned).

#### A. Deposit-feeders

##### A1. Epibenthic (*Holothuria atra*, *H. leucospilota*, *A. japonicus*)

Increase the heterogenic properties of the upper layer of sediment.  
Decrease the thickness of MSL.

##### A2. Burrowing

##### A2.1. Conveyor-belt species (*Paracaudina ransonetii*)

Decrease density and resistance to shear, increase the water content of deep layers, increase the heterogeneity of the thickness of the MSL, lower consolidation and increase the permeability of overlying bottom soil.

##### A2.2. Funnel-building (*Leptosynapta tenuis*, according to Powell, 1977; Myers, 1977)

Decrease the density of the upper 2–10 cm of sediment, increase or do not change the density of the upper layer.

##### A2.3. Tunnel-building (*Scoliodotella lindbergi*)

Decrease the density and resistance to shear, increase the water content and permeability predominantly of the middle layer, can increase to some extent the density of the upper layer.

#### B. Suspension-feeders (*Cucumaria japonica*, *Eupentacta fraudatrix*)

Greatly increase the thickness of the MSL, decrease to some extent the density, resistance to shear and permeability of the upper layer, increase both the water content and consolidation.

## 6.4. LATITUDINAL REGULARITIES OF ENVIRONMENT-MODIFYING ACTIVITY

### 6.4.1. DISTRIBUTION OF TROPHIC GROUPS OF SHALLOW-WATER HOLOTHURIANS

The latitudinal zonation in oceanic characteristics has an effect on the shelf populations (Neiman, 1988), the holothurians inhabiting coastal zone being no exception.

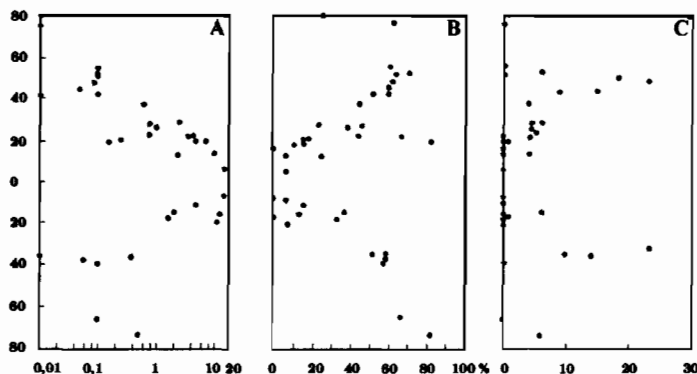


Fig. 6.3. The number of species in three orders of shallow-water holothurians at different latitudes.

A: Ratio of Aspidochirotida to Dendrochirotida species; B: percentage of species of Dendrochirotida with respect to a total number of species in the list; C: percentage of species of Molpadiida with respect to a total number of species in the list. X-coordinate: logarithmic scale

Little is known about the regularities of geographic distribution of higher taxa of holothurians. The habitat of the Dendrochirotida is considered to be temperate rather than tropic waters (Pawson, 1970; Bakus, 1973). Quantitative data confirming this are lacking. To assess the regularities of the latitude-dependence of the distribution of these animals, I analyze 39 lists of holothurians inhabiting different regions of the World Ocean. The lists contain three orders of holothurians representing the main trophic groups: Dendrochirotida (suspension-feeders), Aspidochirotida (epibenthic deposit-feeders) and Molpadiida (infaunal deposit-feeders).

A clear regular change occurs in the composition of species community in the meridian direction (Table 6.6, Fig. 6.3). Proceeding from the equator to the poles, the percentage of dendrochirotids rises successively and — which must be stressed — a decrease in the ratio of the number of aspidochirotids to dendrochirotids species. The value for the former ranges within two and for the latter within three orders of magnitude. In the tropical-subtropical zone the percentage of dendrochirotides species does not exceed 25 % of the total number of holothurians species. In temperate waters it reaches 70 %. It should be taken into account, however, that the number of dendrochirotides species in tropics should be assessed as only relatively small. The total number of species belonging to this order is rather large. Thus, in the Indo-West Pacific there are about 150 species Dendrochirotida and 125 Aspidochirotida (Clark & Rowe, 1971).

Table 6.6. Taxonomic composition of shallow-water holothurians in the World Ocean

Region	Latitude	Total number of species <sup>a</sup>	Aspidochirotida	Dendrochirotida	Molpadiida	Reference
Franz Josef Land	80–85° N	8	0	2	3	Baranova, 1972
Barents Sea	70–80° N	11	0	7	0	Anisimova, 1984
Sea of Okhotsk	50–60° N	18	1	11	0	Ushakov, 1953
British Columbia	47–85° N	30	3	22	2	Lambert, 1984

Table 6.6 — continued

Region	Latitude	Total number of species <sup>a</sup>	Aspidochirotida	Dendrochirotida	Molpadiida	Reference
Ireland	50–55° N	23	2	15	0	O'Connor et al., 1985
West Sakhalin	46–51° N	17	1	11	3	Fadeev, 1988
South Sakhalin, South Kuril Islands Peter-the-Great Bay	45° N 43° N	31 21	1 1	19 11	6 3	Djakonov et al., 1958 Klimova et al., 1987
East shore of USA	40–48° N	21	0	14	2	Pawson, 1977
Italy	35–45° N	26	8	12	1	Tortonese, 1965
Mexico	25–30° N	46	17	21	2	Miller & Pawson, 1984
Canary Islands	28° N	17	10	4	1	Baccalado et al., 1985
Florida	23–25° N	40	15	15	1	Hendler et al., 1995
Hong Kong	22° N	20	7	9	1	Clark, 1980
Central Eastern Pacific	32° N– –10° S	97	25	61	4	Maluf, 1988
Cuba	20–23° N	16	12	3	0	Levin & Gomes, 1975
Red Sea	14–28° N	47	33	8	0	Cherbonnier, 1955
Mauritania	20° N	11	2	9	0	Massin, 1993
Antilles	18–20° N	26	20	4	0	Deichmann, 1963
Hainan Island	18–20° N	19	5	2	0	Liao, 1983
Belize	17° N	12	6	0	0	Pawson, 1976
Guam	13° N	30	23	2	0	Rowe & Doty, 1977
South Vietnam	12° N	55	29	10	1	Pers. observations
Somali sion Island	0–10° S 8° S	18 5	16 4	1 0	0 0	Tortonese, 1980 Pawson, 1978
Aldabra Atoll	9° S	35	27	2	0	Sloan et al., 1979
Cocos Island	11° S	36	25	5	0	Marsh, 1994b
Northern Australia NW Australian reefs	10–20° S 14–17° S	90 28	38 24	32 2	5 0	Cannon & Silver, 1986 Marsh, 1986
Tahiti	17° S	20	17	0	0	Cherbonnier, 1954
Madagascar	13–25° S	122	65	40	0	Cherbonnier, 1988
New Caledonia	20–23° S	58	48	4	0	Feral & Cherbonnier, 1986
Houtman Abrolhos Islands	28° S	33	23	7	1	Marsh, 1994a
Chile	20–50° S	18	0	9	4	Pawson, 1969
Western Australia	35° S	12	3	7	1	Marsh, 1986
New Zealand	35–42° S	31	1	18	4	Pawson, 1970
Cook Strait	40° S	12	1	7	0	Pawson, 1963
Terre Adelie	66° S	18	0	17	0	Cherbonnier, 1973
Weddell Sea	65–85° S	37	2	30	2	Gutt, 1988

<sup>a</sup> Only up to 100 m depth.

The latitudinal distribution of shallow-water Molpadiida presents a typical picture. In the equatorial zone and the ice zones they are practically absent and concentrate mostly between 30° and 50° of the Northern and Southern Hemispheres. The holothurian groups also differ in the abundance. Dendrochirotides in temperate waters form large dense aggregations. Thus, near the coast of Ireland the population of *Aslia lefeurei* reaches 70 ind·m<sup>-2</sup>, *Thyone fusus* — 100, *Neopentadactyla mixta* — 420 ind·m<sup>-2</sup> (Keegan et al., 1985). Near the Atlantic coast of the USA *Pseudocnus lubricus* form aggregations

with population density 4000–6000 ind·m<sup>-2</sup> (Birkeland et al., 1982). The density of *Eupentacta fraudatrix* in Peter-the-Great Bay exceeds 100 ind·m<sup>-2</sup> (pers. observations) and is 400 ind·m<sup>-2</sup> near the west coast of Sakhalin (Fadeev, 1988).

In the tropics dendrochirotides have local aggregations which have a much lower density. The data on the distribution of Indo-West Pacific holothurians (Clark & Rowe, 1971), the mean species range (expressed as the ratio between the cases of reference to the species of a given order in all Indo-West Pacific and the number of these species in this region) of Dendrochirotida is 2.4 times smaller than that of Aspidochirotida. The lists of tropical commercial holothurians (Sloan, 1985; Conand, 1986) confirms the low density of tropical dendrochirotides.

At the same time, in the tropical zone dense aggregations of dendrochirotides settle over a small area. E.g. on the Enewetak Atoll the population density of *Afrocucumis africana* was 546 ind·m<sup>-2</sup> (Lawrence, 1980). A small area in the intertidal of the Tam Isl., Nhatrang Bay was densely populated by *Semperiella* sp., up to 30 ind·m<sup>-2</sup>.

The population density of aspidochirotides in the tropics is significantly higher than the density of dendrochirotids in the same region, to say nothing of the temperate waters. The maximal values were reported for Enewetak Atoll: *Holothuria hilla* — 324 ind·m<sup>-2</sup>; *H. atra* — 52; *H. leucospilota* — 24; *Stichopus chloronotus* — 15; *Actinopyga mauritiana* — 12 (Lawrence, 1980). Such aggregations, however, are an exception. My own observations as well as the literature data (Table 6.7) suggest that in the tropics the density of aspidochirotides does not usually exceed one specimen per a few square meters.

**Table 6.7.** Mean density and biomass of deposit-feeding holothurians on coral reefs. The size of area each 10<sup>4</sup> m<sup>2</sup> taken into account in calculating the values

Taxon N	N	Abundance (ind·10 <sup>-4</sup> m <sup>-2</sup> )	Biomass (103g·10 <sup>-4</sup> m <sup>-2</sup> )
<b>Indo-West Pacific</b>			
Gen. <i>Actinopyga</i>	30	356.4±213.6	26.2±96.32
Gen. <i>Bohadschia</i>	14	331.8±537.2	90.4±162.7
<i>Holothuria nobilis</i>	9	19.1±28.8	8.6±9.92
<i>H. atra</i>	8	446.6±630.6	54.0±82.82
<i>H. leucospilota</i>			
Other Holothuriidae	39	13953.7±79982	96.1±425.4
Fam. Stichopodidae	8	39.5±46.6	9.5±13.1
Gen. <i>Synapta</i> , <i>Euapta</i>	19	23.2±43.2	6.3±14.9
Other Synaptidae	21	51.4±96.5	2.1±6.92
Fam. Chiridotidae	27	23.2±85.6	0.04±0.112
<b>Cuba</b>			
<i>Actinopyga agassizi</i>	4	23.5±23.7	4.0±4.1
<i>Holothuria mexicana</i>	5	19.0±39.6	4.2±8.3
Other Holothuriidae	12	4605.3±15245	33.4±121.7
Fam. Stichopodidae	4	69.5±73.8	27.2±43.6
<i>Euapta lappa</i>	11	6.3±9.7	1.4±2.1

Thus, the population density of aggregations of these taxa can be arranged in the following order: Dendrochirotida at high latitudes > Dendrochirotida in the tropics > Aspidochirotida in the tropics > Aspidochirotida at high latitudes.

As far as biomass is concerned, the picture is quite different. All dendrochirotide species within aggregations in the tropics and at temperate latitudes are small or very small in size. Due to a very high population density, in some regions they constitute a substantial amount of biomass. Maximal values — about  $9000 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$  — were registered for *P. lubricus* on the west coast of the USA (Birkenland et al., 1982). This is, however, rather an exception than a rule. Usually the values are 1–2 orders of magnitude lower: e.g. in the Bering Sea *Psolus phantapus* —  $180 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ , on the coast of West Sakhalin *Cucumaria japonica* — 164.6, *E. fraudatrix* —  $398.2 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$  (Fadeev, 1988). Similar values were reported for maximal biomass of this group in the tropics, e.g. *A. africana* —  $491.4 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$  (Lawrence, 1980).

The biomass of tropical aspidochirotids due to a large (often very large) size can give still higher values. On Enewetak Atoll the following values were reported: *H. atra* —  $2550 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ , *H. leucospilota* — 1180, *S. chloronotus* — 2180, *A. mauritiana* — 7880 (Lawrence, 1980). The biomass of these holothurians in the tropics is usually stable over a large area and is expressed by high values (see Table 6.7). A few species of shallow-water aspidochirotids that reach temperate waters can attain considerable amounts of biomass in some areas (the first to be mentioned is *A. japonicus*), but the mean biomass of this holothurian group there is not very large.

This is why the order of holothurian biomass will be arranged in sequence different from that of population density: Aspidochirotida in the tropics > Dendrochirotida at high latitudes > Dendrochirotida in the tropics > Aspidochirotida at high latitudes.

The quantitative regularities in question have a relation with the number of holothurians in a g g r e g a t i o n s. The mean values recalculated for a whole area of the region (and as it follows, the values reflecting a total number of holothurians and their biomass) have another order of sequence due to the differences in the size of holothurian body and in the type of animal distribution.

Quantitative estimation of the distribution of some taxa of holothurians was made using the data on two regions located at different latitude (see Fig. 1.1) that have been studied to approximately the same intensity — Peter-the-Great Bay ( $43^\circ \text{ N}$ ) and Nhatrang Bay ( $12^\circ \text{ N}$ ). In both cases the area under study was limited to the 20 m isobath. In Peter-the-Great Bay the area covered  $40 \text{ km}^2$ , including the Vityaz and Troitsa Inlets (over 500 diving and intertidal points); in the Nhatrang Bay the area of the same size was in the western part of the bay (over 140 points).

The results of this investigation (Table 6.8) plus unpublished data and those from the literature from other regions show that the mean values of the number of individuals and biomass (as well as a whole number of individuals and their biomass) of the two groups of holothurians in different latitude zones calculated can be presented as follows: [Aspidochirotida in the tropics  $\approx$  Dendrochirotida at high latitudes] >> [Aspidochirotida at high latitudes  $\approx$  Dendrochirotida in the tropics].

Summing up the data on latitude-geographical distribution of shallow-water Aspidochirotida and Dendrochirotida it must be recognized that the changes in the diversity of species and the number of individuals have opposite directions: in the first the values decrease from the equator to high latitudes, while in the second group they increase. It should be mentioned at this



Table 6.8. Intensity of reworking of sediment by holothurians in the Peter-the-Great and Nhatrang Bays

Trophic group	Family	Sp. number		Abundance (ind·m <sup>-2</sup> )	Biomass		Reworked material quantity		
		N	%		(cm <sup>2</sup> ·g <sup>-1</sup> ·m <sup>-2</sup> )	%	(cm <sup>2</sup> ·g <sup>-1</sup> ·m <sup>-2</sup> )	(cm <sup>2</sup> ·m <sup>2</sup> ·day <sup>-1</sup> )	%
<b>Peter-the-Great Bay (43° N)</b>									
Epibenthic deposit feeders	Holothuriidae	0		0	0		0	0	
	Stichopodidae	1		0.011 <sup>a</sup>	1.590 <sup>a</sup>		0.3	0.477	
	Synaptidae	0		0	0		0	0	
Total		1	4.8		1.590	32.4		0.477	23.5
Infaunal deposit feeders	Chiridotidae	6		0.019	0.019		5.9	0.112	
	Molpadiidae	3		0.009	0.270		3.1	0.837	
	Total	9	42.9		0.289	5.9		0.949	46.7
Suspension feeders	Cucumariidae	10		0.020	3.030		0.2	0.606	
	Phyllophoridae	0		0	0		0	0	
	Psolidae	1		+	+		0.2	+	
Total		11	52.3		3.030	61.7		0.606	
Grand total		21	100		4.906	100		2.032	
<b>Nhatrang Bay (12° N)</b>									
Epibenthic deposit feeders	Holothuriidae	20		0.023	2.490		0.5	1.250	
	Stichopodidae	4		+	0.101		0.4	0.040	
	Synaptidae	6		+	0.023		6.1	0.140	
Total		30	75.0		2.614	99.9		7.0	1.430
Infaunal deposit feeders	Chiridotidae	2		+	+		7.4	0.306	
	Molpadiidae	1		+	+		3.4	+	
	Total	3	7.5		+	+	10.8	0.006	0.4
Suspension feeders	Cucumariidae	1		+	0.001		0.3	+	
	Phyllophoridae	6		+	0.002		0.3	+	
	Psolidae	0		0	0		0	0	
Total		7	17.5		0.003	0.1		0.6	+
Grand total		40	100		2.618	100		18.4	1.437

<sup>a</sup> According to the observation made in 1968–1969 (prior to a decrease of number of *Apostichopus japonicus*; see: Levin, 1982a).

point that dendrochirotes in the tropics are only relatively poorer in the number of species and in the number of individuals compared to aspidochirotes. As for the latter, they are practically absent in the temperate zones.

Geographical distribution of another group of deposit-feeding holothurians, epibenthic apodids, resembles that of aspidochirotes. In the tropics synaptids are present in large numbers constituting a large biomass (see Tables 6.7 and 6.8). At high latitudes these holothurians are absent. The type of distribution of infaunal apodids is rather similar to that of molpadids — in temperate waters their number and biomass are large, but in the tropics they are small.

A study of the trophic structure of shelf holothurians showed that the relation of its parameters coincides with that established by Neiman (1988) for the entire shelf benthos, but they have considerable differences (Fig. 6.4):

1. On the shelf of warm seas the total biomass of all trophic groups of benthos is much lower than in cold and temperate waters; for shallow-water holothurians these parameters have close values.

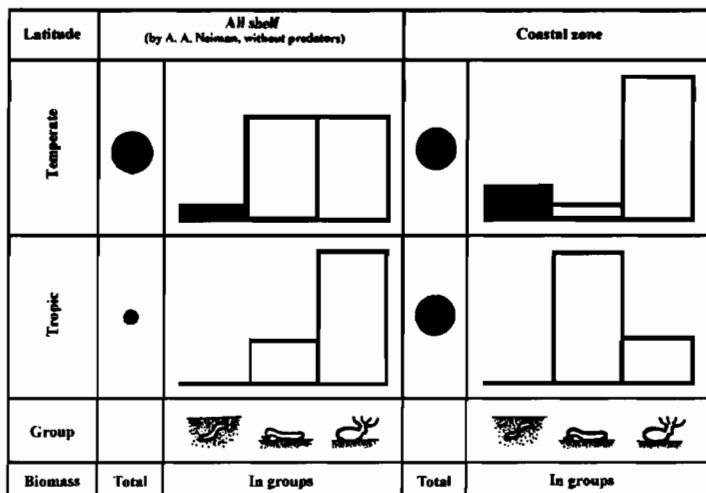


Fig. 6.4. The relative biomass of trophic groups of shallow-water holothurians

2. On the shelf in the tropics the percentage of suspension-feeders greatly exceeds that of epibenthic deposit-feeders; at moderate latitudes the biomass of these two trophic groups is approximately the same, and the biomass of infaunal deposit-feeders is very small. Shallow-water holothurians give quite a different picture — in the tropics suspension-feeders and deposit-feeders have an inverse relationship (compared to that of the whole shelf); but at moderate latitudes suspension-feeders account for a major part of biomass, being followed by infaunal deposit-feeders, and epibenthic deposit-feeders are, as a rule, absent.

The above specific properties of the trophic structure of shallow-water holothurians can be ascribed to a diversity of taxa. The predominance of holothurian deposit-feeders in the shallow water of tropical-subtropical zone is accounted for by the abundance of two families of the order Aspidochirotida: *Holothuriidae* and *Stichopodidae*, and the family *Synaptidae* of the order *Apoda*. Most of the species of these groups do not extend below 50–100 m and are not taken into account in a comparative study of the trophic structure of the shelf benthos. A marked «deficiency» of the trophic structure on the coast of temperate zones is due to the absence of the family *Synallactidae* (order *Aspidochirotida*) that is common in the lower horizons of the shelf.

Now the question arises as to the explanation of this type of latitude-zone distribution of shallow-water holothurians. Pawson (1970) and Bakus (1973) were inclined to ascribe it only to the changes of the amounts and quality of food material occurring in the meridional direction. This, however, does not seem to be the only, and in some cases, the main factor.

My analysis show that the closest relation between geographical zone gradients and the abundance of food and distribution of species is for the *Molpidae* and burrowing *Apodida*. This fully confirms the results of Neiman (1988) for animals with analogous types of feeding. I also agree with Neiman in that such distribution of animals can be due to a low content and low nutrient quality of the organic matter (OM) in tropic sediments. Of all holothurian

species, the OM content of sediment is likely to have the greatest effect on Molpadiida — sedentary animals that are deep-sediment feeders.

Pawson (1970) correlates the abundance of dendrochirotidids in the temperate zone with the presence there of large amounts of suspended food. Bakus (1973) attributed the cause of such a distribution of holothurians to be a low content of plankton and suspended particles of detritus in temperate waters. However, according to Sorokin (1986), in recent years the idea of a small content of plankton in coral-reef water was fully reconsidered. It was established that suspended food material, including plankton, is present there in abundance. As coral reefs are the main habitat of tropical holothurians, the interpretation of Pawson and Bakus cannot be accepted.

No doubt, the abundance and composition of plankton vary with latitude and this has an effect on the type of holothurian feeding. There are, however, some other factors related to distribution of these animals.

Production of suspension-feeders is controlled to a larger extent by physical rather than biological factors (Legendre et al., 1986). So that the intensity of the hydrodynamic processes is more important than the availability of food. As shown in Section 3.3, a characteristic feature of the coastal zone is the leading role of hydrodynamics. That is why variability of water mobility and the type of sedimentation process have a significant impact on the distribution of shallow-water organisms which have different types of feeding. Now consider briefly hydrodynamic and sedimentological features of natural (climatic) zones of the World Ocean (after Lisitsin, 1974).

**Ice zones.** The influence of turbulence on shore parameters, abrasion and turbulent reworking of deposited material. Desintegrated rock sediments prevail. Accumulation of biogenic sediments is practically absent.

**Temperate zones.** Average wave intensity exceeds 5 units. The effect of turbulence on shore, abrasion and reworking of material are maximal. Various desintegrated rock and clay sediments are often mixed with biogenic sediments. The rate of sedimentation is increased.

**Arid zones.** Average wave intensity exceeds 3–5 units. The abrasion of shores and reworking of sediment material are decreased. Terrigenous material is present in small amounts, which accounts for the predominance of carbonate sediments. The rate of sedimentation is very low.

**Equatorial zone.** Most characteristic features are calm and average intensity of wave lower than 3 units. The abrasion of shores and turbulent reworking of material are weak. The amount of terrigenous material is maximal, combined with efficient production of biogenic material. The rate of sedimentation is 3–10 times higher than that of arid zones.

Thus, one of the peculiarities of hydrodynamic characteristics of the tropical-subtropical zone is a low effect of wave activity likely to be followed by a decrease of the number of species and abundance of suspension-feeding holothurians.

Latitude-dependent changes in the distribution of holothurians are directly connected with the structure and mechanical properties of sediments. At high latitudes sediments are usually composed of rock formations while at low latitudes, of silt. The former has a higher carrying capacity. Sediments characterized as less «strong» are inhabited by mobile suspension-feeders, and stable sediments by immobile suspension-feeders (Boucot, 1981). Looseness of tropical soft sediments can be an obstacle for the development of dendrochi-

rotids that need a hard base for attachment. The physical properties of sediment are largely responsible for a degree of erosion of the sea-bed surface, for the intensity of stirring-up and resuspending the sediment. Those processes influencing the trophic properties of the bottom-water layer, and in shallow-water areas having an effect on the thickness of the entire water layer.

One more factor likely to influence the distribution of holothurians is a direct biotic relation of animals. It is the phenomenon referred as «trophic groups amensalism» (Rhoads & Young, 1970). Then it was suggested to be a particular case of the whole phenomenon of «biological bulldozing» (Thayer, 1983).

According to this hypothesis which has had a strong confirmation, a direct suppression of immobile suspension-feeders (amensalism), or in general all immobile organisms including plants, occurs on unconsolidated marine bottoms. A clear inverse relation between the number of species (and, expressed to a lesser extent, the number of individuals of *Aspidochirotida* and *Dendrochirotida* is in good agreement with the amensalism hypothesis.

Physiological-biochemical causes of this event must exist. Krasnov et al. (1976) showed that the type of calcification of holothurian skeletal elements changes in the meridional direction, to be more exact, the Ca/Mg ratio in these animals increases from the equator to high latitudes.

Thus, latitude-zone changes in the distribution of holothurians has a complex of factors. The combinations of factors accounting for «positive» and «negative» characteristics of distribution do not necessarily coincide. E.g. a relatively small number of species and a decrease of the numerical abundance of *dendrochirotid*as in tropics is due, in my opinion, to the following complex: (a) a weak turbulation effect which makes difficult the restoration of OM consumed by suspension-feeders in the near-bottom water layer; (b) weak consolidation of sediment which prevents attachment of epibenthic and burrowing holothurians; (c) suppressed influence of numerous here *aspidochirotid*s. The obstacle for holothurians feeding within the sediment (*molpadiid*s and burrowing *apodid*s) to live in tropics may be, in addition to the primary factor — the OM sediment content —, is a low carrying capacity of sediment, which impedes burrowing.

#### 6.4.2. LATITUDINAL ZONATION OF PATTERN AND INTENSITY OF INFLUENCE ON BOTTOM SEDIMENTS

The results of experimental study of the effect of holothurians on the physical properties of bottom sediments suggest that different holothurian taxa produce quite different effects on the environment. Since, as indicated above, the distribution and the abundance of some species are subject to latitude regularities, the overall intensity and the type of the effect of holothurians on deposited matter also undergo changes in the meridian direction. Most significant are the changes of the effect on the substrate of the activity of *Aspidochirotida*, epibenthic *Apodida* and all *Dendrochirotida* on one hand, and *Molpadiida* and burrowing *Apodida* on the other. In the former, the effect is exerted only on the upper layers of sediment or the hard bottom surface; in the second, on the whole of sediment thickness.

*Aspidochirotid*s and epibenthic *apodid*s increase the heterogeneous properties of the upper layer of bottom sediment, thus decreasing its stability.

Dendrochirotids more often facilitate accumulation of bound OM on the sediment surface, increasing stability and decreasing permeability of sediment. Dendrochirotids whose type of feeding does not lead to accumulation of suspended matter are not numerous. Burrowing holothurians that are deposit-feeders increase the vertical heterogeneity of the sediment physical properties. Molpadids and burrowing apodids make micro- and mesorelief of the sea bottom more complicated (which may have either a positive or a negative effect on sediment stability). The first of these groups is engaged in intensive resuspension of deposited matter, while the second accumulates it in faeces. Having a significant impact in the properties of deep sediment layers, the living activity of tunnel-building Chiridotidae does not alter the microrelief of its surface, but can increase surface stability somewhat.

The latitude-dependent aspects of environment-modifying activity of holothurians were studied making use of the data obtained in five latitudinal zones: tropical-subtropical (equatorial + two arid)<sup>1</sup>, two temperate and two ice zones (Fig. 6.5).

In the tropical-subtropical zone, where Aspidochirotida and epibenthic Apodida are represented by a variety of species, the sediment is not subject to much bioturbation. Here the effect of holothurians on the properties of the

sediment is limited to the upper layer of bottom sediment. The low number of species Dendrochirotida accounts for their small participation in OM sedimentation.

In the temperate zones Holothuriidae are practically absent and there are only a few species of Stichopodidae. Dendrochirotida, Molpadiida and burrowing Apodida predominate. Such a distribution of holothurians allows these animals to have a strong and diverse effect on the sediment surface (biosedimentation and horizontal transfer) and on sediment thickness (bioturbation).

In the ice zones the main type of holothurian effect on the environment is biosedimentation; the horizontal transfer of food material is absent.

Reworking intensity of shallow-water holothurians also changes in the meridional direction. Although information about the amount of sediment reworked by a species is available, no

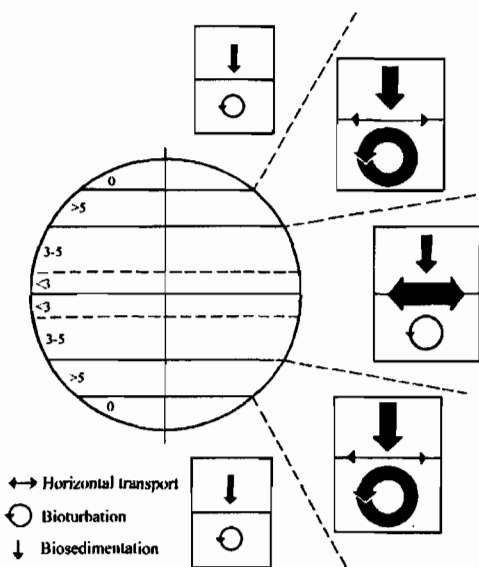


Fig. 6.5. Main types of effect of holothurians on coastal bottom sediment at different latitudes.

Figures in circle: average total intensity of wave activity (according to Lysitsin, 1974)

<sup>1</sup> I did not find any clear gradients pertaining to the representation of holothurians between the equatorial and arid zones that could have been expected, taking into account the considerable difference in the type of sediment genesis. It is not clear yet whether this is due to a relative similarity of the temperature and hydrodynamic conditions, or to a lack of data on distribution of holothurians.

information is available about total amount of material reworked by holothurians inhabiting some particular area.

The intensity of holothurian reworking of deposited material in areas of equal size (40 km<sup>2</sup>) in the Nhatrang and Peter-the-Great Bays is given in Table 6.8. A main contribution in bioreworking of sediment in the Nhatrang Bay is made by epibenthic deposit-feeders. In the Peter-the-Great Bay it is associated with suspension-feeders. The impact of infaunal deposit-feeders is rather significant. The high values of feeding intensity of *A. japonicus*, epibenthic deposit-feeders, are unique for temperate waters.

The total intensity of holothurian bioreworking of deposited material in coastal temperate waters is higher than in tropics. This is caused primarily by the difference in the water temperature which results the individual rate of reworking of sediment by deposit-feeders in tropical waters more than 4 times higher compared to temperate waters (Thayer, 1983). However, despite a low individual rate, the cumulative intensity of holothurian bioreworking of sediment in temperate waters — zones with a large OM content — is higher than in regions with a small content of OM.

The other cause underlying differences in the intensity of bioreworking of sediment is the peculiarity of the very process inherent in various functional groups of shallow-water holothurians. Thus, the conveyor as compared to the funnel-building individual, is 2–3 times more effective in transferring whole sediment. At the same time, the former ingests a portion of food with one act of bioturbation, while the latter with two acts. That is why the total intensity of the holothurian effect on sediment depends to a large extent on the relationship of functional groups, i.e. their taxonomic structure in the region.

Using the available data we can estimate the total amount of deposited material reworked daily by shallow-water holothurians in the main biotope of the tropical zone — coral reefs. Using the area of coral reefs in Indo-West Pacific (IWP) as 520·10<sup>9</sup> m<sup>2</sup>, and West Indies (WI) as 97·10<sup>9</sup> m<sup>2</sup> (Smith, 1978), average biomass of holothurians in IWP reefs 29.3, and in WI reefs 7.0 g·m<sup>-2</sup> (see Table 6.7); and a average individual feeding intensity of holothurians of 0.52 cm<sup>3</sup>·g<sup>-1</sup>·day<sup>-1</sup>, the total daily volume of material reworked by holothurians in coral reefs is the enormous value of 8.3·10<sup>6</sup> m<sup>3</sup>. For a unit of the reef area, this is equivalent to 13.3 cm<sup>3</sup>·m<sup>-2</sup>·day<sup>-1</sup>, or 4860 cm<sup>3</sup>·m<sup>-2</sup>·year<sup>-1</sup>. These values are in good agreement with data on the feeding intensity of some species of tropical holothurians (Thayer, 1983).

Concerning this activity of shallow-water holothurians outside the tropical zone, information is available only for *A. japonicus*. The data for other species are too fragmentary to make a reliable calculation. The total biomass of *A. japonicus* over the whole area is 200–260 thousand tons (Levin, 1982a). Proceeding from the minimal value 0.3 cm<sup>3</sup>·g<sup>-1</sup>·day<sup>-1</sup> taken as the average individual rate of bioreworking, the amount of sediment reworked by holothurians daily is 0.06 — 0.08·10<sup>6</sup> m<sup>3</sup>.

Holothurians like such groups of invertebrates, as Spatangoida, Calianassida, and Arenicolida are the most efficient reworkers of sediment, «champions of bioturbation» (Thayer, 1983). Paleontologists obtained evidence about bioreworking activity of holothurians since the early Devonian, i.e. this group belong to the most efficient ancient bioreworkers. Thayer (1983) showed that evolutionary bioreworking of sediment first appeared in shallow-water areas and then reached deeper water. This gives grounds for suggesting that ho-

lothurians are not only the most efficient but evolutionary the earliest participants in the process of reworking organic matter by benthic animals in the coastal zone of the World Ocean.

## Conclusions

1. Holothurians inhabiting the coastal shelf have a common morphological feature and type of feeding. The structure of the tentacles, and the way of using the substrate by shallow-water holothurians can be divided into trophic groups: epibenthic deposit-feeders, infaunal deposit-feeders (conveyor, funnel-building, tunnel-building) and suspension-feeders.

2. The particles ingested by epibenthic holothurians from the bottom, irrespective of its type, are relatively constant in size with a median diameter of 0.13–0.19 mm. All holothurian species are alike in catching sediment particles of small size but differ if the particle size is more than 2 mm. The size of ingested particles of different composition in different areas is similar.

3. The general level of food selection in shallow-water holothurians is not high. Pre-capture selection is based on behavioural adaptation, which allows use of the «external» selective facilities: water-bottom interface (epibenthic species); funnels and burrow in sediment (infaunal species). Selection in the process of foraging is determined by physical interaction of tentacles with food particles. Chemoreception of OM-rich material is absent. The wide-spread view about the participation of chemoselectivity in feeding of these animals is a result of inadequacy of the methods of sediment sampling.

4. Feeding specialization in the Aspidochirotida and Dendrochirotida is due to differences in their morphological structure. In the former it mainly concerns the tentacle structure and size. In the latter, the form of the holothurian's body. It is most evident in the Holothuriidae where its development is connected with progressive branching of the tentacles so the latter acquires a «tree-like» look with an increase in the size of the tentacles of typical form.

5. The foraging strategy of epibenthic holothurians consists in maintaining a maximally high stable level of the amount of ingested material regardless of material composition. Such a strategy does not agree with the theory of optimal foraging. The volume per unit time of ingested material is maintained stable due to the inverse relationship of the rate of movement animal and the thickness of the food layer.

6. In epibenthic holothurians the rate of food consumption depends on the parameters of animal movement, the rate of replenishing and spatial distribution of food material. A peculiarity of feeding of shallow-water holothurians is the rapid replenishment of food resources compared to the rate of consumption. This is mainly achieved by horizontal transfer of food material.

7. The main routes by which epifaunal and infaunal holothurians effects on the environment are a directional transport of food material and an increase of horizontal and vertical heterogeneity of physical (density, moisture, permeability) and mechanical (resistance to shear, internal friction angle) characteristics of sediment.

8. In tropical shallow-waters the average biomass of holothurians deposit-feeders is much higher than that of suspension-feeders. In temperate waters most of the biomass is due to suspension-feeders, followed by infaunal deposit-

---

feeders. Epibenthic deposit-feeders are not numerous and at high latitudes are practically absent. A specificity of the trophic structure of coastal holothurians is accounted for by latitude-dependent changes in the abundance and composition of food material, hydrodynamical and sedimentological gradients, as well as by a direct biotic interaction of representatives of different trophic groups.

9. The environment-modifying activity of shallow-water holothurians has a clear relation to the latitude-geographical zonation. In the tropical and subtropical zones the effect of these animals on the environment is evident mainly as intensive horizontal transfer of material; bioturbation is practically absent. At temperate latitudes the effect is most intensive and diverse, and includes bioturbation of all layers of sediment, plus deposition of organic matter. In the ice zones, biodeposition plays a leading role.



## REFERENCES

- Abaturov B. D.** 1979. Bioproductive process in the land ecosystems (exemplified by the pasture type of ecosystems). Nauka, Moscow. 130 pp. (in Russian)
- Akhmetieva E. A.** 1987. Transformation of sediment organic components by bottom detritus-feeders (exemplified by holothurians). In: The feeding of marine invertebrates and its role in the community formation, Inst. of Oceanography, Moscow, pp. 46-54. (in Russian)
- Akhmetieva E. A., Smirnov B. A. and Bordovsky O. K.** 1982. On the composition of organic matter in the intestine contents of bottom detritus-feeders holothurians. *Oceanology*, 22, 1021-1024. (in Russian)
- Aller R. C.** 1982. The effects of macrobenthos on chemical properties of marine sediment and on overlying water. In: P.L. McCall, M. J. Nevezs (eds), *Animal sediment relations*, Plenum Press, New York & London, pp. 53-102.
- Anderson J. M.** 1966. Aspects of nutritional physiology. In: R.A. Boolootian, *Physiology of Echinodermata*, New York, Wiley Intersci., pp. 329-357.
- Andreeva N. M. and Agatova A. I.** 1982. The biogeochemical characteristics of organic matter in the surface active layer of sea-floor sediments in the Caspian Sea and Sea of Japan. In: *Environment conditions and the bioproductivity of seas, Legkaya i pishchevaya promyshlennost*, Moscow, pp. 25-33. (in Russian)
- Anisimova N. A.** 1984. On fauna and quantitative distribution of the Barents Sea echinoderms. In: *The Barents Sea benthos: Distribution, ecology and population structure*, The Kola Branch of Academy of Sciences of the USSR, Apatity, pp. 32-44. (in Russian)
- Arakawa K. Y.** 1971. Studies on the faecal pellets of marine invertebrates (excluding Molluscs). 1. Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 19, 231-241.
- Arnaud P. M.** 1970. Frequency and ecological significance of necrophagy among the benthic species of Antarctic coastal waters. In: Holdgate (ed.), *Antarctic ecology*, 1, Acad. Press, New York, pp. 259-266.
- Arzamastsev I. S. and Murakhvery A. M.** 1987. The rias type of bay as an example of shallow water landscapes of the Sea of Japan. In: *The Sea of Japan bottom landscapes, Far East Branch of Academy of Sciences of the USSR, Vladivostok*, pp. 129-145. (in Russian)
- Bailey V. A.** 1931. The interaction between hosts and parasites. *Q. J. Math.* 2, 68-77.
- Bakus G. J.** 1968. Defensive mechanisms and ecology of some tropical holothurians. *Mar. Biol.*, 2, 23-32.
- Bakus J. L.** 1973. The biology and ecology of tropical holothurians. In: *Biology and geology of coral reefs*. 2: *Biology*. 1, Acad. Press, New York, pp. 325-367.
- Baranova Z. I.** 1977. Echinodermata of Franz Josef Land and adjacent waters. *Explorations of the fauna of the seas*, 14 (22), 435-465. (in Russian)
- Batschelet E.** 1981. Circular statistics in biology. Acad. Press, London. 371 pp.
- Baumfalk Y. A.** 1979. Heterogeneous grain size distribution in tidal flat sediment caused by bioturbation activity of *Arenicola marina* (Polychaeta). *Neth. J. Sea Res.*, 13, 428-440.
- Beklemyshev V. N.** 1964. The principles of comparative anatomy of invertebrates. V.1. *Promorphology*. Nauka, Moscow. 432 pp. (in Russian)
- Berlyant A. M.** 1986. The space shape: map and information. Mysl, Moscow. 240 pp. (in Russian)
- Bertolini F.** 1932. La autotomia dell apparato digerente e la sua rigenerazione nelle oloturie, come fenomeno spontaneo e normale. *Rend. Acc. Lincei.*, 6, 893-896.
- Bienfang P. K.** 1980. Herbivore diet affects faecal pellet settling. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37, 1352-1357.
- Biogeochemistry of the ocean.** 1983. Nauka, Moscow. 368 pp. (in Russian)
- Birkeland Ch., Dayton P. K. and Engstrom N. A.** 1982. A stable system of predation on a holothurian by four asteroids and their top predator. *Austral. Mus. Mem.*, 175-189.
- Blegvad H.** 1914. Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. *Rep. Danish. Biol. Station Board. Agric.*, 41-73.

- Bodyanu N. 1979. Microphytobenthos. In: Bioproductivity sources of the Black Sea. Naukova Dumka, Kiev. Pp. 109-122. (in Russian)
- Bonham K. and Held E. 1963. Ecological observations on the sea cucumber *Holothuria atra* and *H. leucospilota* at Rongelap Atoll, Marshall Islands. Pacific Sci., 17, 305-314.
- Bordovsky O. K., Sokolova M. N., Smirnov B. A., Akhmetieva E. A. and Zezina O. N. 1974. On the estimation of the role of bottom fauna in the transformation of organic matter in sediments (exemplified by deep-sea detritus-feeding organisms of Kuril-Kamchatka trench). Oceanology, 14, 161-166. (in Russian)
- Boucot A. J. 1981. Principles of benthic marine paleoecology. Acad. Press, New York. 463 pp.
- Bouland C., Massin C. and Jangoux M. 1982. The fine structure of the buccal tentacles of *Holothuria forskali* (Echinodermata, Holothuroidea). Zoomorphology, 133-149.
- Brenchley G. A. 1981. Disturbance and community structure: an experimental study of bioturbation in marine soft-bottom environments. J. Mar. Res., 39, 767-790.
- Byrne M. 1982. Functional morphology of a holothurian autotomy plane and its role in evisceration. In: J. Lawrence (ed.) Echinoderms: Proceed. Intern. Conf., A. A. Balkema, Rotterdam, pp. 65-68.
- Byrne M. 1985. Evisceration behavior and the seasonal incidence of evisceration in the holothurian *Eupentacta quinquesemita* (Selenka). Ophelia, 24, 75-90.
- Cadée G. C. 1984. «Opportunistic feeding», a serious pitfall in trophic structure analysis of (paleo)-faunas. Lethaia, 17, 289-292.
- Cameron J. L. and Fankboner P. V. 1984. Tentacle structure and feeding processes in life stages of the commercial sea cucumber *Parastichopus californicus* (Smitson). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 81, 193-209.
- Cammen L. M. 1980. Ingestion rate: an empirical model for aquatic deposit feeders and detritivores. Oecologia, 44, 303-310.
- Cammen L. M. 1982. Effect of particle size on organic content and microbial abundance within four marine sediments. Mar. Ecol. Prog. Ser., 9, 273-280.
- Campbell D. B. 1984. Foraging movements of the sea star *Asterias forbesi* (Desor) (Echinodermata: Asteroidea) in Narragansett Bay, Rhode Island U.S.A. Mar. Behav. Physiol., 11, 185-198.
- Cannon L. R. G. and Silver H. 1986. Taxonomic account. Sea cucumbers of Northern Australia. Queensland Museum, South Brisbane, pp. 19-44.
- Chapman G., Newell G. 1949. The distribution of lugworms (*Arenicola marina* L.) over the flats at Whitstable. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 28, 627-634.
- Cherbonnier G. 1954. Holothuries récoltées en Océanie Française par G. Ranson en 1952. Bull. Mus. Hist. nat., Paris (2), 26, 685-690.
- Cherbonnier G. 1955. Résultats scientifiques des campagnes de la «Calypso». Les holothuries de la Mer Rouge. Annals Inst. océanogr., Monaco, 30, 129-183.
- Cherbonnier G. 1973 (1974). Invertébrés marins des XII<sup>e</sup>me et XV<sup>e</sup>me expeditions Antarctiques françaises en Terre Adélie. 15. Holothurides. Tethys, 5, 601-610.
- Cherbonnier G. 1988. Echinodermes: Holothurides. Faune de Madagascar, 70. Ed. l'ORSTOM, Paris. 292 pp.
- Choe S. 1963. Biology of the Japanese common sea cucumber *Stichopus japonicus* Selenka. Teikyo, Tokyo. 226 p.
- Clark A. M. 1976. Echinoderms of coral reefs. In: O. A. Jones, R. Endean (eds). Biology and geology coral reefs. Vol. 3. Biology. 2. Acad. Press, New York, pp. 95-123.
- Clark A. M. 1980. Echinoderms of Hong Kong. In: Proceed. 1st Intern. Mar. Biol. Workshop: The marine flora and fauna of Hong Kong and Southern China. Hong Kong Univ. Press, Hong Kong, pp. 485-501.
- Clark A. M. and Rowe F. W. E. 1971. Monograph of shallow-water Indo-West Pacific echinoderms. Trust. Brit. Mus. (Nat. hist), London, 238 pp.
- Clark H. L. 1922. Holothurians of the genus *Stichopus*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv., 65, 3-74.
- Conand C. 1986. Les ressources halieutiques des pays insulaires du Pacifique. Deuxième partie: Les holothuries. FAO Doc. Tech. Pêches, No 272.2, 108 pp.
- Costello D. P. 1946. The swimming of *Leptosynapta*. Biol. Bull., 90, 93-96.
- Costelloe J. and Keegan B. F. 1984. Feeding and related morphological structures in the trochirote *Astia lefevrei* (Holothuroidea: Echinodermata). Mar. Biol., 84, 135-142.

- Crisp P. J. 1975. Secondary productivity in the sea. In: D.E. Reichle (ed.). Productivity of world ecosystems. Nat. Acad. Sci., Washington, 180 pp.
- Crozier W. J. 1918. The amount of bottom material ingested by holothurians (*Stichopus*). J. Exp. Zool., 26, 379-389.
- Da Silva J., Cameron J. L. and Fankboner P. V. 1986. Movement and orientation patterns in the commercial sea cucumber *Parastichopus californicus* (Stimpson) (Holothuroidea: Aspidochirota). Mar. Behav. Physiol., 12, 133-147.
- Dale N. G. 1974. Bacteria in intertidal sediments: factors related to their distribution. Limnol. Oceanogr., 19, 509-518.
- Davis C. C. 1963. On questions of production and productivity in ecology. Arch. Hydrobiol., 52, 39-61.
- Dayton P. K. and R.R.Hessler. 1972. Role of biological disturbance in maintaining diversity in the deep sea. Deep Sea Res., 19, 199-208.
- De Ridder Ch. and Lawrence J. M. 1982. Food and feeding mechanisms: Echinoidea. In: M.Jangoux, J.M.Lawrence (eds), Echinoderm nutrition, A.A.Balkema, Rotterdam, pp. 57-115.
- Deans E. A., Meadows P. S. and Anderson J. G. 1982. Physical, chemical and microbiological properties of intertidal sediments, and sediment selection by *Corophium volutator*. Int. Rev. Gesam. Hydrobiol., 67, 261-269.
- Deichmann E. 1926. Report on the holothurians collected by the Barbados-Antigua Expedition from the University of Iowa. Iowa stud. in nat. hist., 11, 9-31.
- Deichmann E. 1930. The holothurians of the western part of the Atlantic ocean. Bull. Mus. Compar. Zool. Harv., 71, 40-220.
- Deihmann E. 1937. Holothurians from the Gulf of California. The Templeton Crocker Expedition, 9. Zoologica, New York Zool. Soc., 22, 161-176.
- Deihmann E. 1957. The littoral holothurians of the Bahama Islands. Amer. mus. novit., 1821, 1-20.
- Deichmann E. 1958. The Holothuroidea collected by the Velero III and IV during the years 1932 to 1954. Pt II. Aspidochirota. Allan Hancock Pacif. Expedit., 11, 276-348.
- Deihmann E. 1963. Shallow water holothurians known from the Caribbean waters. Stud. Fauna Curacao and other Carib. Islands, 63, 100-118.
- Dill R. F. and Moore D. G. 1965. A diver-shear apparatus. Mar. Geol., 3, 323-327.
- Dimock R. V. 1977. Effects of evisceration on oxygen consumption by *Stichopus parvimensis* Clark (Echinodermata, Holothuroidea). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 28, 125-132.
- Djakonov A. M., Baranova Z. I. and Savelieva T. S. 1958. Reviews on holothurians (Holothuroidea) of the South Sakhalin and South Kuril Isles. Investigations in Far-Eastern seas of USSR., 5, 358-380. (in Russian)
- Elyakov G. B. and Stonik V. A. 1986. Terpenoids of marine organisms. Nauka, Moscow. 320 pp. (in Russian)
- Fadeev V. T. 1988. Macrobenthic communities of the West Sakhalin shelf. Author's abstract of candidate's dissertation. Marine Biology Res. Inst., Vladivostok. 22 p. (in Russian)
- Fankboner P. V. 1978. Suspension-feeding mechanisms of the armored sea cucumber *Psolus chitinoidea* Clark. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 31, 11-25.
- Fankboner P. V. 1981. A re-examination of mucus feeding by the sea cucumber *Leptopentacta elongata*. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 61, 679-683.
- Fankboner P. V. and Cameron J. L. 1985. Seasonal atrophy of the visceral organs in a sea cucumber. Can. J. Zool., 63, 2888-2892.
- Feder H. M. and Christensen A. M. 1966. Aspects of asteroid biology. In: R. A. Booloottian (ed.), Physiology of Echinodermata, Wiley, Intersci., New York, pp. 87-127.
- Fell H. B. and Moore R. C. 1966. General features and relationships of echinozoans. In: R.C.Moore (ed.), Treatise on invertebrate paleontology, Pt U. Echinodermata. 3. Geol. Soc. America and Univ. Kansas Press, New York, pp. U108-118.
- Féral J.-P. 1985. Nutrition chez un invertébre marin détritivore: *Leptosynapta galliennei* (Holothuroidea: Echinodermata). These de doctorat d'état. Mus. Nation. d'Histoire Natur., Paris. 390 pp.
- Féral, J.-P. and Cherbonnier G. 1986. Les Holothurides. In: Guide des étoiles de mer, oursins et autres échinodermes du lagon de Nouvelle Calédonie, Éd. l'ORSTOM, Paris, pp. 55-107.
- Féral, J.-P. and Massin C. 1982. Digestive systems: Holothuroidea. In: M.Jangoux, J. M. Lawrence (eds), Echinoderm nutrition, A.A.Balkema, Rotterdam, pp. 191-212.

- Fish J. D. 1967. The biology of *Cucumaria elongata* (Echinodermata: Holothuroidea). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 47, 129-143.
- Foster G. G. and Hodson A. N. 1996. Feeding, tentacle and gut morphology in five species of southern African intertidal holothuroids (Echinodermata). *S. Afr. J. Zool.*, 31, 70-79.
- Frizzell D. L. and Exline H. 1966. Holothuroidea — fossil record. In: R.C. Moore (ed.), *Treatise on invertebrate paleontology*, Pt U. Echinodermata. 3. Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press, New York, 2, pp. U646-672.
- Gardiner J. S. 1931. Coral reefs and atolls. Macmillan and Co., London. 181pp.
- Gebruk A. V. 1992. The problem of interpretation of «life form» exemplified by echinoderms. *Advances in current Biol.*, 112, 176-185. (in Russian)
- Gershanovich D. E. and Grunduls Z. S. 1969. The suspended matter in the North Caspian Sea. *Transact. of All-Union Inst. Fisheries and Oceanography*, 65, 57-84. (in Russian)
- Glasser J. W. 1984. Is conventional foraging theory optimal?. *Amer. Natur.*, 124, 900-905.
- Glynn P. W. 1965. Active movements and other aspects of the biology of *Astichopus* and *Leptosynapta* (Holothuroidea). *Biol. Bull.*, 129, 106-128.
- Grant J. 1983. The relative magnitude of biological and physical sediment reworking in an intertidal community. *J. Mar. Res.*, 41, 673-689.
- Greze V. N. 1978. Production in animal populations. *Mar. Ecol.*, 4, 89-111.
- Gutt J. 1988. On the distribution and ecology of sea cucumbers (Holothuroidea, Echinodermata) in the Weddell Sea (Antarctica). *Berichte zur Polarforschung*, 41, 87 pp.
- Hammond L. S. 1981. An analysis of grain size modification in biogenic carbonate sediments by deposit-feeding holothurians and echinoids (Echinodermata). *Limnol. Oceanogr.*, 26, 898-906.
- Hammond L. S. 1982a. Patterns of feeding and activity in deposit-feeding holothurians and echinoids (Echinodermata) from a shallow back-reef lagoon, Discovery Bay, Jamaica. *Bull. Mar. Sci.*, 32, 549-571.
- Hammond L. S. 1982b. Analysis of grain-size selection by deposit-feeding holothurians and echinoids (Echinodermata) from a shallow reef lagoon, Discovery Bay, Jamaica. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 8, 25-36.
- Hammond L. S. 1983. Nutrition of deposit-feeding holothuroids and echinoids (Echinodermata) from a shallow reef lagoon, Discovery Bay, Jamaica. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 10, 297-305.
- Harvey H. R., Richardson M. D. and Patton J. S. 1984. Lipid composition and vertical distribution of bacteria in aerobic of the Venezuela Basin. *Deep-sea Res.*, 31, 403-413.
- Hauksson E. 1979. Feeding biology of *Stichopus tremulus*, a deposit-feeding holothurian. *Gorsia*, 64, 155-160.
- Hayakawa C. and Kittaka J. 1984. Simulation of feeding behavior of sea urchin *Strongylocentrotus nudus*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 50, 233-240.
- Hayes F. R. 1964. The mud-water interface. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 2, 121-145.
- Heding S. G. 1928. Synaptidae. *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.*, 85, 105-323.
- Heding S. G. and Panning A. 1954. Phylloporidae. Eine Bearbeitung der polytentaculaten dendrochiroten Holothurien des zoologischen museum in Kopenhagen. *Spolia Mus. Dan.*, 13, 7-209.
- Hughes R. N. 1980. Optimal foraging theory in the marine context. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 18, 423-481.
- Hunter-Rowe C. K. A., Jeal F. and West A. B. 1976. Observations of the feeding behaviour of *Thyone fusus* (O. F. Muller). *Sci. Proceed., Royal Dublin. Ser. A.*, 5, 459-468.
- Hurlbert S. H. 1971. The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters. *Ecology*, 52, 577-586.
- Hyman L. H. 1955. The invertebrates. V. Echinodermata. McGraw-Hill, New York. 763 pp.
- Inaman D. I. 1949. Sorting of sediments in the light of fluid mechanics. *J. Sed. Pet.*, 19, 33-70.
- Ionin A. S., Medvedev V. S. and Pavlidis Yu. A. 1987. Shelf: relief, sediments and their formation. *Mysl, Moscow*. 205 pp. (in Russian)
- Isono T. 1925. The regeneration of *Stichopus japonicus*. *Suisan Kenkyushi*, 24, 202-203.
- Ivanova-Kazas O. M. 1978. Comparative embryology of invertebrates. Echinodermata and chordata. *Nauka, Moscow*. 166 pp. (in Russian)
- Ivlev V. S. 1955. The experimental ecology of feeding of fishes. *Pishchepromizdat, Moscow*, 33pp. (in Russian)
- Jorgensen C. B. 1966. Biology of suspension feeding. Pergamon Press, Oxford. 357 pp.

- Jangoux M. 1982. Food and feeding mechanisms: Asteroidea. In: M.Jangoux, J.M.Lawrence (eds), Echinoderm nutrition. A. A. Balkema, Rotterdam, 117-159.
- Jespersen E. and J. Lützen. 1971. On the ecology of the aspidochirote cucumber *Stichopus tremulus* (Gunnerus). *Norw. J. Zool.*, 19, 117-132.
- Johnson D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource. *Ecology*, 61, 65-71.
- Johnson R. G. 1974. Particulate matter at the sediment-water interface in coastal environments. *J. Mar. Res.*, 32, 313-330.
- Johnson R. G. 1977. Vertical variation in particulate matter in the upper twenty centimeters of marine sediments. *J. Mar. Res.*, 35, 273-282.
- Jumars P. A. and Nowell A. R. M. 1984. Fluid and sediment dynamic effects on marine benthic community structure. *Amer. Zool.*, 24, 45-55.
- Jumars P. A., Nowell A. R. M. and Self R. F. L. 1981. A simple model of flow-sediment-organism interaction. *Mar. Geol.*, 42, 155-172.
- Jumars P. A., Self R. F. L. and Nowell A. R. M. 1982. Mechanics of particle selection by tentaculate deposit-feeders. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 64, 47-70.
- Kalinin V. I., Levin V. S. and Stonik V. A. 1994. The chemical morphology: Triterpene glycosides of sea cucumbers (Holothurioidea, Echinodermata). *Dal'nauka, Vladivostok*. 284 pp. (in Russian)
- Keegan B. F., O'Connor B. D. S. and Konnecker G. F. 1985. Littoral and benthic investigation on the west coast of Ireland — XX. Echinoderm aggregations. *Proc. R. Ir. Acad.*, 85b, 91-99.
- Khrippounoff A. and Sibuet M. 1980. La nutrition d'échinodermes abyssaux. I. Alimentation des holothuries. *Mar. Biol.*, 60, 17-26.
- Klimova V. L., Levin V. S. and Markova I. V. 1987. Distribution of holothurians in Peter-the-Great Bay (The Sea of Japan). In: Studies on echinoderms from Far-Eastern seas. Far East Branch of Academy of Sciences of the USSR, Vladivostok, pp. 21-31. (in Russian)
- Kochemasov Yu. V. and Poyarkov B. V. 1980. Classification of terrigenous sediments under the landscape shelf. In: The complex methods of the shelf ecosystem plotting. Far East Science Center of Academy of Sciences of the USSR, Vladivostok, pp. 37-50. (in Russian)
- Kohler S. L. 1984. Search mechanism of a stream grazer in patchy environments: the role of food abundance. *Oecologia* (Berlin), 62, 209-218.
- Konnecker G. V. and B.F.Keegan. 1973. In situ behavioral studies on echinoderm aggregations. Pt 1: *Pseudocucumis mixta*. *Helgol. wis. Meeresunters.*, 24, 157-162.
- Krantzberg G. 1985. The influence of bioturbation on physical, chemical and biological parameters in aquatic environments: A review. *Environment. Pollut. (Ser. A)*, 39, 99-122.
- Krasilov V. A. 1977. Evolution and biostratification. *Nauka, Moscow*. 256 pp. (in Russian)
- Krasnov E. V., Levin V. S. and Pozdnyakova L. A. 1976. The dependence of holothurians chemical structure on the latitude of their habitat. In: The experimental ecology of sea invertebrates, Far East Science Center of Academy of Sciences of the USSR, Vladivostok, pp. 101-103. (in Russian)
- Kuznetsov A. P. 1980. Ecology of bottom communities of World Ocean: The trophic structure of sea bottom fauna. *Nauka, Moscow*. 244 pp. (in Russian)
- Kuznetsov A. P. and Sagaidachnyi A. Yu. 1987. On the biogeochemical role of bivalve mollusks as filtering organisms in the Sea of Okhotsk. *The Reports of Academy of Sciences of USSR*, 297, 751-754. (in Russian)
- Lambert Ph. 1984. British Columbia marine faunistic survey report: Holothurians from the Northeast Pacific. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1234, 1-30.
- Lawrence J. M. 1975. On the relationship between marine plants and sea urchins. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 13, 213-286.
- Lawrence J. M. 1980. Numbers and biomass of the common holothuroids on the Windward reef flat an Enewetak atoll, Marshall Islands. In: M.Jangoux (ed.), Echinoderms: Present and past, A. A. Balkema, Rotterdam, pp. 201-204.
- Lawrence J. M. 1982. Digestion: Post-metamorphic and larval echinoderms. In: M.Jangoux., J.M. Lawrence (eds), Echinoderm nutrition, A. A. Balkema, Rotterdam, pp. 283-316.
- Lawrence J. 1987. A functional biology of echinoderms. *John Hopkins Univ. Press, Baltimore*. 340 pp.
- Lawrence J. M. and Kafri J. 1979. Numbers, biomass and caloric content of the echinoderm fauna of the rocky shores of Barbados. *Mar. Biol.*, 52, 87-91.

- Lebedev A. 1969. *Balanus. Poseidon*, 92, 337-384.
- Legendre L., Demers S. and Lefaivre D. 1986. Biological production at marine ergoclines. In: J.C.J. Nihoul (ed.), *Marine interfaces ecydrodynamics*, Elsevier, Amsterdam, pp. 1-29.
- Leibson N. L. 1981. Seasonal renewal and sources of regeneration of the intestine epithelium of Japanese sea cucumber. *Far East Science Center of Academy of Sciences of the USSR, Vladivostok*. 28 pp. (in Russian)
- Leibson N. L. 1992. Regeneration of digestive tube in holothurians *Stichopus japonicus* and *Eupentacta fraudatrix*. In: *Keys for regeneration*, Karger Basel, pp. 51-61. (Monogr. Develop. Biol., 23).
- Levin V. S. 1970. The device for surveying of bottom organisms. Author's certificate (USSR) N 271936. Official bull. of Inventions, 18. (in Russian)
- Levin V. S. 1979a. The discovery and some ecological characteristics of *Stichopus japonicus* (Holothuroidea) in the intertidal zone. *Marine Biology, Vladivostok*, 3, 90-91. (in Russian)
- Levin V. S. 1979b. Aspidochirote holothurians of the upper sublittoral zone of Indo-West Pacific: Species composition and distribution. *Marine Biology, Vladivostok*, 5, 17-23. (in Russian)
- Levin V. S. 1979c. The composition of food particles of aspidochirote holothurians from the upper sublittoral zone of Indo-West Pacific. *Marine Biology, Vladivostok*, 6, 20-27. (in Russian)
- Levin V. S. 1980. Aspidochirote holothurians of the upper sublittoral of Indo-West Pacific: Comparative study of development of tentacles and spicules. *Marine Biology, Vladivostok*, 3, 50-55. (in Russian)
- Levin V. S. 1981. On technique of comparison of morphological characters with distribution of holothurians on coral reefs. *Marine Biology, Vladivostok*, 3, 84-89. (in Russian)
- Levin V. S. 1982a. Japanese sea cucumber. Dalizdat, Vladivostok. 192 pp. (in Russian)
- Levin V. S. 1982b. New data on a sea cucumber *Scollodotella lindbergi* (Apoda, Chiridotidae). *Zoologicheskii Zhurnal*, 61, 1916-1920. (in Russian)
- Levin V. S. 1982c. The barrier for the water bottom organisms. Author's certificate (USSR) N 982615. Official bull. of Inventions, 18. (in Russian)
- Levin V. S. 1984. *Duasmodyctyla kurtlenensis* (Dendrochirota, Phyllophoridae) — a new species of the dendrochirote holothurians from the Onkotan Island (The Kuril Islands). *Marine Biology, Vladivostok*, 4, 69-72. (in Russian)
- Levin V. S. 1987a. Methods of analysis of composition and physical properties of sublittoral sea bottom sediments used in the ecology. *Far East Branch of Academy of Sciences of the USSR, Vladivostok*. 88 pp. (in Russian)
- Levin V. S. 1987b. Life forms and ecological evolution of shallow-water Aspidochirote (Holothuroidea). *Zoologicheskii Zhurnal*, 66, 1706-1715. (in Russian)
- Levin V. S. 1988a. Selectivity in feeding by deposit-feeding holothurians. *Marine Biology, Vladivostok*, 1, 3-13. (in Russian)
- Levin V. S. 1988b. The underwater sampler. Author's certificate (USSR) N 1375981. Official bull. of Inventions, 7. (in Russian)
- Levin V. S. 1990. Do echinoderms follow the optimal foraging theory? In: *Dispersal and ecology of the recent and fossil marine organisms*. Far East Branch of Russian Academy of Sciences, Vladivostok, pp. 79-88. (in Russian)
- Levin V. S. and Dao Tan Ho. 1988. Holothurians of the upper sublittoral zone of the coastal waters of Phukhanh Province (Southern Vietnam). In: *Biology of the coastal waters of Vietnam: Benthic invertebrates of Southern Vietnam*. Far East Branch of Academy of Sciences of USSR, Vladivostok, pp. 54-60. (in Russian)
- Levin V. S. and Gochakov V. M. 1979. A device for recording of respiration rate of water organisms. Author's certificate (USSR) N 643137. Official bull. of Inventions, 3. (in Russian)
- Levin V. S. and Gomes O. 1975. The shallow water holothurians of Cuba. *Marine Biology, Vladivostok*, 6, 55-62. (in Russian)
- Levin V. S., Ivin V. V. and Fadeev V. I. 1987. Ecology of the starfish *Patiria pectinifera* (Müller et Troschel) in Possiet Bay, Sea of Japan. *Asian J. Mar. Biol.*, 4, 49-60.
- Levin V. S. and Shipilov A. V. 1982. The underwater investigation of feeding dynamics of Japanese sea cucumber. Underwater hydrobiological researches. Far East Science Center of Academy of Sciences of the USSR, Vladivostok, pp. 105-107. (in Russian)
- Levin V. S., Kalinin V. I. and Stonik V. A. 1984. Chemical characters and taxonomic revision of holothurian *Bohadachia graeffei* (Semper) in reference to the erection of a new genus. *Marine Biology, Vladivostok*, 3, 33-38. (in Russian)

- Levin V. S., Kalinin V. I., Maltsev I. I. and Stonik V. A. 1985. The structure of triterpene glycosides and systematics of aspidochirote holothurians. *Marine Biology, Vladivostok*, 2, 3-11. (in Russian)
- Levin V. S., Kalinin V. I., Fedorov S. N. and Smiley S. 1986. The structure of triterpene glycosides and systematic position of two holothurians of the family Stichopodidae. *Marine Biology, Vladivostok*, 4, 72-77. (in Russian)
- Levin V. S., Kharlamenko V. I. and Ryabushko L. I. 1991. The distribution of bacteria and diatoms in the superficial sediment film of the Vytyaz Inlet of the Sea of Japan. In: *Ecosystem research: Coastal communities of Peter-the-Great Bay*. Far East Branch of Academy of Sciences of USSR, Vladivostok, pp. 31-39. (in Russian)
- Levin V. S. and Khmel A. V. 1988. A new method for the recording of the respiratory movements of holothurians. *Marine Biology, Vladivostok*, 2, 72-74. (in Russian)
- Levin V. S. and Sayapina S. Ya. 1988. Composition of food particles and selectivity of feeding in aspidochirote holothurians of the southern Vietnam. In: *Biology of the coastal waters of Vietnam: Hydrobiological study of intertidal and sublittoral zones of southern Vietnam*. Far East Branch of Academy of Sciences of the USSR, Vladivostok, pp. 120-130. (in Russian)
- Levin V. S. and Shenderov E. L. 1975. Methods of quantitative recording of macrobenthos with the help of diving equipment. *Marine Biology, Vladivostok*, 2, 64-74. (in Russian)
- Levin V. S. and Skaletskaja E. I. 1981. Determination of the Japanese sea cucumber ration at underwater plantations. In: *Dynamic models and population ecology*, Far East Science Center of Academy of Sciences of the USSR, Vladivostok, pp. 3-21. (in Russian)
- Levin V. S. and Voronova E. I. 1979. Assimilation of bacterial food by Japanese sea cucumber. Reports of 4th All-Union Colloq. on echinoderms, Tbilisi, pp. 121-123. (in Russian)
- Levinton J. S. 1972. Stability and tropic structure in deposit-feeding and suspension-feeding communities. *Am. Nat.*, 106, 472-486.
- Liao Y. 1983. Distribution table for echinoderms of Xisha Island. *Stud. Mar. Sinica*, 5, 271-277.
- Liao Y. 1980. The aspidochirote holothurians of China with erection of a new genus. In: M. Jangoux (ed.), *Echinoderms: Present and past*, A. A. Balkema, Rotterdam, pp. 115-120.
- Lisitsin A. P. 1986. Biodifferentiation of the ocean substances and the process of sedimentation. Sea and ocean biodifferentiation of the sedimental substance. The Rostov University, Rostov-na-Donu, pp. 3-66. (in Russian)
- Lisitsin A. P. 1974. The ocean sedimentation. *Nauka, Moscow*. 438 pp. (in Russian)
- Lomtadze V. D. 1990. Physical-mechanical properties of soils. *Nedra, Leningrad*. 328 pp. (in Russian)
- Luckenbach M. W. 1986. Sediment stability around animal tubes: The roles of hydrodynamic processes and biotic activity. *Limnol. Oceanogr.*, 31, 779-787.
- MacArthur R. H. 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Harper and Row, New York. 269 pp.
- Maluf L. Y. 1988. Composition and distribution of the Central Eastern Pacific echinoderms. *Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles*. 110 pp.
- Marsh L. M. 1986. Echinoderms. Records of Western Australian Museum. *Suppl.* 25, 63-74.
- Marsh L. M. 1990. Shallow water echinoderms of the Albany region south-western Australia. In: F. E. Wells, D. I. Walker, H. Kirkman & R. Lethbridge (eds), *The marine flora and fauna of Albany, Western Australia, Vol. 2*. Western Australian Museum, Perth, pp. 439-482.
- Marsh L. M. 1994a. Echinoderms of the Houtman Abrolhos Islands, Western Australia and their relationship to the Leeuwin Current. In: B. David, A. Guille, J.-P. Féral & M. Roux (eds), *Echinoderms through time*, A. A. Balkema, Rotterdam, pp. 55-61.
- Marsh L. M. 1994b. Echinoderms of the Cocos (Keeling) Islands. *Atoll Research Bulletin*, 411, 1-12 p.
- Massin C. 1979. The sediment ingested by *Holothuria tubulosa* Gmel. (Holothuroidea: Echinodermata). In: M. Jangoux (ed.), *Echinoderms: Present and past*, Rotterdam: A. A. Balkema, pp. 205-208.
- Massin C. 1982a. Food and feeding mechanisms: Holothuroidea. In: M. Jangoux, J.M. Lawrence (eds), *Echinoderm nutrition*, A. A. Balkema, Rotterdam, pp. 43-55.
- Massin C. 1982b. Effects of feeding on the environment: Holothuroidea. In: M. Jangoux, J. M. Lawrence (eds), *Echinoderm nutrition*, A. A. Balkema, Rotterdam, pp. 493-497.
- Massin C. 1993. The Holothuroidea (Echinodermata) collected during the Turo Mauritania-II expedition 1988. *Zoologische Mededelingen*, 67, 327-429.

- Massin C. and Doumen Ch. 1986. Distribution and feeding of epibenthic holothuroids on the reef flat of Laing Island (Papua New Guinea). *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 31, 185-195.
- Matisoff G. 1982. Mathematical models of bioturbation. In: P. L. McCall, M. J. S. Tevesz (eds), *Animal-sediment relations*, Plenum Press, New York, London, pp. 289-331.
- Mayer A. G. 1917. Efficacy of holothurians in dissolving limestone. *Year Book Carnegie Inst. Wash.*, 15, 186-187.
- McClintock J. B. and Lawrence J. M. 1985. Characteristics of foraging in the soft-bottom benthic *Luidia clatrata* (Echinodermata: Asteroidea): prey selectivity, switching behavior, functional response and movement patterns. *Oecologia*, 66, 291-298.
- McKenzie J. D. 1985. The tentacular ultrastructure of dendrochirote holothurians. In: B. F. Keegan, D. S. O'Connor (eds), *Echinodermata: Proceed. 5th Intern. Echinoderm Conf.* A. A. Balkema, Rotterdam & Boston, pp. 445-450.
- McKenzie J. D. and Picton B. E. 1984. A note on feeding in *Leptopentacta* (=Cucumaria) *elongata*. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 64, 727.
- Meadows P. S. 1986. Biological activity at seabed sediment structure. *Nature*, 323, 207.
- Meadows P. S. and Tait J. 1985. Bioturbation, geotechnics and microbiology at the sediment-water interface in deep-sea sediments. In: P. E. Gibbs (ed.), *Proceed. 19th Europ. Mar. Biol. Sympos.*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 191-199.
- Meadows P. S. and Tufail A. 1986. Bioturbation, microbial activity and sediment properties in an estuarine ecosystem. *Proc. Roy. Soc. Edinb.*, 90b, 129-142.
- Menzie Ch. A., Ryther J., Boyer L. F., Germano J. D. and Rhoads D. S. 1982. Remote methods of mapping seafloor topography, sediment type, bedforms, and benthic biology. *Oceans, Sept.*, 1046-1051.
- Methods of paleogeographic reconstructions (in oil and gas prospecting). 1984. Nedra, Leningrad. 271 pp. (in Russian)
- Miller J. E. and Pawson D. L. 1984. Holothurians (Echinodermata: Holothuroidea). *Mem. Hourglass Cruises*, 7, 1-79.
- Miller J. E. and Pawson D.L. 1990. Swimming sea cucumber (Echinodermata: Holothuroidea): A survey, with analysis of swimming behavior in four bathyal species. *Smithsonian Contribution to Science*, 35, 18 pp.
- Mina M. V. 1986. Microevolution of fishes: Evolutionary aspects of phenetic diversity. Nauka, Moscow. 207 pp. (in Russian)
- Monney N. T. 1974. An analysis of the vane shear test at varying rates of shear. In: A.L. Inderbitzen (ed.), *Deep-sea sediments. Physical and mechanical properties*, Plenum Press, New York & London, pp. 151-167.
- Moore D. G. 1962. Bearing strength and other physical properties of some shallow and deep-sea sediments from the north Pacific. *Bull. Geol. Soc. Am.*, 73, 1163-1166.
- 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. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 33, 255-263.
- Mosher C. 1980. Distribution of *Holothuria arenicola* Semper in the Bahamas with observations on habitat, behavior, and feeding activity (Echinodermata: Holothuroidea). *Bull. Mar. Sci.*, 30, 1-12.
- Muscat A. M. 1982. The population biology and ecology of *Parastichopus parvimensis*, a deposit feeding holothurian. In: J. M. Lawrence (ed.), *Echinoderms. Proceed. Intern. Conf.* A. A. Balkema, Rotterdam, pp. 319.
- Muscat A. M. 1983. Population dynamics and the effect on the infauna of the deposit-feeding holothurian *Parastichopus parvimensis* (Clark). Ph D Dissert., Univ. of South. Calif., Los Angeles. 328 pp.
- Myers A. C. 1977. Sediment processing in a myers subtidal sandy bottom community: I. Physical aspects. *J. Mar. Res.*, 35, 609-632.
- Naidenko V. P. and Levin V. S. 1983. Rearing of a commercial sea cucumber *Cucumaria japonica* in the laboratory. *Marine Biology, Vladivostok.*, 4, 61-65. (in Russian)
- Neiman A. A. 1988. Quantitative distribution and trophic structure of benthos on shelves of the World Ocean. Scientific report. All-Union Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography, Moscow. 101 pp. (in Russian)
- Newell R. 1970. *Biology of intertidal animals*. Logos Press, London. 555 pp.
- Nicholson A. J. 1933. The balance of animal populations. *J. Anim. Ecology*, 2, 131-178.



- Nicholson A. J. and Bailey V. A. 1935. The balance of animal populations. Pt 1. Proc. Zool. Soc. (London), 2, 551-198.
- Nowell A. R. M., Jumars P. A. and Eckman J. E. 1981. Effects of biological activity on the entrainment of marine sediments. Mar. Geol., 42, 133-153.
- O'Connor B., Keegan B. F., Bowmer T. and Costelloe F. 1985. The Irish echinoderm fauna. In: B. F. Keegan, B. D. S. O'Connor (eds), Echinodermata: Proceed. 5th Intern. Echinoderm Conf., A. A. Balkema, Rotterdam & Boston, pp. 164-165.
- Odum E. P. 1971. Fundamentals of ecology (3rd ed.). Sanders, Philadelphia. 574 pp.
- Okusa S., Nakamura T. and Dohi N. 1983. Geotechnical properties of submarine sediments in the Seto Inland Sea. Mar. Geotechnol., 5, 131-152.
- Olafsson E. B. 1986. Density dependence in suspension-feeding and deposit-feeding populations of the bivalve *Macoma balthica*: A field experiment. J. Anim. Ecol., 55, 517-526.
- Ong Che R. G. 1990. Aspects of the feeding biology of *Holothuria leucospilota* Brandt (Echinodermata: Holothuroidea) in Hong Kong. Asian Mar. Biology, 7, 133-146.
- Orton J. H. 1914. On some Plymouth holothurians. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 10, 211-235.
- Ott J. A. 1981. Adaptive strategies at the ecosystem level: examples from two benthic marine systems. P.S.Z.N.I.: Mar. Ecology, 2, 113-158.
- Panning A. 1934. Die Gattung *Holothuria* (2 Teil). Mitt. zool. St. Inst. Hamb., 45, 24-50.
- Panning A. 1949. Versuch einer Neuordnung der Familie Cucumariidae. Zool. Jb., 78, 404-470.
- Parker G. H. 1921. The locomotion of the holothurian *Stichopus panamensis* Clark. J. Exp. Zool., 33, 205-208.
- Parsons T. R., Takahashi M. and Hargrave B. 1977. Biological oceanographic processes. Pergamon Press, Oxford. 432 pp.
- Pawson D. L. 1963. The holothurian fauna of Cook Strait, New Zealand. Pubs. Vict. Univ. Wellington., 36, 1-38.
- Pawson D. L. 1966. Phylogeny and evolution of Holothuroids. In: R.C.Moore (ed.), Treatise on invertebrate paleontology, Pt U. Echinodermata. 3, 2, Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press., New York, pp. U641-646.
- Pawson D. L. 1969. Holothuroidea from Chile. Report N 46 of the Lund University Chile Expedition 1948-1949. Sarsia, 38, 121-146.
- Pawson D. L. 1970. The Marine fauna of New Zealand: sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea). New Zeal. Depart. Sci. and Ind. Res., Bull. N 201, 1-69.
- Pawson D. L. 1976. Shallow-water sea cucumbers (Echinodermata: Holothuroidea) from Carrie Bow Cay, Belize. Proc. Biol. Soc. Wash., 89, 369-382.
- Pawson D. L. 1977. Marine flora and fauna of the Northeastern United States. Echinodermata: Holothuroidea. NOAA Technical Report NMFS, Circular 405, 1-15.
- Pawson D. L. 1978. The echinoderm fauna of Ascension Island, South Atlantic Ocean. Smithsonian. Contrib. Mar. Sci., 2, 1-31.
- Pawson D. L. and Caycedo I. E. 1980. *Holothuria (Thymosycta) thomasi* new species, a large Caribbean Coral Reef inhabiting sea cucumber (Echinodermata: Holothuroidea). Bull. Mar. Sci., 30, 454-459.
- Pesenko Yu. A. 1982. Principles and methods of quantitative analysis in faunistic investigations. Nauka, Moscow. 281 pp. (in Russian)
- Pianka E. R. 1981. Evolutionary ecology. Moscow, Mir. 399 pp. (in Russian)
- Pomeroy L. R. and Wiegert R. G. (eds). 1981. The ecology of a salt marsh. Springer-Verlag, New York, 271 pp.
- Powell E. N. 1977. Particle size selection and sediment reworking in a funnel feeder, *Leptosynapta tenuis* (Holothuroidea, Synaptidae). Int. Rev. Ges. Hydrobiol., 62, 385-408.
- Probert P. K. 1984. Disturbance, sediment stability, and trophic structure of soft-bottom communities. J. Mar. Res., 42, 893-921.
- Propp M. N. 1971. The ecology of littoral bottom communities of the Murman shore of the Barents Sea. Leningrad. 128 pp. (in Russian)
- Pye G. H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. Ann. Rev. Ecol. Syst., 15, 523-575.
- Reddingius J., Schilstra A. J. and Thomas G. 1983. The grid method in estimating the path length of a moving animal. J. Anim. Ecol., 52, 199-208.
- Reineck H.-E. and Singh I. B. 1981. Depositional sedimentary environments (with reference to terrigenous clastics). Nedra, Moscow. 439 pp. (in Russian)

- Renaud-Mornant J., Salvat B. and Bossy C. 1971. Macrofauna and meiofauna from the closed lagoon of a Polynesian atoll: Maturei: Vanao (Tuamotu). *Biotropica*, 3, 36-55.
- Røvsbeck N. P., Madsen B. and Jørgensen B. B. 1986. Oxygen production and consumption in sediment determined at high spatial resolution by computer simulation of oxygen microelectrode data. *Limnol. Oceanogr.*, 31, 293-304.
- Rhoads D. C. 1973. The influence of deposit-feeding benthos on water turbidity and nutrient recycling. *Amer. J. Sci.*, 273, 1-22.
- Rhoads D. C. 1974. Organism-sediment relations on the muddy sea floor. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 12, 263-300.
- Rhoads D. C. and Boyer L. F. 1982. The effects of marine benthos on physical properties of sediments. A successional perspective. In: P. L. McCall, J. S. Tevesz (eds), *Animal-sediment relations*, Plenum Press, New York & London, pp. 3-52.
- Rhoads D. C. and Germano J. D. 1982. Characterization of organism-sediment relations using sediment profile imaging: An efficient method of remote ecological monitoring of the seafloor (Remots TM System). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 8, 115-128.
- Rhoads D. C. and Germano J. D. 1986. Interpreting long-term changes in benthic community structure: a new protocol. *Hydrobiologia*, 142, 291-308.
- Rhoads D. C., McCall P. L. and Yingst J. Y. 1978. Disturbance and production on the estuarine seafloor. *Amer. Sci.*, 66, 577-586.
- Rhoads D. C. and Young D. K. 1970. The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *J. Mar. Res.*, 28, 150-178.
- Rhoads D. C. and Young D. K. 1971. Animal-sediment relations in Cape Cod Bay, Massachusetts. II. Reworking by *Molpadia oolitica* (Holothuroidea). *Mar. Biol.*, 11, 255-261.
- Richardson M. D. 1983. The effects of bioturbation on sediment elastic properties. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 25, 505-513.
- Roberts D. 1979. Deposit-feeding mechanisms and resource partitioning in tropical holothurians. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 37, 43-56.
- Roberts D. 1982. Classification and the holothurian tentacle. In: J. M. Lawrence (ed.), *Echinoderms: Proceed. Intern. Conf. A. A. Balkema, Rotterdam*, pp. 117-121.
- Roberts D. and Bryce C. 1982. Further observations on tentacular feeding mechanisms in holothurians. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 59, 151-163.
- Romanovsky S. I. 1977. *The sedimentological basis of lithology*. Nedra, Leningrad, 408 pp. (in Russian)
- Rowe F. W. E. 1969. A review of the family Holothuriidae (Holothuroidea: Aspidochirota). *Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 18, 119-170.
- Rowe F. W. E. 1984. Six new species of *Asterodiscides* A.M. Clark (Echinodermata, Asteroidea), with a discussion of the origin and distribution of the Asterodiscidae and other «amphi-Pacific» echinoderms. *Bull. Mus. nat. Hist. nat., Paris. 4 sér., T.7., sect. A, N 3*. P. 531-577.
- Rowe F. W. E. and Doty J. E. 1977. *The shallow water holothurians of Guam*. *Micronesica*, 13, 217-250.
- Rowe G. T. 1974. The effects of benthic fauna on the physical properties of deep-sea sediments. In: A. L. Inderbitzen (ed.), *Deep-sea sediments. Physical and mechanical properties*, Plenum Press, New York & London, pp. 381-397.
- Rubinstein A. Ya. 1986. *The biogenic soils*. Nauka, Moscow. 89 pp. (in Russian)
- Ruso A. R. 1979. Dispersion and food differences between two populations of the sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus*. *J. Biogeogr.*, 6, 407-414.
- Sanders H. L. 1958. Benthic studies in Buzzards Bay. 1. Animal-sediment relationships. *Limnol. Oceanogr.*, 3, 245-258.
- Savilov A. I. 1961. Ecologic characteristics of the invertebrates bottom communities in the Okhotsk Sea. *Transact. of Inst. of Oceanography*, 46, 3-84. (in Russian)
- Savilov A. I. 1957. The biologic aspect of bottom fauna of the Northern Okhotsk Sea. *Transact. of Inst. of Oceanography*, 20, 88-170. (in Russian)
- Seibold E. and V. Berger. 1984. *The sea floor. An introduction to marine geology*. Mir, Moscow. 320 pp. (in Russian)
- Self R. F. L. and P. A. Jumars. 1978. New resource axes for deposit feeders? *J. Mar. Res.*, 36, 627-641.
- Shepard F. P. 1976. *Submarine geology*. Leningrad, Nedra. 488 pp. (in Russian)
- Shvarts S. S. 1980. *Ecological regularity of evolution*. Nauka, Moscow. 278 pp. (in Russian)

- Sibuet M. 1984. Les invertébrés détritivores dans l'écosystème abyssal. Sélection de la nourriture et régime alimentaire chez les holothuries. *Oceanis*, 10, 623-639.
- Sieburth J. McN. 1965. Bacteriological samplers for air-water and water-sediment interfaces. *Ocean Sci. and Ocean Engineer. Trans. MTS-ASLO Conf. Wash.*, 2, 1064-1068.
- Sloan N. A. 1979. Microhabitat and resource utilization in cryptic rocky intertidal echinoderms at Aldabra atoll, Seychelles. *Mar. Biol.*, 54, 269-279.
- Sloan N. A. 1980. Aspects of the feeding biology of asteroids. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 18, 57-124.
- Sloan N. A. 1982. Size and structure of echinoderm populations associated with different coexisting coral species at Aldabra Atoll, Seychelles. *Mar. Biol.*, 66, 67-75.
- Sloan N. A. 1985. Echinoderm fisheries of the world: A review. In: B. F. Keegan, B. D. S. O'Connor (eds), *Echinodermata: Proceed. 5th Intern. Echinoderm Conf.*, A. A. Balkema, Rotterdam & Boston, 109-124.
- Sloan N. A., Clark A. M. and Taylor J. D. 1979. The echinoderms of Aldabra and their habitats. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 37, 81-128.
- Sloan N. A. and von Bodungen B. 1980. Distribution and feeding of the sea cucumber *Isostichopus badionotus* in relation to shelter and sediment criteria of the Bermuda Platform. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2, 257-264.
- Smiley S. 1986. Metamorphosis of *Stichopus californicus* (Echinodermata: Holothuroidea) and its phylogenetic implications. *Biol. Bull.*, 171, 611-631.
- Smith A. B. 1988. Fossil evidence for relationships of extant echinoderm classes and their times of divergence. In: C.R.S.Paul, A.B.Smith (eds), *Echinoderm phylogeny and evolutionary biology*, Clarendon Press, Oxford, 69-84.
- Smith S. V. 1978. Coral reef area and the contributions of reefs to processes and resources of the world's oceans. *Nature*, 273, 225-226.
- Smith T. B. 1983. Tentacular ultrastructure and feeding behaviour of *Neopentadactyla mixta* (Holothuroidea: Dendrochirota). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 63, 301-311.
- Sokolova M. N. 1958. Feeding of deep sea bottom invertebrates deposit-feeders. *Transact of Inst. of Oceanography*, 27, 123-153. (in Russian)
- Sokolova M. N. 1977. Adaptation of the deep sea animals to the utilization of the bottom organic matter. *Oceanology*. In: *The ocean biology, 1: The ocean biological structure*, 1, Nauka, Moscow, pp. 53-57. (in Russian)
- Sokolova M. N. 1986a. Feeding and trophic structure of the deep sea macrobenthos. *Nauka, Moscow*, 208 pp. (in Russian)
- Sokolova M. N. 1986b. Zonation of distribution and influence of macrobenthos on the ocean bottom sediments of the abyssal plain. In: *Biodifferentiation of marine and ocean sediments*, The Rostov University, Rostov-na-Donu, pp. 85-94. (in Russian)
- Solodukhin M. A. and Arkhangelsky I. V. 1982. *Handbook on engineering geological and hydrogeological works for technician-geologist*. Nedra, Moscow, 288 pp. (in Russian)
- Sorokin Yu. I. 1977. The communities of coral reefs. In: *The biology of ocean.*, 2, Nauka, Moscow, pp. 133-154. (in Russian)
- Sorokin Yu. I. 1986. The problems of productivity, trophology and energy balance in coral reef ecosystems. *Marine Biology, Vladivostok*, 6, 3-14. (in Russian)
- Steneck R. S. 1982. A limpet-coraline alga association: Adaptations and defences between a selective herbivore and its prey. *Ecology*, 63, 507-522.
- Stenseth N. C. 1981. Optimal food selection: some further considerations with special reference to the grazer-hunter distinction. *Amer. Natur.*, 117, 457-475.
- Swan E. F. 1961. Seasonal evisceration in the sea-cucumbers *Parastichopus tremulus*. *Science*, 133, 1078-1079.
- Syvitski J. P. M., Burrell D. C. and Skei J. M. 1987. *Fjords: Processes and products*. Springer-Verlag, New York, 379 pp.
- Taasen J. P. and Høisaeter T. 1981. The shallow-water soft-bottom benthos in lindspollene, Western Norway. 4. Benthic marine diatoms seasonal density fluctuations. *Sarsia*, 66, 292-316.
- Taghon G. L. 1981. Beyond selection: Optimal ingestion rate as a function of food value. *Amer. Nat.*, 118, 202-214.
- Taghon G. L. 1982. Optimal foraging by deposit-feeding invertebrates: roles of particle size and organic coating. *Oecologia*, 52, 295-304.
- Taghon G. L., Nowell A. R. M. and Jumars P. A. 1984. Transport and breakdown of faecal pellets: biological and sedimentological consequences. *Limnol. Oceanogr.*, 29, 64-72.

- Taghon G. L., Self R. F. L. and Jumars P. A. 1978. Predicting particle selection by deposit feeders: a model and its implications. *Limnol. Oceanogr.*, 23, 752-759.
- Tanaka Y. 1958. Feeding and digestive processes of *Stichopus japonicus*. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 9, 14-28.
- Tarasov G. A., Alekseev V. V., Khasankaev V. B. and Yuksha V. V. 1979. Some aspects of biogenic influence on bottom sediments of the Baltic Sea coastal zone. In: Underwater methods used in sea biological investigations. The Kola Branch of Academy of Sciences of the USSR, Apatity, pp. 50-59. (in Russian)
- Thandar A. S. 1993. Character divergence and cladistic relationships on the southern African genera and subgenera of the family Holothuriidae. In: Proceeding of the eight international conference, Dijon, France, 6-10 September 1993. Poster presentation.
- Thayer Ch. W. 1983. Sediment-mediated biological disturbance and the evolution of marine benthos. In: M. J.S.Tevesz, P.L.McCall (eds), Biotic interactions in recent and fossil benthic communities, Plenum Press, New York, London, 479-625.
- Thomas L. A. and Hermans C. O. 1985. Adhesive interactions between the tube feet of a starfish, *Leptasterias hexactis*, and substrata. *Biol. Bull.*, 169, 675-688.
- Tortonese E. 1965. Echinodermata. Ediz. Calderini, Bologna. 422 pp.
- Tortonese E. 1980. Researches on the coast of Somalia. Littoral Echinodermata. *Monit. Zool. Ital. N.S.*, Suppl. 13, 5, 99-139.
- Tsikhon-Lukanina E. A. 1987. The trophology of aquatic molluscs. Nauka, Moscow. 176 pp. (in Russian)
- Tsikhon-Lukanina E. A. and Soldatova I. N. 1973. The food assimilation of aquatic invertebrates. In: Trophology of aquatic animals. Nauka, Moscow, pp. 108-121. (in Russian)
- Turpaeva E. P. 1948. Feeding of some Barents Sea bottom invertebrates. *Zoologicheskyy Zhurnal*, 27, 503-512. (in Russian)
- Turpaeva E. P. 1954. The types and distributions of sea bottom biocenoses depending on the abiotic factors of habitat. *Transact of Inst. of Oceanography*, 11, 36-55. (in Russian)
- Underwood A. F. 1977. Movements of intertidal gastropods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 26, 191-201.
- Ushakov P. V. 1953. The Okhotsk Sea fauna and its maintenance. Academy of Sciences of the USSR, Moscow, 459 pp. (in Russian)
- Uthicke S. 1994. Ecology of two sediment-feeding holothurians, *Holothuria (Halodeima) atra* and *Stichopus chloronotus*, on reefs near Lizard Island, Australia. *Beche-de-mer Inf. Bull.*, 6, 19-21.
- Velimirov B. 1985. Niche reparation in coexisting sea cucumber species in a kelp bed community. In: B. F. Keegan, B. D. S. O'Connor (eds), Echinodermata: Proceed. 5th Intern. Echinoderm Conf., A. A. Balkema, Rotterdam & Boston, pp. 465-469.
- Vernadsky V. I. 1971. The biosphere. Mysl, Moscow. 376 pp. (in Russian)
- Viktorov A. S. 1986. The landscape drawing. Mysl, Moscow. 179 pp. (in Russian)
- Vinberg G. G. 1983. Biological productivity of basins. *Ecology*, 3, 3-12. (in Russian)
- Vyalov O. S., Gavralishin V. I. and Danysh V. V. 1977. On scents of medusa and ways of their formation. *J. of Paleontology*, 4, 123-124. (in Russian)
- Walker K. R. and Bambach R. K. 1974. Feeding by benthic invertebrates: classification and terminology for paleoecological analysis. *Lethaia*, 7, 67-78.
- Webb J. E. 1969. Biologically significant properties of submerged marine sands. *Proc. Roy. Soc. Lond.*, 174B, 355-402.
- Webb K. L., DuPaul W. D. and D'Elia C.F. 1977. Biomass and nutrient flux measurements on *Holothuria atra* populations on windward reef flats at Enewetak, Marshall Islands. In: Proceed. 3th Intern. Coral Reef Sympos., 1 (Biol.), pp. 409-415.
- Yablonskaya E. A. 1969. Water suspended matter as food of the Caspian Sea benthos. *Transact of All-Union Inst. of Fishery and Oceanography*, 65, 85-147. (in Russian)
- Yamanouchi T. 1927. Some preliminary notes on the behavior of the holothurian *Caudina chilensis*. *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ.*, 4, 85-91.
- Yamanouchi T. 1929. Notes on the holothurian *Caudina chilensis* (J. Müller). *Sci. Rep. Res. Inst.*, Tohoku Univ. (Biology), 4, 73-115.
- Yamanouchi T. 1939. Ecological and physiological studies on the holothurians in the coral reef of Palao Islands. *Stud. Palao Trop. Biol. Sta.*, 25, 603-635.
- Yamanouchi T. 1956. The daily activity rhythms of the holothurians in the coral reef of Palao Islands. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, 5, 45-60.

Yingst J. Y. 1976. The utilization of organic matter in shallow marine sediments by an epibenthic deposit-feeding holothurian. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 23, 55-69.

Yingst J. Y. 1982. Factors influencing rates of sediment ingestion by *Parastichopus parvimensis* (Clark), an epibenthic deposit-feeding holothurian. *Estuar., Coast. a Shelf Sci.*, 14, 119-134.

Yingst J. Y. and Aller R. C. 1982. Biological activity and associated sedimentary structures in HEBBLE-area deposits, western North Atlantic. *Mar. Geol.*, 48, 7-15.

Yonge C. M. 1928. Feeding mechanisms in the invertebrates. *Biol. Rev. and Biol. Proc. Cambridge Philos. Soc.*, 111, 21-76.

Zernov S. A. 1949. General hydrobiology. Academy of Sciences of the USSR, Moscow & Leningrad, 587 pp. (in Russian)

Zvyagintsev A. Yu., Nguen Tac An, Drozdov A. L., Levin V. S. and Kashin I. A. 1988. Specifics of functioning of continental shelf ecosystems in the tropical zone in relation to problems of sea farming. In: The rational use of the natural resources of the ocean. 2nd Pacific Sympos. on marine sciences: Abstrs. Vladivostok, pp. 24-25.

# INDEX OF LATIN NAMES

## A

*Acanthotrapeza* 11, 17  
*acculus* 12  
*Actinocucumis* 12  
*Actinopyga* 10, 12, 16, 17, 25, 49, 51, 55, 68, 74, 76, 106  
*africana* 12, 106, 107  
*Afroccucumis* 12, 106  
*agassizi* 10, 17, 106  
*ananas* 11, 70  
*anax* 11  
**APODIDA** 12, 95  
*Apodida* 10, 13, 15, 16, 19, 20, 21, 23, 24, 25, 84, 87, 98, 109, 111, 112  
*apodida* 102  
*Apostichopus* 11, 13, 16, 22, 26, 27, 30, 40, 43, 44, 45, 47, 48, 54, 57, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 74, 82, 95, 98, 100, 108  
*arenicola* 11, 17, 26, 32, 33, 50, 95, 96  
*argus* 10  
*Aspidochirotida* 10, 12, 15, 16, 17, 21, 23, 24, 25, 27, 29, 30, 34  
*Astichopus* 11, 13, 16  
*atra* 11, 31, 32, 33, 49, 50, 51, 52, 55, 59, 62, 64, 68, 69, 73, 76, 95, 98, 100, 101, 102, 103, 106, 107

## B

*badionotus* 11, 27, 34  
*bivittata* 17  
*Bohadschia* 10, 12, 16, 17

## C

*calcigera* 12  
*californicus* 10, 11, 13, 27, 33  
*cebuenses* 12  
*chilensis* 12  
*Chiridota* 12, 20  
*Chiridotidae* 12, 20, 21  
*chloronotus* 11, 13, 17, 28, 34  
*cinerascens* 11, 21, 22, 23, 30, 31  
*Cladolabes* 12  
*cognatus* 12  
*coluber* 11  
*cubana* 11  
*Cucumaria* 11, 25, 30  
*Cucumariidae* 18, 19, 21  
*Cystipus* 11, 17, 18, 32

## D

*Dactylochirotida* 15, 16, 20, 24

## DENDROCHIROTIDA 11

*Dendrochirotida* 10, 13, 15, 16, 18, 21, 23, 24, 25, 29, 34  
*difficilis* 11, 17, 32  
*discrepans* 11  
*Duasmodactyla* 12, 13

## E

*echinites* 10  
*edulis* 11, 31, 73, 76, 95  
*ehrenbergi* 12  
*Elasi podida* 29  
*elongata* 19, 96  
*Eostichopus* 11, 13, 16, 34  
*erinaceus* 11  
*Euapta* 12, 20, 95, 106  
*Eupentacta* 11, 22, 24, 27, 96, 98, 99, 100, 103, 106

## F

*fabricii* 24  
*flavomaculata* 11, 32  
*floridana* 11, 95  
*forskali* 32, 83  
*fraudatrix* 11, 22, 24, 96, 98, 99, 100, 101, 102, 103, 106, 107  
*fuscocinerea* 11, 18, 32, 50, 68  
*fusus* 96, 105

## G

*gallienae* 27, 94  
*glaberrima* 11  
*glacialis* 11  
*godeffroyi* 12  
*gracilis* 11  
*graeffei* 11, 12, 16, 23, 25, 33, 49, 52, 54, 55, 73, 76, 88, 96  
*grisea* 11, 12  
*gyrifer* 32

## H

*Halodeima* 11, 16, 32  
*Heterothyonidae* 19  
*hilla* 11, 32, 33, 50, 51, 68, 106  
**HOLOTHURIA** 15, 57, 72, 91  
*Holothuria* 10, 11, 12, 13, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 24, 26, 30, 31, 32, 33, 49, 51, 55, 60, 62, 63, 64, 66, 71, 73, 76, 83, 85, 88, 90, 94, 95, 96, 100, 103, 106, 113, 114  
*holothuria* 7, 8, 9, 10, 12, 13, 14, 15, 16, 18, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 37,

38, 40, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58,  
59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 73,  
74, 75, 76, 77, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92,  
93, 94, 95, 96, 97, 98, 100, 102, 103, 104, 105, 106,  
107, 108, 109, 110, 111, 112, 113, 114, 115  
Holoriidae 10, 12, 15, 30, 32, 33, 49, 67, 94, 106,  
108, 109, 112, 114  
Holothurioidea 10, 15, 24, 29  
horrens 11, 17, 65, 70

## I

imitans 32  
impatiens 11, 32, 33, 50, 68  
inhabilis 32  
intercedens 12  
Irenothuria 18  
Isostichopus 11, 13, 16, 27, 34, 65, 95

## J

japonica 11, 25, 30, 96, 98, 100, 101, 102, 103, 107  
japonicus 11, 13, 22, 26, 27, 30, 31, 33, 40, 43, 44, 45,  
47, 48, 49, 54, 56, 57, 59, 61, 62, 63, 64, 65, 67, 69, 70,  
71, 73, 74, 75, 82, 94, 95, 96, 98, 100, 101, 102, 103,  
107, 108, 113

## K

kurilensis 12, 13

## L

Labiodemas 11, 12, 18, 33, 34, 49  
lappa 12, 95, 106  
lecanora 10, 49, 51, 52, 54, 55, 68, 74, 76  
lefevrei 105  
Leptopentacta 19, 20, 96  
Leptosynapta 20, 27, 82, 94, 95, 102, 103  
Lessonothuria 11, 18, 32  
leucospilota 11, 17, 32, 50, 52, 55, 59, 68, 71, 73, 76,  
94, 95, 96, 98, 100, 101, 102, 103, 106, 107  
lindbergi 12, 13, 27, 58, 60, 82, 94, 95, 98, 99, 100,  
101, 102, 103  
Loisettea 19  
longicauda 11

## M

macra 12  
maculata 12  
magnum 12, 21, 24, 26  
marmorata 10  
martensi 11  
mauritiana 10, 49, 106, 107  
Mensamaria 12  
Mertensiothuria 11, 16, 17, 18, 32  
Metriatyla 11, 17  
mexicana 11, 63, 65, 95, 106  
Microthele 11, 16  
miliaris 10  
mixta 27, 94, 96, 105

moebi 11  
mollis 33  
Molpadia 83, 95, 102  
MOLPADIIDA 12, 95  
Molpadiida 10, 15, 16, 20, 21, 24, 25, 29, 84, 94, 98,  
104, 105, 110, 111, 112  
Molpadiidae 108  
multifidus 11, 65

## N

Neopentadactyla 19, 27, 94, 96, 105  
Neostichopus 13  
Neothyonidium 12, 19, 21, 24, 34  
nhatrangensis 12, 13  
nigripunctatus 13  
nobilis 11, 106

## O

obesa 10  
Ocnus 11  
ocnus 105  
Ohshimella 12, 13  
oolitica 83, 95, 102, 103  
Opheodesoma 12, 20

## P

Panningothuria 32  
Paracaudina 12, 58, 82, 83, 95, 98, 99, 100, 103  
paradoxa 10  
Parastichopus 10, 11, 13, 27, 33, 63, 65, 95  
pardalis 11, 32, 50  
parvimensis 13, 27  
Pearsonothuria 11, 13, 16, 23, 33, 49, 52, 55  
Pentacta 12, 19, 34  
Pentacta sp. 12  
Pentamera 12  
pervicax 11, 17, 50  
phantapus 107  
Phyllophoridae 12, 18, 19, 21, 94, 108  
Phyllophorus 12  
Placothuriidae 19  
Platyperona 11, 17, 32  
plebeja 10  
Polycheira 12, 20  
pseudofossor 11  
Psolidae 12, 19, 21, 25, 34, 108  
Psolus 12, 24, 107  
pulla 11  
pyxis 11, 50

## Q

quinquesemita 27, 96

## R

ransonetii 12, 58, 59, 82, 83, 95, 98, 99, 100, 101,  
102, 103  
recta 12

*regalis* 11, 12, 27, 34  
*rigida* 12, 18, 32  
*rufescens* 12  
*rugosum* 11, 49

## S

*scabra* 11, 95  
*Scoliodota* 13  
*Scoliodotella* 12, 13, 20, 27, 58, 60, 82, 94, 95, 98, 99, 100, 103  
*Selenkothuria* 11, 18, 21, 22, 25, 30, 31, 33  
*semperianum* 11, 49  
*Semperiella* 12, 106  
*Semperiella* sp. 12, 106  
*Semperothuria* 11, 18, 21, 22, 25, 30, 31, 32, 33, 88  
*serratidens* 10  
*spectabilis* 12  
*spinifera* 11  
*Stauropora* 11, 18  
*Stichopodidae* 11, 12, 13, 15, 33, 94, 96, 106, 108, 109, 112  
*Stichopus* 10, 11, 13, 16, 17, 27, 34, 52, 55, 63, 65, 73, 76, 106  
*Stolus* 12  
*strigosa* 11, 49, 50, 68  
*surinamensis* 11, 18, 31

*Synallactidae* 109  
*Synapta* 12, 20, 95, 106  
*Synaptidae* 12, 20, 21, 23, 25, 106, 108, 109  
*Synaptula* 12, 20

## T

*tenuis* 27, 82, 94, 95, 102, 103  
*tenuissima* 10, 17, 49  
*Theelothuria* 11, 16, 17  
*Thelenota* 11, 13, 16, 70  
*thomasi* 17, 33, 65  
*Thymicoecia* 11, 17, 18, 32, 33  
*Thyone* 96, 105  
*tremulus* 13, 27, 28, 33, 95  
*typicus* 12

## U

*uschidae* 13

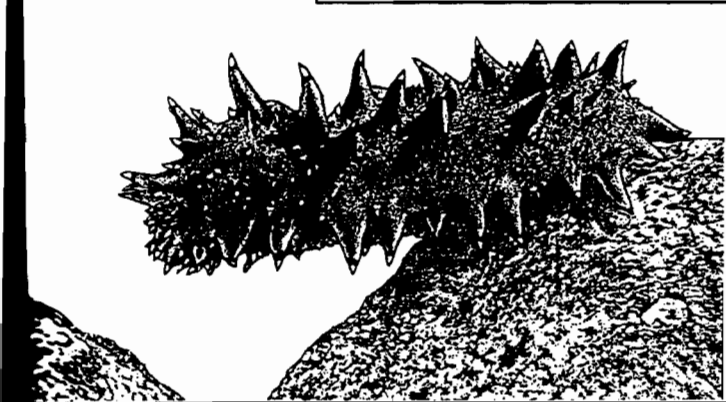
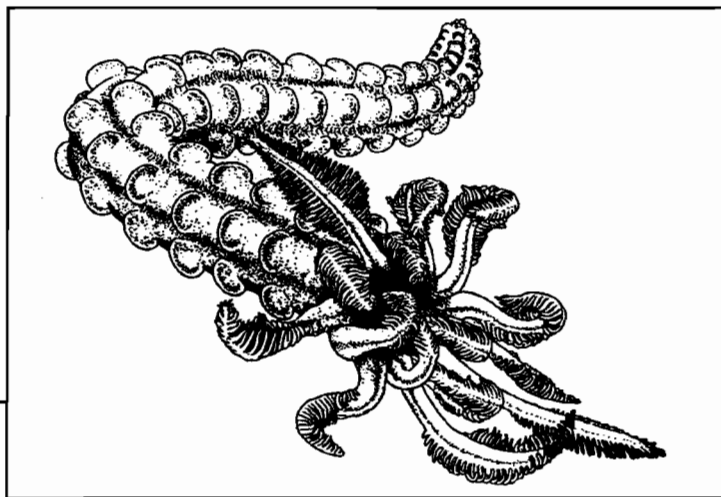
## V

*Vaneyothuria* 18  
*variegatus* 11, 49, 65, 95  
*vegae* 11  
*vitiensis* 10, 17, 49, 95



# ПИТАНИЕ МЕЛКОВОДНЫХ ГОЛОТУРИЙ И ЕГО ВЛИЯНИЕ НА ДОННЫЕ ОСАДКИ

---



Верхний рисунок: *Orheodesoma spectabilis* (художник Жаклин Кемпбелл; с любезного разрешения д-ра Петера В. Фанкбонера, университет Саймона Фрейзера)

Drawn by Jaclynne Campbell; courtesy of Dr. Peter V. Fankboner, Simon Fraser University

Нижний рисунок: Дальневосточный трепанг *Apostichopus japonicus* (рисунок автора по фотографии А. Голубева, Владивосток)

# ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>Предисловие</b> .....	137
<b>Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ</b> .....	138
1.1. Районы и период работ .....	-
1.2. Объекты исследования .....	139
1.3. Основные методы .....	142
<b>Глава 2. ОБЩАЯ ТРОФЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕЛКОВОДНЫХ ГОЛОТУРИЙ</b> .....	143
2.1. Экологическая классификация .....	-
2.2. Строение пищеводобывательных органов .....	150
2.3. Трофэкологические особенности .....	152
2.4. Эволюция трофически значимых морфофункциональных характеристик .....	157
<b>Глава 3. ДОННЫЕ ОСАДКИ КАК ИСТОЧНИК ПИЩЕВОГО МАТЕРИАЛА</b> .....	184
3.1. Структура и состав донных осадков .....	-
3.1.1. Методы исследования .....	-
3.1.2. Состав осадка .....	166
3.2. Состав пищевых частиц .....	171
3.2.1. Методы исследования .....	172
3.2.2. Дальневосточный трепанг .....	-
3.2.3. Тропические Aspidochirotida .....	174
3.3. Гидродинамически значимые особенности пищевых частиц .....	180
<b>Глава 4. ПРОЦЕСС ПИТАНИЯ ГОЛОТУРИЙ-ДЕПОЗИТОФАГОВ</b> .....	182
4.1. Кормодобывательное поведение .....	-
4.1.1. Методы исследования .....	-
4.1.2. Механизм захвата пищевых частиц .....	184
4.1.3. Пищевые перемещения .....	186
4.2. Интенсивность и динамика питания .....	190
4.2.1. Методы исследования .....	-
4.2.2. Зависимость интенсивности питания от параметров движения голотурий и распределения пищи .....	191
4.3. Условия питания и распределение голотурий-депозитофагов .....	192
<b>Глава 5. ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ПИТАНИЯ И ТРОФИЧЕСКАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ МЕЛКОВОДНЫХ ГОЛОТУРИЙ</b> .....	197
5.1. Избирательность питания голотурий-депозитофагов .....	-
5.1.1. Методы оценки избирательности .....	-
5.1.2. Избирательность питания дальневосточного трепанга и тропических голотурий .....	199
5.1.3. Механизм обеспечения избирательности .....	202
5.1.4. Являются ли голотурии «оптимальными потребителями»? .....	211
5.2. Трофическая специализация голотурий .....	213
5.3. Использование голотуриями пищевых объектов: сравнительные аспекты .....	215
<b>Глава 6. БИОДИФФЕРЕНЦИОННАЯ И СРЕДООБРАЗУЮЩАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ МЕЛКОВОДНЫХ ГОЛОТУРИЙ</b> .....	220
6.1. Основные виды воздействия на донные осадки .....	-
6.2. Перемещение пищевого материала .....	221
6.3. Изменение физико-механических характеристик осадка .....	226
6.3.1. Методика экспериментов .....	227
6.3.2. Результаты экспериментов .....	229

---

<b>6.4. Широтно-зональные закономерности средообразующей и биодифференционной деятельности</b> . . . . .	<b>238</b>
<b>6.4.1. Распределение трофических группировок мелководных голотурий</b> . . . . .	<b>—</b>
<b>6.4.2. Широтная зональность характера и интенсивности воздействия на донные осадки</b> . . . . .	<b>241</b>
<b>Выводы</b> . . . . .	<b>245</b>
<b>Литература</b> . . . . .	<b>247</b>
<b>Указатель таксонов голотурий</b> . . . . .	<b>252</b>

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Голотурии распространены по всему Мировому океану; обитая на разных типах грунта от литорали до абиссальных глубин, они занимают во многих сообществах ведущее по численности, биомассе и экологической значимости положение. Специального внимания заслуживают голотурии, населяющие наиболее продуктивную прибрежную зону моря; в этой зоне особенно существенна их средообразующая роль.

Несмотря на довольно большой объем информации, относящейся к питанию некоторых видов голотурий в отдельных регионах, обобщающие исследования трофической роли этой группы в прибрежных экосистемах до сих пор отсутствуют. Несомненно, в значительной степени это объясняется биологическим своеобразием голотурий, часто не позволяющим использовать при их изучении традиционные трофологические методы. Преодоление методических трудностей — обязательное условие качественного сдвига в познании фундаментальных закономерностей питания этой группы животных.

Перед автором настоящей книги стояли задачи разработать систему методических приемов исследования, наиболее полно отвечающих специфике рассматриваемой группы; выяснить основные закономерности использования голотуриями пищевых частиц; описать пространственные характеристики потребления этими животными пищевого материала; выявить наиболее значимые для питания морфоэкологические особенности голотурий; оценить влияние трофической деятельности голотурий на среду обитания.

Я искренне признателен коллегам из Тихоокеанского института биоорганической химии ДВО РАН, Института биологии моря, Зоологического института, Института океанологии, Института биологии южных морей, Института эволюционной морфологии и экологии животных, Тихоокеанского и Всесоюзного научно-исследовательских институтов рыбного хозяйства и океанографии за внимание и помощь в выполнении исследований, ценные консультации, строгую, но всегда доброжелательную критику.

В работе мне помогали водолазы и спортсмены-подводники из многих городов страны. Они же участвовали в выполнении сложных подводных экспериментов, требовавших отличной водолазной подготовки, точности и аккуратности. При этом был получен огромный «фондовый» материал, во многом способствовавший развитию моих научных взглядов. Я благодарен всем, и в первую очередь спортсменам-подводникам из клуба «Скат» г. Томска, которые принимали участие в работе с 1967 г.

Обращаю внимание читателей на то, что рисунки представлены в части, написанной на английском языке.

# Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

## 1.1. РАЙОНЫ И ПЕРИОД РАБОТ

Основной материал был собран автором в 1971–1995 гг., использованы также отдельные результаты более ранних наблюдений (с 1967 г.). Расположение биологических станций показано на рис. 1.1.

Наблюдения и полевые эксперименты над северотихоокеанскими видами голотурий проводили в зал. Петра Великого Японского моря. Лабораторные эксперименты выполняли на Морской экспериментальной станции Тихоокеанского института биоорганической химии (б. Троицы, 1967–1975 гг.), Экспериментальной базе Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии (о. Попова, 1975–1978 гг.) и Морской экспериментальной базе Тихоокеанского океанологического института (б. Витязь, 1978–1986 гг.).

Тропических голотурий изучали во время 6-го рейса НИС «Дм. Менделеев» (1971 г., юго-западная часть Тихого океана), 4-го рейса НИС «Изумруд» (1974 г., Индийский океан), экспедиции ТИБОХ на Кубу (1972–1973 гг.), экспедиций Института биологии моря ДВО АН СССР во Вьетнам (1985 и 1987–1988 гг.).

Были обработаны и коллекционные материалы: сборы экспедиций ИБМ в Японское, Охотское и Берингово моря (1976–1993 гг.) и во Вьетнам (1980–1985 гг.), ТИНРО в Японское море (1970–1974 гг.), ТИБОХ в различные районы Индо-Востпацифики (1978–1987 гг.) и на северные Курилы (1981–1982 гг.), а также коллекции Института океанологии АН Кубы (1962–1972 гг.) и Института морских исследований ИЦНИ СРВ (1980–1985 гг.).

Образцы пяти видов голотурий с Багамских островов и содержимого их кишечников были любезно предоставлены К. Мошер (Элютера, Багамы). Образцы *Stichopus californicus* из зал. Фрайди-Харбор и экстракт тканей этого вида для химического анализа были любезно предоставлены С. Смайли (Калифорнийский университет, Лос-Анджелес, США).

Были также просмотрены все доступные литературные источники, содержащие сведения по экологии и питанию шельфовых голотурий. Некоторые печатные и рукописные материалы, отсутствующие в библиотеках СССР, были любезно предоставлены автору Д. Посоном (Смитсоновский институт, Национальный музей естественной истории, Вашингтон, США), Ф. Роу (Австралийский музей, Сидней, Австралия), К. Конанд (Университет Запад-

Рис. 1.1. Расположение районов работ и сбора материала

Квадратами обозначены места выполнения стационарных подводных наблюдений и экспериментов, темными кружками — собственных наблюдений и сборов, светлыми — сбора коллекционных материалов. На А — С показаны районы наиболее интенсивных работ

вой Бретани, Брест, Франция), М. Моттет (Департамент рыболовства штата Вашингтон, США), Г. Шербонье и Дж. Фера (Национальный музей естественной истории, Париж, Франция), А. Маскэт (Морской научный центр, Авалон, США), Г. Федером (Университет Аляски, Фербенкс, США) и другими зарубежными коллегами.

## 1.2 ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе приведены результаты собственных исследований 90 видов *Holothurioidea* (57 — *Aspidochirotida*, 21 — *Dendrochirotida*, 10 — *Apodida*, 2 — *Molpadiida*) (табл. 1.1). Все определения видовой принадлежности голотурий выполнены автором. В работе использована общепринятая систематика голотурий (Clark, 1922; Heding, 1928; Deichmann, 1930; Panning, 1949; Heding, Panning, 1954; Pawson, 1963; Rowe, 1969; Clark, Rowe, 1971) с некоторыми изменениями и дополнениями, рассмотренными ниже.

Таблица 1.1. Исследованные виды голотурий

Таксон	Район	Характер исследования
<b>Отряд ASPIDOCHIROTIDA</b>		
<b>Семейство Holothuriidae</b>		
<i>Actinopyga agassizi</i> (Selenka)	К, Б	Р, СК
<i>echinites</i> (Jaeger)	ИВП, В	Р, СК, М
<i>lecanora</i> (Jaeger)	ИВП, В	Р, СК, М
<i>mauritiana</i> (Quoy et Gaimard)	ИВП, В	Р, СК, М
<i>miliaris</i> (Quoy et Gaimard)	ИВП	Р, СК, М
<i>obesa</i> (Selenka)	ИВП	Р, СК
<i>plebeja</i> (Selenka)	ИВП	Р, СК, М
<i>serratidens</i> Pearson	ИВП	Р, СК, М
<i>Bohadschia argus</i> Jaeger	ИВП, В	Р, СК, М
<i>marmorata</i> Jaeger	ИВП	Р, СК, М
<i>paradoxa</i> (Selenka)	ИВП	Р, СК, М
<i>tenuissima</i> (Semper)	ИВП	Р, СК, М
<i>vitiensis</i> (Semper)	ИВП	Р, СК, М
<i>Pearsonothuria graeffei</i> (Semper)	ИВП, В	Р, СК, М
<i>Labidodemas rugosum</i> (Ludwig)	ИВП	Р, СК, М
<i>semperianum</i> Selenka	ИВП	Р, СК
<i>Holothuria (acanthotrapeza) coluber</i> Semper	ИВП	Р, СК
<i>pyxis</i> Selenka	ИВП	Р, СК, М
<i>H. (Cystipus) cubana</i> Ludwig	К	Р, СК
<i>pseudofossor</i> Deichmann	К	Р, СК
<i>H. (Halodeima) atra</i> Jaeger	ИВП, В	Р, СК, М, Т, ФМ
<i>edulis</i> Lesson	ИВП, В	Р, СК, М
<i>floridana</i> Pourtales	К	Р, СК
<i>grisea</i> Selenka	К, В	Р, СК
<i>mexicana</i> Ludwig	К, В	Р, СК
<i>pulla</i> Selenka	ИВП	Р, СК
<i>H. (Lessonothuria) pardalis</i> Selenka	ИВП, В	Р, СК, М
<i>H. (Mertensiothuria) fuscocinerea</i> Jaeger	ИВП	Р, СК, М
<i>leucospilota</i> Brandt	ИВП	Р, СК, М
	В	Т, ФМ
<i>pervicax</i> Selenka	ИВП, В	Р, СК, М
<i>H. (Metriatyla) martensi</i> Semper	ИВП, В	Р, СК

Продолжение табл. 1.1

Таксон	Район	Характер исследования
<i>scabra</i> Jaeger	ИВП, В	Р, СК, М
<i>H. (Microthele) nobilis</i> (Selenka)	ИВП, В	Р, СК, М
<i>H. (Platyperona) difficilis</i> Semper	ИВП	Р, СК, М
<i>H. (Selenkothurla) erinaceus</i> Semper	ИВП	Р, СК, М
<i>glaberrima</i> Selenka	К	Р, СК
<i>moebii</i> Ludwig	ИВП, В	Р, СК
<i>H. (Semperothurla) cinerascens</i> (Brandt)	ИВП, В	Р, СК, М
<i>flavomaculata</i> Semper	ИВП	Р, СК, М
<i>surinamensis</i> Ludwig	К	Р, СК
<i>H. (Stauropora) discrepans</i> Semper	ИВП	Р, СК
<i>H. (Theelothurla) spinifera</i> Théel	ИВП, В	Р, СК
<i>H. (Thymiosycta) arenicola</i> Semper	ИВП, В, С, Б	Р, СК
<i>gracilis</i> Semper	ИВП, В	Р, СК
<i>hilla</i> Lesson	ИВП, В	Р, СК, М
<i>impatiens</i> (Forskål)	ИВП, В, С	Р, СК, М
<i>strigosa</i> Selenka	ИВП	Р, СК
<b>Семейство Stichopodidae</b>		
<i>Apostichopus japonicus</i> (Selenka)	ДВ	Р, М, СК, М, Т, Э, ФМ
<i>Astichopus multifidus</i> (Sluiter)	К	Р, СК
<i>Eostichopus regalis</i> (Cuvier)	К	СК
<i>Isostichopus badionotus</i> (Selenka)	К, Б	Р, СК
<i>Parastichopus californicus</i> (Stimpson)*	СПА	СК, М
<i>Stichopus chloronotus</i> Brandt	ИВП, В	Р, СК, М
<i>horrens</i> Selenka	ИВП, В	Р, СК, М
<i>variegatus</i> Semper	ИВП, В	Р, СК, М
<i>Thelenota ananas</i> (Jaeger)	ИВП, В	Р, СК, М
<i>anax</i> H. L. Clark	ИВП	Р, СК

## Отряд DENDROCHIROTIDA

## Семейство Cucumariidae

<i>Allothyone longicauda</i> (Oestergren)	ДВ	СК
<i>Cucumaria japonica</i> Semper	ДВ	Р, СК, PM
<i>Cucumaria(?) vegae</i> Théel	ДВ	Р, СК
<i>Eupentacta fraudatrix</i> (Djakonov et Baranova)	ДВ	Р, СК, М, PM
<i>Ocnus glacialis</i> (Ljungman)	ДВ	СК
<i>surinamensis</i> (Semper)	К	СК
<i>Pentacta</i> sp.	ИВП	СК
<i>Pentamera calcigera</i> (Stimpson)	ДВ	Д, СК
<i>Stolus cognatus</i> (Lampert)	К	Р, СК

## Семейство Phylloporidae

<i>Actinocucumis typicus</i> Ludwig	В	СК
<i>Afrocucumis africana</i> (Semper)	ИВП, В	Р, СК
<i>Cladolabes aciculus</i> (Semper)	ИВП, В	Р, СК
<i>Duasmodactyla kurlensis</i> Levin *	ДВ	СК
<i>Mensamaria intercedens</i> (Lampert)	В	СК
<i>Neothyontidium magnum</i> (Ludwig)	В	Р, М, СК
<i>Ohshimella ehrenbergi</i> (Selenka)	ИВП	Р, СК
<i>nhatrangensis</i> Levin et Dao Tan Ho *	В	СК
<i>Phylloporus cebuensis</i> (Semper)	В	СК

## Семейство Psolidae

<i>Psolus regalis</i> Verrill	ДВ	СК
<i>Psolus</i> sp.*	ДВ	СК
<i>Semperiella</i> sp.	В	Р, СК



Продолжение табл. 1.1

Таксон	Район	Характер исследования
<b>Отряд APODIDA</b>		
<b>Семейство Synaptidae</b>		
<i>Euapta godeffroyi</i> (Semper)	ИВП, В	Р, СК
<i>lappa</i> (J. Müller)	С	Р, СК
<i>Orpheodesoma spectabilis</i> Fisher	ИВП, В	Р, СК
<i>grisea</i> (Semper)	ИВП, В	Р, СК
<i>Synapta maculata</i> (Chamisso et Eysenhardt)	ИВП	Р, СК
<i>Synaptula macra</i> (H.L. Clark)	ИВП, В	Р, СК
<i>recta</i> (Semper)	В	Р, СК
<b>Семейство Chiridotidae</b>		
<i>Chiridota rigida</i> Semper	В	Р, СК
<i>Polycheira rufescens</i> (Brandt)	В	Р, СК
<i>Scollidotella lindbergi</i> (Djakonov)	ДВ	Р, СК, И, Э, ФМ
<b>Отряд MOLPADIIDА</b>		
<i>Paracaudina chilensis</i> (J. Müller)	В	СК
<i>ransonetii</i> (Marenzeller)	ДВ	СК, Э, ФМ

Примечание. ДВ — дальневосточные моря России, В — Вьетнам, ИВП — Индо-Вестпацифика (исключая Вьетнам), США — западное побережье США, К — Куба, Б — Багамские острова, Р — изучение распределения, наблюдения за поведением в естественных условиях; М — изучение морфологических структур (помимо информации, необходимой для таксономических целей); СК — анализ содержимого кишечника; И — изучение интенсивности питания; Т — анализ траекторий кормовых перемещений; Э — экспериментальные исследования питания; ФМ — исследования влияния жизнедеятельности на физико-механические свойства донных осадков.

\* Использованы только коллекционные материалы.

**Отряд ASPIDOCHIROTIDA.** В настоящее время принято деление сублиторальных представителей *Aspidochirotida* на два семейства: *Holothuriidae* и *Stichopodidae*. В пределах первого чаще всего выделяют роды *Actinopyga* Bronn, 1860; *Bohadschia* Jaeger, 1833; *Labiodemas* Selenka, 1867 и *Holothuria* L., 1867. Проведенное нами (Левин и др., 1984) исследование очень обычной для Индо-Вестпацифики голотурии *Bohadschia graeffei* показало необходимость пересмотра таксономического статуса этого вида и выделения его в отдельный род *Pearsonothuria*. Описание вновь установленного рода и переописание *P. graeffei* приведены в работе: Левин и др., 1984; см. также: Cherbonnier, 1989.

В сем. *Stichopodidae* к настоящему времени выделено восемь родов: *Stichopus* Brandt, 1835; *Thelenota* Brandt, 1835; *Astichopus* Clark, 1922; *Parastichopus* Clark, 1922; *Neostichopus* Deichmann, 1948; *Eostichopus* Deichmann, 1958; *Isostichopus* Deichmann, 1958; *Apostichopus* Liao, 1980.

К числу неясных вопросов в систематике семейства относится установление таксономического статуса наиболее массового и коммерчески важного вида — дальневосточного трепанга *Stichopus japonicus*. Ляо Ю-линь (Liao, 1980) выделил этот вид во вновь установленный им род *Apostichopus*. К сожалению, при этом китайский исследователь выполнил сравнение *S. japonicus* только с типовым видом *S. chloronotus*, не рассмотрев статуса других «сомнительных» представителей семейства, в первую очередь — *P. californicus* и *P. parvimensis*, обитающих у тихоокеанского побережья

США. Э. Дейхманн (Deichmann, 1937) отнесла указанные виды к роду *Parastichopus*, установленному Х. Кларком в 1922 г. для *S. tremulus* (северная Атлантика) и *S. nigripunctatus* (Япония).

Установленное нами (Левин и др., 1985, 1986; Калинин и др., 1994) значительное морфологическое и химическое сходство *S. japonicus* и *S. californicus* и существенное отличие их от типового вида подтверждают необходимость выделения этих видов из рода *Stichopus*. Поэтому, несмотря на отмеченные выше погрешности, допущенные Ляо при установлении рода *Apostichopus*, я считаю правильным рассматривать *Stichopus japonicus* (и, возможно, *S. californicus*) в составе рода *Apostichopus*.

**Отряд DENDROCHIROTIDA.** В пределах этого отряда описаны новые виды: *Duasmodyctyla kurilensis* (Левин, 1984) и *Ohshimella nhatrangensis* (Левин, Дао Тан Хо, 1988).

**Отряд APODIDA.** Внесены изменения в таксономический статус одного вида. Было показано (Левин, 1982б), что *Scoliodotella lindbergi* Djakonov, 1958 и *Scoliodotella uschidae* Oguro, 1961 — один и тот же вид. Я присоединяюсь к мнению Х. Огуро, что отличия в расположении спикул и форма палочек щупалец имеют существенное значение и описанный Дьяконовым вид следует отнести к роду *Scoliodotella* Oguro.

### 1.3. ОСНОВНЫЕ МЕТОДЫ

Качественное выполнение экологического исследования возможно только *in situ* при непосредственном контакте исследователя с изучаемым объектом, поэтому большинство полевых наблюдений и экспериментов выполнены автором с использованием легководолазного снаряжения. Погружения проводили преимущественно до глубины 40 м, в отдельных случаях (на Кубе и в зал. Петра Великого) — до 70 м. С 1967 г. по 1972 г. погружения в зал. Петра Великого выполняли круглогодично; в дальнейшем водолазные работы проводили преимущественно с мая по сентябрь, а зимние спуски выполняли эпизодически. В 1968–1972 гг. помимо водолазных погружений использовалась изготовленная по моему проекту стационарная подводная наблюдательная камера, установленная на глубине 5 м в б. Троицы (Lebedew, 1969).

Распределение голотурий изучали преимущественно по результатам качественных сборов. В отдельных случаях проводили количественный учет методами свободных галсов, по величине сбора на единицу усилия и с использованием многосекционной рамки (Левин, 1970; Левин, Шендеров, 1975).

Анализ распределения тропических голотурий выполняли по результатам количественного учета, проведенного в 1971–1974 гг. (Левин, 1979а), а также данных Э. Дейхманн (Deichmann, 1958, 1963). Было принято подразделение Индо-Востпацифики на 16 районов, приведенное в монографии А. Кларк и Ф. Роу (Clark, Rowe, 1971). Данные о распространении двух видов были дополнены в соответствии с собственными наблюдениями (Левин, 1979а).

Специальные методы анализа состава пищевых частиц, пищевого поведения голотурий, изменения ими свойств поверхностного осадка и другие данные приведены в соответствующих разделах книги.

## Глава 2. ОБЩАЯ ТРОФОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕЛКОВОДНЫХ ГОЛОТУРИЙ

В прибрежной зоне шельфа обитают представители пяти отрядов Holothurioidea: Aspidochirotida (семейства Holothuriidae и Stichopodidae), Dendrochirotida, Apodida, Molpadiida и Dactylochirotida (сведения об экологии представителей последней группы практически отсутствуют). Общее число видов мелководных голотурий определить трудно, по-видимому, оно приближается к 400, из которых около 300 видов обитают в тропиках (Féral, Charbonnier, 1986).

Питанию мелководных голотурий посвящена обширная литература (см. обзоры: Hyman, 1955; Anderson, 1966; Massin, 1982a, b; Lawrence, 1987), тем не менее некоторые важные аспекты этой проблемы исследованы недостаточно. Ниже рассмотрены экологические и морфологические особенности голотурий, наиболее значимые для понимания функциональной роли этих животных в прибрежных донных сообществах.

### 2.1. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ

Объектом экологической классификации является категория «жизненная форма». Основные проблемы, связанные с выделением жизненных форм в типе Echinodermata, рассмотрены А. В. Гебруком (1992). Указанный автор определяет жизненную форму как тип организмов, объединяемых схожей формой проявления экологических отношений, выражающейся в сходстве образа жизни и способа питания.

Отдельные таксоны животных существенно различаются размахом варьирования морфологических и экологических характеристик и, соответственно, спектром жизненных форм. Наряду с «благодарными» группами, такими, например, как головоногие моллюски, демонстрирующие богатейший набор морфологических, физиологических и поведенческих адаптаций к условиям среды, существуют и группы — к ним относится и рассматриваемая, — в которых варьирование таких характеристик выражено значительно слабее. Естественно поэтому, что «разрешающая способность» экологических классификаций разных таксономических групп не может быть одинаковой: во втором случае во внимание приходится принимать более мелкие, детальные характеристики, чем в первом.

Построение иерархической экологической классификации (они получили наибольшее распространение благодаря наглядности) сталкивается с объективными трудностями. При выделении жизненных форм классифицирование осуществляется по нескольким, обычно не менее чем трем, основаниям деления, и построить систему, одинаково хорошо «работающую» на всех уровнях, невозможно в принципе: неизбежно за основу берется классификационный признак какого-то одного уровня, а остальные «подтягиваются» к нему. Поэтому все известные иерархические экологические классификации, в том числе и наиболее продуманные (см. например, Несис,

1985), уязвимы с позиции соблюдения формальных правил классифицирования. Однако с этим приходится мириться ради удобства пользования.

Ю. И. Чернов (1975) обратил внимание на то, что экологическая классификация принципиально отличается от таксономической, поскольку у второй имеется единый критерий на всех ступенях таксономии — филогенез, тогда как конвергентное сходство, лежащее в основе представлений о жизненных формах, независимо и несопоставимо по разным признакам. Поэтому ранг (уровень) таксонов, установленный по разным экологическим признакам, может значительно различаться. Тем не менее в большинстве экологических классификаций, в том числе и в приведенной ниже, за объект деления принимается таксон (группа таксонов), но этот вариант только «лучший из худших».

В предлагаемой классификации в качестве основного критерия выбрано строение щупалец, определяющее принципиальные особенности питания анализируемых групп, в свою очередь тесно связанные с основными морфологическими характеристиками животных. Следующим по важности критерием определен образ жизни, в первую очередь характер использования укрытий.

Принимали также во внимание особенности внешней морфологии голотурий, форму скелетных элементов, данные об условиях обитания, суточной активности, гранулометрический и вещественный состав содержимого кишечника, распределение.

Степень морфологической и экологической вариабельности в пределах отдельных отрядов голотурий резко различается: так, *Molpadiida* — группа, несравненно более однородная, чем *Aspidochirotida*, *Dendrochirotida* и *Apodida*. Различается и степень изученности таксонов; довольно полно исследованы морфоэкологические особенности *Aspidochirotida* (Левин, 1981, 1987б, в), тогда как экологическая информация о *Dactylochirotida* практически отсутствует. Это явилось причиной того, что таксономический ранг классифицируемых объектов варьируется от вида до отряда.

Здесь использована следующая классификация жизненных форм мелководных голотурий.

## А. Голотурии со щитовидными щупальцами

### Отряд *Aspidochirotida*

Размер от среднего до очень крупного (длина 10 см — 2 м). Тело крепкое или вытянутое, в сечении круглое или с хорошо выраженной ползательной подошвой. Амбулакральные ножки чаще располагаются по радиусам. Обитают на поверхности грунта или используют укрытия разного типа. Питаются пропуская через кишечник частицы грунта или, реже, собирая взвешенные в придонном слое воды органические частицы.

#### А1. Щупальца типичного строения

Размер и форма тела значительно варьируются. Спикулы кожи — башенки, пряжки, псевдопряжки, розетки, С- и S-образные тела. Обитают от литорали (преимущественно на защищенных от прямого волнового воздействия участках) до глубины 50–100 м. Питаются на поверхности и в толще грунта. Пищевые частицы представлены преимущественно коралловым и минеральным песком, а также скелетными остатками различных животных и известковых водорослей.

#### А1.1. Ведущие открытый образ жизни

Размер от среднего до очень крупного (длина до 80 см, ширина до 16 см). Тело цилиндрическое или с хорошо выраженной брюшной подошвой. Обита-

ют на поверхности субстрата, не прячутся, как правило, под глыбы и обломки, не закапываются. Питаются на поверхности грунта.

**A1.1.1. Обитающие на поверхности неорганических и биогенных субстратов**  
Роды: *Apostichopus*; *Astichopus*; *Eostichopus*; *Isostichopus*; *Stichopus* (большинство видов); *Thelenota*; *Actinopyga* (большинство видов); *Bohadschia* (часть видов); подроды рода *Holothuria*: *Halodeima* (большинство видов), *Holothuria* (большинство видов), *Mertensiothuria* (большинство видов), *Microthele*, *Theelothuria* (часть видов)

Размер средний, крупный или очень крупный. Амбулакральные ножки разбросаны по брюшной поверхности, реже распределены рядами. Щупальца небольшие или средних размеров. Заглатывают частицы осадка различных размеров. Обитают на различных мягких и твердых грунтах. Некоторые виды, например *A. mauritiana*, более тесно связаны с живыми колониями кораллов. Отдельные виды могут эпизодически использовать укрытия: закапываться (*B. argus*), использовать неровности твердого субстрата (*H. edulis*), сохранять на поверхности тела частицы грунта, не образующие, однако, сплошного слоя (*A. echinites*).

**A1.1.2. Факультативно обитающие на поверхности живых кораллов и губок**  
*Pearsonothuria graeffei*

Размер средний (длина до 30 см). Тело сильно вытянутое. Брюшные ножки расположены тремя правильными рядами. Щупальца очень крупные. Заглатывают очень мелкие пищевые частицы. Предпочитают биотопы с интенсивным развитием живых кораллов, часто и в больших количествах встречаются на поверхности живых колоний кораллов.

**A1.2. Частично или целиком укрывающиеся**

Размер чаще мелкий и средний (длина 10–20 см), реже крупный (60 см), у одного вида — очень крупный (до 2 м). Тело обычно круглое в сечении, реже уплощенное или с ползательной подошвой. Постоянно или периодически используют укрытия разного типа.

**A1.2.1. С находящейся в укрытии частью тела**

Тело сильно вытянутое, круглое в сечении. Прячут часть тела под коралловые глыбы, колониальных животных или в расщелины субстрата. Ведут малоподвижный образ жизни.

**A1.2.1.1. Прячущиеся под камни, глыбы, животных**

Подрод рода *Holothuria*: *acanthotrapeza*, *H. (Mertensiothuria) leucospilota*

У *H. (acanthotrapeza)* щупальца крупные, у *H. leucospilota* средних размеров (длина 10–60 см). Чаще прячут заднюю часть тела под коралловые обломки и глыбы, крупных губок и др., но могут обитать и на открытых участках. *H. (acanthotrapeza)* используют преимущественно мелкие пищевые частицы; *H. leucospilota* имеет очень широкий пищевой гранулометрический спектр и из всех исследованных видов *Aspidochirotida* способен использовать самые, по-видимому, крупные частицы.

**A1.2.1.2. Прячущиеся в расщелины**

*Holothuria (Thymiosycia) thomasi*

Размер очень крупный (до 2 м), тесно связан с расщелинами в коралловых рифах. В них этот вид прочно закрепляется и использует для сбора пищи свободную переднюю часть тела.

#### A1.2.2. Укрывающиеся целиком

Тело чаще вытянутое, круглое в сечении, реже уплощенное или с ползательной подошвой. Степень подвижности значительно различается. Постоянно или периодически используют укрытия разного типа: прячутся под обломки, закапываются, покрывают тело слоем песка.

##### A1.2.2.1. Периодически закапывающиеся или прячущиеся под обломки

Отдельные виды находятся в укрытиях преимущественно в ночное или дневное время. Конкретные сроки пребывания в укрытиях могут несколько различаться в разных районах.

###### A1.2.2.1.1. Закапывающиеся в рыхлый грунт

*Bohadschia bivittata*, *B. tenuissima*, *B. vitiensis*; подрод рода *Holothuria*: *Metriatyla*

Размер крупный (длина до 50 см). Тело крепкое, в сечении более или менее круглое, реже с уплощенной брюшной стороной. Закапывание осуществляется в горизонтальном положении изменением профиля поперечного сечения тела — животное как бы тонет в песке. Питаются преимущественно на поверхности грунта, а также частицами из поверхностного слоя толщиной в несколько сантиметров в начальный период закапывания и перед появлением на поверхность. На покровах тела некоторое время могут сохраняться частицы грунта.

###### A1.2.2.1.2. Прячущиеся под обломки кораллов, глыбы и др.

*Actinopyga agassizi*; подроды рода *Holothuria*: *Platyperona*, *Holothuria* (часть видов); *Stichopus horrens*; *S. chloronotus*

Размер мелкий или средний (длина 5–45 см). Тело с хорошо выраженной уплощенной подошвой. Активны в ночное (*A. agassizi*, *H. difficilis*, *S. horrens*) или дневное (*S. chloronotus*) время.

###### A1.2.2.2. Укрывающиеся постоянно

Размер мелкий и средний (длина 10–30 см). Тело обычно вытянутое, в сечении круглое, реже уплощенное.

###### A1.2.2.2.1. Закапывающиеся в рыхлый грунт

Подроды рода *Holothuria*: *Cystipus* (большинство видов), *Theolothuria* (часть видов); *H. (Thymiosycia) arenicola*; *H. (Mertensiothuria) pervicax*

Рюкот норы разнообразной формы в верхнем слое грунта, обычно под камнями и коралловыми глыбами, реже в свободном грунте. Закапывание осуществляется за счет раздвигания песка передним концом тела.

###### A1.2.2.2.2. Прячущиеся под камни, обломки, живые организмы

Род *Labidodemas*; подроды рода *Holothuria*: *Thymiosycia* (большинство видов), *Lessonothuria*, *Irenothuria*, *Stauropora*, *Vaneyothuria*; *H. (Cystipus) rigida*; *H. (Mertensiothuria) fuscocinerea*

Обитают в полости под камнями, коралловыми глыбами, живыми массивными колониями кораллов, крупными губками, а также в самом верхнем слое рыхлого осадка под указанными субстратами.

## A2. Имеющие щупальца древовидно-разветвленные (псевдодревовидные)

Размер средний или крупный (длина 15–60 см). Тело чаще вытянутое, в сечении круглое. Спикулы кожи тела — уплощенные шиповатые палочки и палочки в комбинации с башенками. Обитают преимущественно вблизи уреза воды на подверженных сильному волновому воздействию участках. Питаются собирая осажденные и взвешенные частицы. В составе пищевых частиц имеется значительная доля терригенного материала, фрагментов морских и наземных растений.

### A2.1. Обитающие на твердых грунтах

#### Подрод рода *Holothuria*: *Selenkothuria*

Размер средний (до 20 см). Спикулы — уплощенные палочки, иногда в комбинации с очень сильно редуцированными башенками. Типичное местообитание — кораллитовые стенки и глыбы на прибойных участках литорали. Плотно закрепляются в расщелинах и углублениях субстрата. Способны переносить обсыхание при отливе.

### A2.2. Обитающие на смешанных и мягких грунтах

#### Подрод рода *Holothuria*: *Semperothuria*

Спикулы — уплощенные палочки и башенки, диск которых обычно редуцирован. Обитают под коралловыми обломками и глыбами, а также в осадке под колониями и в самих колониях живых кораллов (*H. surinamensis*). Могут закапываться в песок, оставляя над поверхностью грунта передний конец тела с расправленными щупальцами.

## B. Голотурии с древовидными щупальцами

### Отряд *Dendrochirotida*

Размер от мелкого до среднего (длина 2–20 см), редко крупный (до 50 см). Форма тела сильно варьируется. Обитают на поверхности и в толще грунта. Малоподвижные или седентарные животные. Питаются в подавляющем большинстве случаев органическими частицами, взвешенными в придонном слое воды.

### B1. Ведущие открытый образ жизни

Тело крепкое, реже несколько вытянутое, в сечении округлое или с хорошо развитой брюшной подошвой. Поверхность тела голая или сверху и с боков покрыта черепицеобразными известковыми чешуйками. Ведут почти неподвижный образ жизни. Свободно лежат на поверхности грунта или прикрепляются к камням, створкам мертвых или, реже, живых моллюсков.

#### B1.1. Тело округлое, брюшная подошва не развита

Семейства: *Cucumariidae* (часть видов), *Phyllophoridae* (часть видов)

#### B1.2. Тело с хорошо развитой брюшной подошвой

##### B1.2.1. Тело покрыто чешуйками

Семейство *Psolidae*

Размер средний (длина до 20 см). Тело широкое, в плане округлое, уплощенное или выпуклое, реже вытянутое, цилиндрическое. Ротовое и анальное отверстия располагаются на спинной стороне. Чешуи обычно крупные, хорошо заметные, реже мелкие. Подошва затянута мягкой кожей. Амбулакральные ножки располагаются на подошве тремя рядами, иногда средний ряд не выпячен.

### Б1.2.2. Тело без чешуек

Роды: *Pentacta*, *Loisettea*

Размер мелкий и средний (длина 5–10 см). Внешне животные напоминают стихоподид. Тело в сечении четырехугольное, несет крупные конусовидные выросты. Ротовое и анальное отверстия располагаются почти терминально. Кожа тела плотно набита спикулами, отчего покровы на ощупь плотные и шероховатые.

### Б2. Ведущие укрывающийся образ жизни

Размер мелкий и средний (длина 2–20 см). Тело более или менее вытянутое, почти прямое или в различной степени изогнутое. Задний конец округлый или вытянут в заостренный хвостик. Используют укрытия разного типа.

#### Б.2.1. Прячущиеся под камни, обломки кораллов, животных

Семейства: *Cucumariidae* (часть видов), *Phyllophoridae* (часть видов)

Размер мелкий или средний (длина 2–20 см). Тело прямое или слегка изогнутое. Амбулакральные ножки распределены по радиусам или разбросаны по всему телу.

#### Б2.2. Закапывающиеся в рыхлый грунт

##### Б2.2.1. Живущие в U-образных норах

###### Б.2.2.1.1. Тело слегка загнутое на спинную сторону

Семейства: *Cucumariidae* (часть видов), *Phyllophoridae* (часть видов)

Размер мелкий и средний (длина 10–20 см). Тело вытянутое, задний конец округлый или вытянут в хвостик. Обитают в самом поверхностном слое грунта.

###### Б2.2.1.2. Тело почти U-образное

Семейства: *Heterothyonidae*, *Placothuriidae*; роды *Neothyonidium*, *Neopentadactyla*

Размер от мелкого до крупного (длина 5–40 см). Передняя часть тела может очень сильно отличаться от остального тела окраской и расположением амбулакральных ножек. Животные располагаются в более глубоких слоях грунта. Из норы высовываются или только щупальца, или вся передняя часть тела.

##### Б2.2.2. Живущие в норах под углом к поверхности

*Leptopentacta elongata*

Животное располагается в норе передним концом вниз, собирая щупальцами органические частицы из толщи осадка. Информация о том, является ли такой тип питания облигатным для данного вида или же связан с какими-то локальными условиями, отсутствует.

### В. Голотурии с перистыми щупальцами

Отряд *Apodida* (частично)

Размер от мелкого до очень крупного (длина 5 см — 2,5 м). Тело сильно вытянутое, цилиндрическое или червеобразное, на заднем конце округлое. Амбулакральные ножки отсутствуют. Обитают на поверхности твердых субстратов, на колониях живых организмов или используют убежища разного типа. Питаются органическими частицами, собираемыми с поверхности субстрата или из толщи грунта.



**В1. Ведущие преимущественно открытый образ жизни****В 1.1. Обитающие на поверхности неорганических и биогенных субстратов**Роды: *Synapta*, *Euapta*, *Opheodesoma* (часть видов)

Размер от среднего до очень крупного (длина 5 см — 2,5 м).

**В1.2. Обитающие преимущественно на губках и макрофитах**Род *Synaptula* (часть видов)

Размер мелкий (длина до 10 см).

**В 2. Ведущие укрывающийся образ жизни**

Размер от мелкого до среднего (обычно длина до 10 см).

**В2.1. Укрывающиеся под камнями, обломками кораллов**Семейство *Synaptidae* (часть видов)**В2.2. Строящие U-образные норы**Род *Leptopentacta***Г. Голотурии с пальчатыми и пальцевидными щупальцами**Отряды: *Apodida* (частично), *Molpadiida*, *Dactylochirotida*

Размер очень мелкий и средний (длина 1–15 см). Форма тела сильно варьирует. Амбулакральные ножки (кроме *Dactylochirotida*) отсутствуют. Ведут только укрывающийся образ жизни. Питаются органическими частями из поверхностного слоя или толщи грунта.

**Г1. Укрывающиеся под камнями, глыбами, обломками кораллов.**Семейство *Chiridotidae* (часть видов)

Размер мелкий (длина до 10 см). Тело сильно вытянутое, цилиндрическое или червеобразное. Питаются из самого верхнего слоя грунта.

**Г2. Закапывающиеся в рыхлый грунт****Г2.1. Роющие горизонтальные норы**Роды: *Chiridota* (часть видов), *Polycheira* (часть видов), *Scoliodotella*

Размер мелкий (длина до 10 см). Тело сильно вытянутое, цилиндрическое или червеобразное. Норы обычно не связаны с поверхностью, питание и дефекация происходят в толще грунта.

**Г2.2. Располагающиеся в грунте под большим углом к поверхности или вертикально****Г2.2.1. С ротовым отверстием, располагающимся в толще грунта**Отряд *Molpadiida*

Размер мелкий и средний (длина 5–15 см). Тело веретенообразное или округлое, задний конец вытянут в длинный заостренный хвостик. Питаются пропуская через кишечник частицы грунта из глубоких слоев.

**Г2.2.2. С ротовым отверстием, располагающимся над поверхностью грунта**Отряд *Dactylochirotida*

Размер мелкий (длина до 10 см). Тело колбообразное. Ротовое и анальное отверстия сильно сближены. Обитают в толще грунта, выставив на поверхность щупальца. О способе питания почти ничего не известно.

## 2.2. СТРОЕНИЕ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНЫХ ОРГАНОВ

Захват голотуриями пищевых частиц осуществляется согласованными действиями системы структур, объединенных в аквафарингиальный комплекс. Его основным функциональным элементом являются околоротовые щупальца, другие структуры — известковое глоточное кольцо, радиальный и кольцевой каналы амбулакральной системы, ампулы щупалец (если они имеются), полиев пузырь и др. — обеспечивают работу щупалец.

Строение аквафарингиального комплекса в принципе сходно у всех голотурий, но его детали могут значительно варьироваться. Очень изменчивы и размеры комплекса: в большинстве групп голотурий они относительно невелики, тогда как у некоторых дендрохиротид комплекс может занимать до трети объема полости тела, а длина — превышать половину его длины. Общий размер комплекса прямо связан с размером щупалец, в степени же развития опорных структур такая зависимость не прослеживается. У *Phyllophoridae* часто развивается мощное трубчатое глоточное кольцо, а у *Cucumariidae* при таких же размерах щупалец кольцо развито очень слабо.

Связь степени развития аквафарингиального комплекса с общим планом строения тела и образом жизни особенно наглядно проявляется у филлофорид. У некоторых видов этого семейства передняя часть тела не способна втягиваться, поэтому она может быть названа «интровертом» лишь условно. У *Neothyonidium magnum*, например, она отделена узкой перетяжкой, а окраска и строение ножек столь резко отличаются от таковых остального тела, что животное выглядит как бы составленным из двух особей разных видов.

Щупальца голотурий по форме подразделяются на четыре хорошо различающихся типа, каждый из которых характерен для определенной таксономической группы (Human, 1955; Pawson, 1966; Féral, Massin, 1982; Massin, 1982a; Roberts, 1982). Все *Dendrochirotida* имеют древовидные щупальца, подавляющее большинство *Aspidochirotida* — щитовидные (в этих двух группах строение щупалец является классификационным признаком отряда), *Molpadiida* и часть видов *Apodida* (сем. *Chiridotidae* и несколько родов сем. *Synaptidae*) — пальцевидные, остальные аподиды — перистые.

При единстве общего плана строения форма щупалец подвержена значительной межвидовой изменчивости. Точная оценка такой изменчивости затруднена из-за сильной растяжимости щупалец, тем не менее ее можно наблюдать во всех группах голотурий.

В пределах отряда *Dendrochirotida* прослеживается тенденция к усложнению ветвления щупалец у псолид по сравнению с кукумаридами и филлофоридами. Очень изменчива форма «ладони» и придатков пальчатых щупалец (среди последних выделяют также пальцевидные и простые), особенно сильно они различаются у аподид и мольпадиид. Несколько более стабильна форма перистых щупалец.

Специального внимания заслуживают щупальца *Aspidochirotida*. У подавляющего большинства представителей этого отряда их ветвление идет почти под прямым углом к стволу в одной плоскости, образуя хорошо развитый щиток (рис. 2.1). Основу щитка составляют четыре первичные ветви; они дихотомически делятся несколько раз, образуя ветви второго, третьего и иногда четвертого порядка (Cameron, Fankboner, 1984).

Рис. 2.1. Внешний вид некоторых типов щупалец голотурий:

A — щитовидные (*Apostichopus japonicus*); B — древовидные (*Eupentacta fraudatrix*); C — псевдодревовидные (*Holothuria cinerascens*)

В двух подродах рода *Holothuria* — *Semperothuria* и *Selenkothuria* — щупальца значительно отличаются от описанных выше. Они, по определению Э. Дейхманн (Deichmann, 1958), «пушистые» [bushy], имеют удлиненные ветви и внешне напоминают щупальца дендрохиротид (рис. 2.1). Характер ветвления у исследованных мною видов сходен: от основного ствола щупалец с внутренней (обращенной ко рту) стороны отходят две более или менее сближенные ветви, далее общий ствол дает еще две крупные ветви, делящиеся, в свою очередь, на мелкие отростки.

«Древовидность» щупалец проявляется у отдельных видов упомянутых подродов в разной степени. Принято считать (Rowe, Doty, 1977; Sloan, 1979; Roberts, Bryce, 1982), что она наиболее выражена у *H. (Semperothuria) cinerascens*. Однако выполненный мною анализ показал, что это не совсем так. Действительно, щупальца указанного вида имеют наиболее мощные и многократно делящиеся отростки, образующие развитую «крону». В то же время эти отростки относительно коротки, а первая пара ветвей настолько разнесена, что образует совместно со стволом заметную (особенно на полувтянутом щупальце) площадку. Таким образом, щупальца *H. cinerascens*, несмотря на очень развитое ветвление, весьма близки к типичным щитовидным щупальцам. Сходство усиливается заметной механической жесткостью щупалец, в том числе терминальных ветвей, чего никогда не наблюдается у дендрохиротид.

У других исследованных видов этих подродов ветвление щупалец развито слабее, но шаг ветвления больше, сами отростки довольно длинные, очень тонкие и эластичные. Таким образом, щупальца этих видов значительно сильнее, чем у *H. cinerascens*, напоминают щупальца дендрохиротид.

Тем не менее именовать щупальца селенкотурий и семперотурий древовидными, как это делают многие авторы (например, Lawrence, Cafri, 1979; Sloan, 1979), неправильно. Эти структуры имеют постоянную, специфичную для каждого вида форму. Все ветвления дихотомические, отростки первого порядка располагаются строго симметрично, в отличие от щупалец дендрохиротид (см. рис. 2.1). Неудачен и термин «промежуточные», используемый Д. Робертсом (Roberts, 1982). Я считаю, что в данном случае предпочтительнее термин «пельтодендрические» (Massin, 1982), или «псевдодревовидные».

Количество и расположение щупалец голотурий варьируется в разных группах. Так, у аспидохиротид относительная масса этих структур может различаться на два порядка (Левин, 1980). Наиболее крупные щупальца зарегистрированы мною у *Pearsonothuria graeffei* — до 3,1 % от массы тела. В стенках щупалец залегают известковые спиккулы, форма которых обычно отличается от формы спиккул кожи тела. Количество спиккул щупалец подвержено сильной межвидовой изменчивости. Мною было показано (Левин, 1980), что их количественное развитие у аспидохиротид не связано с особенностями питания животных, а зависит только от общего уровня развития скелетных элементов у данного вида.

Тонкое строение щупалец изучено у нескольких представителей *Aspidochirotida*, *Dendrochirotida* и *Apodida* (Fankboner, 1978, 1981; Roberts, 1979, 1982; Bouland et al., 1982; Hammond, 1982b; Smith, 1983; Cameron, Fankboner, 1984; McKenzie, 1985). Было показано, что поверхность пальчатых щупалец обычно гладкая, у перистых щупалец внутренняя поверхность ветвей и центральная ось покрыты вздутиями — нодулами; нодулами заканчиваются и ветвления щитовидных щупалец. Древовидные щупальца снабжены особыми образованиями — почками [bud], которые отличаются от нодул тем, что поверхность первых несет многочисленные втяжные папиллы. Папиллы обнаружены и на нодулах псевдодревовидных щупалец *H. cinerascens*.

Несомненно, что тонкая структура поверхности щупалец в той или иной мере связана с систематической принадлежностью животного. Однако в последнее время получены данные (McKenzie, 1985) о том, что строение поверхности этих органов в значительной степени зависит от потери части кутикулы и степени регенерации. Более сложным оказалось и установление видовой специфичности тонкого строения щупалец. Выполненное Дж. МакКензи исследование морфологии щупалец 11 видов северо-европейских дендрохиротид «...показало структурные различия там, где они не ожидалось и не показало их там, где им следовало быть» (там же, с. 449).

Группоспецифические различия проявляются и в степени развития в щупальцах амбулакральных полостей. Амбулакральные каналы наиболее разветвлены в щитовидных щупальцах, где они входят непосредственно в нодулы; в древовидных, перистых и пальчатых щупальцах амбулакральные каналы развиваются только в главных ветвях (Roberts, 1982).

### 2.3. ТРОФОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

**Образ жизни.** Все мелководные голотурии — донные животные, и только несколько видов эпизодически могут плавать (Costello, 1946; Glynn, 1965). Основной субстрат, на (в) котором они обитают, — донный осадок, а также поверхность твердых грунтов. Некоторые представители аспидохиротид, аподид и (реже) дендрохиротид встречаются на поверхности седентарных колониальных организмов — мадрепоровых кораллов, горгонарий и губок (Нуман, 1955; Sloan, 1982; Féral, Cherbonnier, 1986; собств. набл.). Ряд видов тесно связан с зарослями водорослей и морских трав, обитая как на грунте, так и непосредственно на растениях (преимущественно *Synaptidae*).

Иногда голотурии селятся на подвижных животных. Так, экспедиции ТИБОХ в 1981–1982 гг. обнаружили в прибрежье о. Онекотан (Курильские острова) массовое поселение крупных *Psolus fabricii* на створках промыслового гребешка *Chlamys rosealbus* (В. И. Калинин, личн. сообщ.). По-видимому, совместное обитание голотурий с другими животными носит факультативный характер, хотя в некоторых случаях (ассоциации синапид с губками) связи эти довольно тесные. Паразитические виды среди *Holothurioidea* неизвестны.

Среди *Aspidochirotida*, *Dendrochirotida* и *Apodida* имеются облигатно открыто живущие, облигатно укрывающиеся (закапывающиеся и прячущиеся), а также использующие укрытия периодически; *Molpadiida* и *Dactylochirotida* ведут исключительно закапывающийся образ жизни.

Хотя все виды голотурий (возможно, кроме *Dactylochirotida*) способны передвигаться, некоторые очень подолгу и даже в течение всей жизни

почти не перемещаются. Отряды голотурий значительно различаются по числу входящих в них видов с разным уровнем подвижности. Наиболее подвижны *Aspidochirotida* и *Apodida* (Sloan, 1979; Hammond, 1982a), хотя и среди них встречаются почти седентарные представители; наименее подвижны *Dendrochirotida*, *Dactylochirotida* и *Molpadiida*. Многие виды активны только часть суток — в дневное или в ночное время (Yamanouti, 1939, 1956; Hammond, 1982a; Féral, Cherbonnier, 1986; Ong Che, 1990; Uthicke, 1994).

Наряду с группами, облигатно придерживающимися определенного образа жизни, существуют и более лабильные в этом отношении виды. Так, некоторые аспидохиротиды, обычно прячущиеся под камнями и глыбами, в ряде районов становятся типичными норниками (Mosher, 1980). Тропическо-субтропическая голотурия *Neothyonidium magnum* обычно закапывается в свободный песок (Féral, Cherbonnier, 1986). Однако в зал. Нячанг этот довольно распространенный там вид обитает в весьма своеобразных условиях, прочно закрепляясь в заполненных песком щелях между крупными валунами и глыбами.

Одна из наиболее распространенных в зал. Петра Великого голотурий *Eupentacta fraudatrix* весьма обычна в заиленных основаниях друз мидий Грея, где встречается единично. В то же время на нескольких локальных участках каменных свалов обнаружены очень плотные скопления этого вида; в этих условиях голотурии живут под хорошо отмытыми камнями без следа заиливания. Замечу, что все такие участки сходны в гидродинамическом отношении: они располагаются за выходными мысами под строго определенным углом к преимущественному направлению подходящих к берегу волн.

**Источники пищи.** Основная пища голотурий — органические остатки, ассоциированные с микроорганизмами (детрит), а также мелкие планктонные и бентосные организмы, захватываемые вместе с детритом. Совместно с органическими компонентами в содержимом кишечника всегда присутствуют (часто в преобладающем количестве) минеральные частицы. Вопрос о трофической роли отдельных компонентов пищевого материала — стерильного детрита, микроорганизмов, мейобентоса — до сих пор не решен, и мнения исследователей по этому вопросу существенно расходятся (Renaud-Mornant et al., 1971; Цихон-Луканина, Солдатов, 1973; Yingst, 1976; Левин, Воронова, 1979; Cammen, 1980; Moriarty, 1982; Hammond, 1983).

Способность голотурий к некрофагии, допускаемая некоторыми авторами (Dayton, Hessler, 1972; Arnaud, 1970), представляется крайне сомнительной: за многие годы полевых и лабораторных исследований я не наблюдал ни одного случая потребления голотуриями животной пищи. Несомненно также, что заглатывание голотуриями крупных фрагментов макрофитов (Pawson, 1963; собств. набл.) объясняется низкой избирательностью питания этих животных (см. п. 4.1) и не может рассматриваться как собственно растительность.

Голотурии способны захватывать частицы ОВ, взвешенные в придонном слое воды, осевшие на поверхности грунта и захороненные в его толще<sup>1</sup>. Органические частицы используются в пищу либо непосредственно после их формирования, либо после прохождения этих частиц через пищеварительный тракт различных планктонных и бентосных организмов (в том числе консpezifических), т. е. в пеллетизированной форме.

<sup>1</sup> Следует принимать во внимание принципиальную трудность различения ОВ, осаждаемого на поверхности осадка и взвешенного в воде непосредственно над границей раздела вода — дно (Cadee, 1984).

Следует специально выделить питание голотурий на колониях живых кораллов (*P. graeffei* и некоторые *Actinopyga*) и губок (Synaptidae, *P. graeffei*). В первом случае, по моим наблюдениям, вместе с осевшими на поверхности колоний частицами захватывается и слизь, обильно выделяемая кораллами. При питании голотурий преимущественно из сем. Synaptidae на губках (собств. набл.; Féral, Cherbonnier, 1986), несомненно, используется взвесь, концентрируемая на их поверхности мощным фильтрационным аппаратом этих животных.

Отдельные группы голотурий адаптированы к использованию ОВ определенного генезиса. Так, основной источник пищи Dendrochirotida — органические частицы из придонного слоя воды (Hyman, 1955; Massin, 1982a, b; Smith, 1983; Costelloe, Keegan, 1984; Keegan et al., 1985). В литературе ведется многолетняя дискуссия о способности дендрохиротид использовать ОВ с поверхности и даже из толщи осадка (Orton, 1914; Hunt, 1925; Соколова, 1958, 1986a, б; Fankboner, 1981; Massin, 1982a; Cameron, Fankboner, 1984; McKenzie, Picton, 1984; McKenzie, 1985). Проведенные мною полевые и лабораторные наблюдения за *Cucumaria japonica* показывают, что эта голотурия часто использует щупальца для «подметания» поверхности дна вблизи ротового отверстия. Я убежден, что такой способ питания не исключение — его используют и другие виды дендрохиротид.

Основной источник пищи Aspidochirotida — частицы, располагающиеся на поверхности мягких и твердых грунтов, а также захороненные в толще осадка; только представители подродов *H. (Semperothuria)* и *H. (Selenkothuria)* адаптированы к использованию органических частиц, взвешенных в придонном слое воды. По-видимому, к дендрохиротидам, а также к семперотуриям и селенкотуриям можно полностью отнести концепцию оппортунистического питания: способность в зависимости от условий переключаться с питания осажженным ОВ на взвешенное и обратно (Cadee, 1984). Имеются единичные указания (Da Silva et al., 1986) на то, что иногда используют взвешенные в воде частицы и другие Aspidochirotida.

Apodida используют ОВ, сосредоточенное на поверхности дна (и на колониальных животных и макрофитах) и захороненное в толще осадка, Molpadiida — только захороненное.

В отечественной литературе для трофической характеристики аспидохиротид, аподид и мольпадиид обычно применяют термин «детритофаг». Однако в последние годы накапливается все больше данных о том, 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 мере отвечают русские «осадкоед» и «грунтоед». Однако первый из них неблагозвучен, второй удачно характеризует животных, питающихся в толще грунта, но его расширительное толкование нецелесообразно: некоторые типы осажженного материала, которые потребляют эпибентические животные, нельзя даже с натяжкой назвать грунтом. Поэтому я вслед за Н. Ю. Миловидовой и Л. Н. Кирюхиной (1981), а также А. П. Кузнецовым (1982) использую здесь термин «депозитофаг».

**Пищевое поведение.** Общие закономерности пищевого поведения представителей крупных таксономических групп голотурий выяснены довольно полно (обзоры: Hyman, 1955; Massin, 1982a; Lawrence, 1987). Однако информация о пластичности пищевого поведения отдельных видов, его связи с конкретными условиями участка обитания пока довольно отрывочна и противоречива.

Несомненно, очень пластично пищевое поведение дендрохиротид. О разногласиях в оценке возможности сбора этими животными осевших частиц уже говорилось. В некоторых работах (Fankboner, 1978; Velimirov, 1985) указывается на постоянство расположения щупалец дендрохиротид при питании. Однако мои полевые и лабораторные наблюдения и анализ многочисленных подводных фотоснимков показывают, что характер расположения щупалец и даже положение тела эпибентических видов во многом определяются гидродинамической обстановкой. Это справедливо даже для послусов с их относительно постоянной формой тела — вопреки мнению П. Фанкбонера (op. cit.); в отношении подвижности щупальцевой короны эти голотурии не уступают, например, кукумариям.

Мои наблюдения во Вьетнаме над *N. magnit* показали, что в штормовой период при наличии в воде большого количества взвеси щупальца этого вида распластаны по поверхности грунта, тогда как в тихую погоду вытягиваются почти вертикально.

Накапливаются сведения и о пластичности пищевого поведения аспидохиротид. Например, во многих районах Индо-Вестпацифики и на Кубе, где я наблюдал *Holothuria arenicola*, эта голотурия заглывала поверхностный слой песка под обломками кораллов, тогда как на Багамских островах она находила пищу в толще грунта (Mosher, 1980). Различается в разных районах и пищевое поведение апоидид, особенно крупных синаптид.

**Выделение фекалий.** Сведения о выделении голотуриями фекалий довольно отрывочны и разбросаны по работам, затрагивающим экологию отдельных видов. Тем не менее можно указать некоторые характерные особенности дефекации в разных группах.

Наиболее изучены фекалии аспидохиротид, что, несомненно, объясняется легкостью их наблюдения у этих животных (Aragawa, 1971; Левин, 1982а). Фекалии представляют собой более или менее прочные круглые в сечении шнуры с перетяжками. Глубина перетяжек, соотношение длины и диаметра отдельных глобул, общая длина выделенных шнуров имеют устойчивый видоспецифичный признак. Фекалии как эпибентических, так и инфантных аспидохиротид откладываются на поверхности грунта и обычно имеют подковообразную форму (рис. 2.2). У видов с непрерывным питанием фекалии выбрасываются через приблизительно равные промежутки времени (кратные ритму дыхания; Левин, 1982а) и в зависимости от кормовых условий участка располагаются поодиночке или кучками. Виды, питающиеся периодически, могут извергать большое количество фекалий одновременно; так, у *Isostichopus badionotus* дефекация осуществляется в соответствии с ритмом питания — обычно дважды в сутки (Crozier, 1918; собств. набл.).

Рис. 2.2. Фекалии дальневосточного трепанга на грунте

Фекалии дендрохиротид обычно представляют собой непрочные цилиндры или дискретные пеллеты. Плотность таких пеллет, как правило, незначительно превышает единицу, а иногда, например у *Neopentadactyla mixta*, они имеют положительную плавучесть (Konnecker, Keegan, 1973). Фекалии откладываются на дно или выбрасываются в толщу воды.

У мольпадиид фекалии обычно не оформлены и в виде кучек песка выбрасываются в воду через определенные промежутки времени (Yamanouchi, 1927; Rhoads, Young, 1971).

Выделение фекалий у некоторых закапывающихся аподид изучено довольно детально (Myers, 1977; Powell, 1977 — *Leptosynapta tenuis*; Левин, 1982б — *Scoliodotella lindbergi*; Féral, 1985 — *L. galliennei*). Эти голотурии образуют очень непрочные фекальные шнуры или же оформленные пеллеты вовсе не образуются. Выделение фекалий происходит либо вблизи поверхности осадка, либо в его толще. Сведений о дефекации эпибентических аподид почти нет, в частности из-за того, что фекалии этих животных очень непрочны и на грунте почти не наблюдаются.

Сезонная эвисцерация. Крайне своеобразная особенность голотурий — наблюдаемые в некоторых группах периодические морфофункциональные изменения пищеварительного аппарата, обычно обозначаемые как сезонная эвисцерация. Среди *Aspidochirotida* это явление отмечено у стихоподид: *Stichopus regalis* — побережье Италии (Bertolini, 1932), *Apostichopus japonicus* — Япония и моря Дальнего Востока (Tanaka, 1958; Choe, 1963; Лейбсон, 1981; Левин, 1982а), *Parastichopus* (= *Stichopus*) *tremulus* — Скандинавия (Jespersen, Lützen, 1971; Hauksson, 1979), *P. californicus* и *P. parvimensis* — западное побережье США (Swan, 1961; Dimock, 1977; Yingst, 1982; Muscat, 1983; Fankboner, Cameron, 1985).

Сезонная эвисцерация наблюдается и у дендрохиротид. Было показано (Burne, 1982, 1985), что в популяции *Eupentacta quinquevemita* у берегов Британской Колумбии в сентябре—ноябре значительное количество особей лишено кишечника; в последующие месяцы он регенерирует. Неясно, вызывается ли потеря кишечника у этого вида аутотомией, как предполагает М. Бирн, или же здесь имеет место атрофия пищеварительного тракта (Fankboner, Cameron, 1985).

Наиболее интенсивные исследования сезонных морфологических изменений пищеварительной трубки выполнены на дальневосточном трепанге Н. Л. Лейбсон. Она показала, что морфофункциональная перестройка кишечника включает атрофически-деструктивные и восстановительные процессы. У некоторых особей на этом фоне происходит полный выброс (аутотомия) кишечной трубки (Лейбсон, 1981; Leibson, 1992).

В популяциях трепанга из бухт Троицы и Витязь в июле—сентябре у большинства животных масса кишечника снижалась, что можно отнести за счет атрофических изменений его стенки. В то же время примерно у трети особей пищеварительная трубка или отсутствовала вовсе, или была представлена молодой регенерирующей кишкой. По-видимому, в период эстивации в популяции присутствуют одновременно как особи с атрофированной пищеварительной трубкой, так и животные, восстанавливающие кишечник, удаленный аутотомией. Пока неясно, как сочетаются между собой упомянутые процессы и связано ли их преимущественное развитие с внешними условиями.

Несмотря на довольно обширную информацию, касающуюся эвисцерации у разных видов голотурий, значение этого явления остается невыясненным. Широко распространенное мнение об использовании голотуриями внутренних органов для защиты от хищников лишено оснований (Левин, 1982а). Показано (Jespersen, Lützen, 1971), что причиной сезонной эвисцерации у *P.(=S.) tremulus* может быть присутствие в стенке кишечника паразитов.



Таблица 2.1. Биоценотически значимые характеристики мелководных голотурий

Параметр	Aspidochirotida	Dendrochirotida	Apodida	Molpadlida
<b>Зона обитания:</b>				
поверхность грунта	++	++	++	-
верхний слой грунта	++	++	++	-
толща грунта	+	+	++	T
<b>Зона захвата пищи:</b>				
придонная вода	+	+++	-	-
поверхность грунта	++	++	+++	-
верхний слой грунта	++	-	++	-
толща грунта	+	+	++	T
<b>Зона дефекации:</b>				
придонная вода	-	+	-	-
поверхность грунта	T	+++	+++	T
толща грунта	-	-	++	-
<b>Подвижность:</b>				
неподвижные и мало- подвижные	+	T	++	T
подвижные	+++	-	+++	-
<b>Характер фекалий:</b>				
оформленные	T	T	T	-
неоформленные	-	-	-	T

Примечание. Наличие в отряде видов с соответствующими характеристиками показано знаками: «-» — отсутствуют, «+» — единичны, «+++» — значительная часть, «++++» — преобладают, «T» — все виды.

В декабре 1987 г. я наблюдал почти у трети особей *S. chloronotus*, обитающих у о. Роше Нуар в зал. Нячанг, регенерирующие передние и задние концы тела. В той же выборке в кишечнике восьми особей были обнаружены поселения паразитической гастроподы, здесь же находились и кладки моллюсков. Стенки кишечника в местах прикрепления моллюсков были сильнейшим образом деформированы, и, несомненно, этот орган не мог функционировать.

Я, как и некоторые другие исследователи (Лейбсон, 1981; Вугне, 1985), придерживаюсь мнения, что эвисцерация, в том числе сезонная, — своеобразный способ полного или частичного «обновления» органов пищеварительной, кровеносной и дыхательной систем голотурий. Заслуживает внимания и точка зрения Дж. Лоуренса (Lawrence, 1987), полагающего, что атрофия кишечника связана с сезонным снижением обилия пищи и выгодна животному, поскольку энергетические затраты на поддержание кишечника выше, чем на его регенерацию.

Обобщенная трофоэкологическая характеристика отрядов мелководных голотурий представлена в табл. 2.1.

#### 2.4. ЭВОЛЮЦИЯ ТРОФИЧЕСКИ ЗНАЧИМЫХ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК

Большое значение для понимания основ трофики голотурий имеет анализ путей развития морфологических структур, обеспечивающих питание, и становления трофических адаптаций. Наиболее показательные сведения по этому вопросу относятся к широко распространенному в тропиках отряду Aspidochirotida.

Установление путей экологического развития Holothurioidea — сложная проблема. Прямые доказательства хода эволюции организмов может представить только палеонтологическая летопись. Целые особи голотурий относятся к числу наиболее редких находок ископаемых беспозвоночных (Smith, 1988). Известны только две палеозойские находки тел голотурий — из верхнего карбона и нижнего девона (Seilacher, 1961). Находки наиболее распространенных фоссильных остатков голотурий — отдельных склеритов — тоже немногочисленны (Frizzell, Exline, 1966). Описаны находки спикул Dendrochirotida и Elaspodida из девонских отложений, Aspidochirotida и Molpadiida — из юрских. Однако эти сведения в некоторых случаях вызывают сомнения, и нижнепалеозойские находки, по мнению Смита, могут принадлежать другим группам иглокожих. Таким образом, палеонтологических данных столь мало, что их использование для построения филогении невозможно, и об эволюционной истории аспидохиротид (впрочем, как и других групп голотурий) приходится судить по данным, относящимся к современным видам.

Филогенетическое истолкование таких сведений затрудняется тем, что особенности рецентных примитивных форм могли быть не унаследованы от предков, а возникнуть самостоятельно. Так называемые «новые», в частности биохимические, признаки не составляют в этом отношении исключения, что нередко недооценивается при их филогенетической интерпретации; тем не менее такие данные могут быть важным аргументом при оценке альтернативных вариантов хода развития тех или иных групп (Калинин и др., 1994).

О направлении морфофункциональной эволюции таксона можно судить, сопоставляя экологическую классификацию с филогенетической. Однако в оценках направления филогенеза некоторых групп голотурий имеются серьезные разногласия, без разрешения которых нельзя составить правильного представления о генезисе морфофункциональных характеристик.

Один из ключевых вопросов эволюционной морфологии голотурий — эволюция щупальцевого аппарата в пределах класса. В работе Д. Робертса (Roberts, 1982) рассмотрены две альтернативные гипотезы филогенетических отношений основных типов щупалец (рис. 2.3).

Рис. 2.3. Гипотетические филогенетические отношения основных типов щупалец голотурий:

А, В — по Робертсу (1982), С — по Левину (1982а). \* В оригинале (Roberts, 1982, рис. 2) стрелка ошибочно (как можно судить из текста) направлена в противоположную сторону

Широко распространенное в ранних работах представление о том, что первичный тип щупалец — древовидные (рис. 2.3, А), вызывает серьезные возражения. Сомнение в том, что столь сложные структуры, как щупальца дендрохиротид, могли возникнуть *de novo*, высказывает Д. Посон (Pawson, 1966). Предполагается, что такие щупальца могли образоваться путем вторичной дихотомии простых амбулакральных ножек орального района (Fell, Moore, 1966). Однако пальцевидные щупальца современных голотурий являются предковыми структурами и возникли, по-видимому, в результате вторичной редукции (Pawson, 1966).

Д. Робертс полагает, что «стартовой точкой» развития пищедобывательных структур могут быть щитовидные щупальца (рис. 2.3, В), поскольку, по его мнению, для их образования требуется минимальное видоизменение амбулакральных ножек. От них могли возникнуть перистые щупальца, а увеличение случайных ветвлений привело (через щупальца типа *H. cinerascens*) к образованию древовидных щупалец.

Можно видеть, что одно из основных положений, проводимых авторами, рассматривающими эволюцию щупалец голотурий, — происхождение этих структур от амбулакральных ножек. Однако вопрос о гомологии щупалец голотурий весьма сложен, и полемика по нему ведется уже столетие (Semon, 1888; Bury, 1895; MacBride, 1914; Иванова-Казас, 1978; Smiley, 1986; Smith, 1988). Доказано, что околоротовые щупальца голотурий закладываются независимо от радиальных каналов амбулакральной системы (Edwards, 1909; Newth, 1916; Ohshima, 1918, 1921; Иванова-Казас, 1978; Smiley, 1986) и, таким образом, не гомологичны амбулакральным ножкам. Поэтому при анализе путей эволюции щупалец голотурий сопоставление их строения со строением амбулакральных ножек не является сколь-нибудь серьезным доводом.

Наши наблюдения за развитием *Apostichopus japonicus* (Левин, 1982а) и *Siscimaria japonica* (Найденко, Левин, 1983) показали, что на ранних стадиях щупальца этих представителей разных отрядов имеют сходную вильчатую форму. Вопреки высказываемому в литературе мнению строение щупалец аспидохиротид вовсе не проще, чем у дендрохиротид, скорее наоборот.

Суммируя накопленные к настоящему времени данные, можно признать наиболее обоснованным независимое происхождение основных типов щупалец (рис. 2.3, С). Щупальца селенкотурий и семперотурий, как показано в п. 2.2, по строению очень сходны с щитовидными и имеют существенные отличия от древовидных. Поэтому они рассматриваются мною не как промежуточные формы между щитовидными и древовидными щупальцами, а как производные от щитовидных.

При обсуждении вопросов филогении семейства Holothuriidae наибольшую трудность представляет определение положения видов подродов *Selenkothuria* и *Semperothuria* рода *Holothuria*. Их особенностью (помимо отмеченных ранее атипичных щупалец) является строение спикул, имеющих форму пластинок или палочек.

Относительно экологической роли спикул кожи тела голотурий имеются разногласия. По моим данным, высказываемое в литературе (Deichmann, 1958; Rowe, 1969; Thandar, 1995) мнение о тесной связи экологии *Aspidochirotida* со строением их спикул неверно. Предположение указанных авторов, что *H. (Selenkothuria)* и *H. (Semperothuria)* имеют упрощенные спикулы, поскольку живут открыто у уреза воды, не обосновано. Напротив, обычные условия обитания этих видов в гидродинамически напряженных биотопах требуют надежных средств закрепления. Устарело и мнение об облигатно открытом образе их жизни: многочисленные наблюдения показывают, что и селенкотурии, и, особенно, семперотурии встречаются в расщелинах скал, под коралловыми обломками, и даже закапываются в свободный песок (собств. данные; Féral, Cherbonnier, 1986).

Ф. Роу (Rowe, 1969) полагает, что степень развития способности к закапыванию находится в прямой связи со степенью сложности спикул голотурий. Однако можно привести целый ряд примеров, в которых сходный набор спикул имеется у представителей экологически различающихся групп и, наоборот,

виды с существенно различающимися спикулами относятся к одной экологической группе. Противоречат указанному мнению и накопившиеся сведения о циркадных ритмах поведения многих видов — в этом случае спикулы одного типа «обеспечивают» и открытый, и закапывающийся образ жизни.

Надежность закрепления голотурий в укрытиях вообще мало связана со строением спикул и обуславливается увеличением поперечника тела при его продольном сокращении. Я встречал крупных *Holothuria edulis*, настолько прочно «вбитых» в углубления кораллитовой стенки, что извлечь их удавалось только с помощью ломика. В то же время этот вид имеет спикулы в форме башенок с полностью редуцированным диском, тогда как диск башенок близкородственного вида *H. atra*, никогда не использующего внешних укрытий, редуцирован в значительно меньшей степени. Очень надежно закрепляется в щелях в период летнего гипобриоза и дальневосточный трепанг, имеющий мягкие покровы тела и (у взрослых особей) редуцированные спикулы (Левин, 1982а). Таким образом, связь строения спикул голотурий с образом их жизни, несомненно, не так однозначна, как это представляют Э. Дейхманн и Ф. Роу.

Э. Дейхманн (Deichmann, 1958) полагала, что примитивные *Holothuria* имели набор спикул из многочисленных правильных башенок и правильных гладких пряжек, а пластинки селенкотурий и семперотурий — результат редукции этих структур. В противоположность ей Ф. Роу (Rowe, 1969) считает, что упрощенные спикулы — примитивный признак и что филогенез голотурий шел в направлении усложнения скелетных элементов кожи тела. Поэтому Роу помещает *Selenkothuria* и *Semperothuria* у основания филогенетического древа рода *Holothuria* (хотя и допускает возможность вторичного упрощения спикул в этих таксонах).

Из данных о тонкой структуре щупалец *H. (Semperothuria) cinerascens*, представленных в п. 2.2, можно заключить, что щупальца этого вида не гомологичны таковым дендрохиротид; поэтому нет оснований считать их, как это делает Роу (Rowe, 1969), примитивными образованиями. То, что определенное сходство селенкотурий и семперотурий с дендрохиротидами не является результатом родственной близости, подтверждают данные химического исследования, показавшие, что представители этих подродов обладают набором тритерпеновых гликозидов, типичных для остальных представителей рода *Holothuria* и существенно отличающихся от гликозидов дендрохиротид (Еляков, Стоник, 1986).

Отмечу также, что *H. cinerascens*, обладающий в пределах подрода *Semperothuria* наиболее «дендрохиротидными» щупальцами и соответствующим способом питания, имеет типичное для депозитофагов субвентральное расположение рта, не наблюдаемое у дендрохиротид. Косвенным доводом в пользу того, что селенкотурии и семперотурии — эволюционно продвинутые группы, являются и данные о возрастных изменениях спикул. У исследованных в этом отношении видов аспидохиротид и дендрохиротид с возрастом наблюдается только упрощение или редукция спикул и никогда — усложнение. Весьма примечательно, что у молодых особей *H. (Semperothuria) urinamensis* диски башенок хорошо развиты, а с возрастом они редуцируются (Deichmann, 1926). Если принять, что филогенез скелетных элементов хотя бы в принципиальных чертах рекапитулирует онтогенез, эволюция голотурий должна сопровождаться определенным упрощением их спикул.

Показательно, что один из наиболее древних, по-видимому, видов семейства — *H. impatiens* (см. ниже) — обладает наиболее правильными спикулами (как башенками, так и пряжками) из всех представителей семейства; правильными спикулами обладает и другой древний вид — *H. arenicola*. Суммируя вышеизложенное, следует признать более обоснованной точку зрения Э. Дейхманн, что, по-видимому, селенкотурии и семперотурии являются эволюционно продвинутыми группами, приспособившимися к своеобразным трофическим условиям прибойной литорали, где имеется большое количество взвешенных и дефицит осажденных частиц. У основания же филогенетического древа рода *Holothuria* следует расположить виды с правильными спикулами, такие как *H. impatiens* и *H. arenicola*.

Для выяснения направлений морфоэкологической эволюции *Holothuriidae* необходимо попытаться установить исходный для семейства морфоэкологический тип. По-видимому, для голотурий единственным приемлемым способом определения возраста таксона является биогеографический анализ, несмотря на известные ограничения этого метода (Красилов, 1977).

Рассматриваемая группа животных — преимущественно тепловодная. Продвижение на юг семейства *Holothuriidae* ограничено 35° с. ш., на север только один вид — *H. (Panningothuria) forskali* поднимается с ветвью Гольфстрима до Англии и Скандинавии. Поэтому ареалы этих голотурий различаются главным образом протяженностью в широтном направлении. Известно 12 видов, обитающих более чем в одной биогеографической области (табл. 2.2). Для выяснения путей морфоэкологической эволюции наибольший интерес представляют два сверхшироко распространенных пантропических вида — *H. (Th.) impatiens* и *H. (Th.) arenicola*. Эти виды обитают по обе стороны Панамского перешейка, что дает возможность оценить их минимальный возраст. Поскольку закрытие Панамского пролива произошло не позднее среднего миоцена, их возраст, по меньшей мере, не моложе 3–5 млн лет. Мнения о древности указанных видов придерживались и Э. Дейхманн (Deichmann, 1957).

Таблица 2.2. Экологическая характеристика наиболее широко распространенных видов *Holothuriidae*

Вид	Распространение			Жизненная форма*
	Индо-Вестпа-цифика	Восточная Пацифика	Вест-Индия	
<i>Holothuria (Cystipus) rigida</i>	+	+	-	A1.2.2.2.1
<i>H. (C.) inhabilis</i>	+	+	-	A1.2.2.2.2
<i>H. (Halodeima) atra</i>	+	+	-	A1.1.1
<i>H. (Lessonothuria) pardalis</i>	+	+	-	A1.2.2.2.2
<i>H. (Mertensiothuria) leucospilota</i>	+	+	-	A1.2.1.1
<i>H. (M.) fuscocinerea</i>	+	+	-	A1.2.2.2.2
<i>H. (Platyperona) difficilis</i>	+	+	-	A1.2.2.1.2
<i>H. (Semperothuria) flavomaculata</i>	+	+	-	A2.2
<i>H. (S.) imitans</i>	+	+	+++	A2.2
<i>H. (Thymosyca) arenicola</i>	+	+	+	A1.2.2.2.1
<i>H. (Th.) hilla</i>	+	+	+++	A1.2.2.2.2
<i>H. (Th.) impatiens</i>	+	+	+	A1.2.2.2.2

\*Наименование жизненных форм, соответствующих кодовым номерам, см. в тексте.

Только у Бермудских островов (Panning, 1934).

Имеющиеся в литературе (Rowe, 1969; Clark, 1976) указания на находения в Вест-Индии *Holothuria* (= *H. hilla*) являются ошибочными (Pawson, Caycedo, 1980).

Ф. Роу (Rowe, 1984) сомневается в способности личинок иглокожих преодолеть открытое пространство Тихого океана и объясняет амфипацифическое распространение иглокожих проникновением их из западной и центральной Пацифики западным путем, через Атлантику. Если эта гипотеза правильна (а она очень надежно обоснована, по крайней мере для морских звезд, неонтологическими и палеонтологическими данными), к числу очень «старых» видов следует отнести и *H. (Th.) hilla*, который распространен как в Индо-Вестпацифике, так и у западного побережья Южной Америки. Мнение о том, что этот вид мог ранее обитать в Вест-Индии, подтверждает обнаружение в этом регионе гигантской голотурии *H. (Th.) thomasi* (Rawson, Saucedo, 1980), таксономически очень близкой к *H. (Th.) hilla*. Таким образом, подрод *H. (Thymiosycia)* можно, видимо, рассматривать как «исходный» таксон в морфоэкологической эволюции рода.

Обратившись к экологии представителей этого таксона, отметим, что *H. impatiens*, *H. arenicola* и *H. hilla* — облигатно укрывающиеся виды (см. п. 2.1). Табл. 2.2 показывает, что и другие географически широко распространенные виды голотурий относятся к укрывающимся формам. Единственным процветающим видом, не использующим внешних укрытий, является *H. atra*, но эта голотурия выработала своеобразный способ защиты тела, удерживая на его поверхности тонкий слой песчинок. Таким образом, несомненно, что способность использовать укрытия — важная экологическая особенность, повышающая эволюционную приспособленность.

Морфоэкологическую эволюцию семейства Holothuriidae можно представить следующим образом. Исходный морфоэкологический тип — животные с вытянутым круглым или пентагональным в сечении телом, ножками, расположенными по всем радиусам, и спикулами кожи тела в форме правильных башенок. Эти животные укрывались в полостях под коралловыми обломками и глыбами или закапывались в самый верхний слой рыхлого песка под такими укрытиями. Ближе всего к этому типу стоят представители подрода *Thymiosycia* рода *Holothuria* и своеобразного очень примитивными морфологическими особенностями рода *Labidodemas*. Дальнейшее развитие группы шло по двум основным направлениям.

1. Образование трофически генерализованных форм, ведущих подвижный открытый образ жизни, что сопровождалось уплощением брюшной стороны тела и потерей ножек спинных амбулакров локомоторной функции.

2. Выработка специализированных форм, освоивших, а вернее, по глубокому замечанию С. С. Шварца (1980), с о з д а в ш и х экологическую нишу некрупных аспидохиротид с древовидно-разветвленными щупальцами, способных обитать в условиях прибойной литорали и потреблять не только осевшие, но и взвешенные частицы. Отмечу, что селенкотурии и семперотурии — прекрасный пример «локальной» (Шварц, 1980) эволюции, для которой характерно появление своеобразных жизненных форм в относительно узких таксономических рамках. Действительно, в пределах рода *Holothuria* возник признак (древовидно-разветвленные щупальца), являющийся основным таксономическим признаком на уровне о т р я д а.

Морфофункциональная эволюция эпибентических голотуриид не сопровождалась качественными морфологическими перестройками и пошла по чисто количественному пути — увеличению размера щупалец; реализован этот путь в полной мере только в одном (хотя и процветающем) виде — *Pearsonothuria graeffei*.

Stichopodidae, по сравнению с Holothuriidae, заходят несколько дальше в умеренные воды. Если не учитывать *Parastichopus tremulus*, который поднимается до Баренцева моря, но обитает на глубинах обычно не менее 100 м, наиболее северными представителями семейства являются *A. japonicus* (около 47° с. ш.) и *P. californicus* (около 55° с. ш.), самым южным — *S. mollis* (46° ю. ш.). Среди стихоподид отсутствуют виды с очень обширным ареалом. Наибольший по площади ареал имеет *S. chloronotus*, но и этот вид не вышел за пределы Индо-Вестпафики. Только два представителя семейства, *Eostichopus regalis* и *Isostichopus badionotus*, отмечены в двух биогеографических областях — в Вест-Индии и у западной Африки, но ареалы их невелики по площади.

Я полагаю, что относительно узкие ареалы стихоподид можно связать, в частности, с тем, что в отличие от голотуриид экологически это очень однородная группа. В ее состав входят только открыто живущие или периодически прячущиеся представители; среди них нет даже временно закапывающихся форм. Какие-то факторы помешали представителям этого семейства экологически дивергировать. Это не связано с таксономическим разнообразием, которое здесь довольно велико, действительно, сем. Stichopodidae включает восемь родов, тогда как Holothuriidae — только пять. В Вест-Индии, где на относительно небольшой площади обитают представители трех родов, не встреченных в Индо-Вестпафике, несомненно шло активное видообразование стихоподид. В то же время все эти виды габитуально довольно сходны и относятся к одной жизненной форме.

Морфофункциональная эволюция в отрядах Aspidochirotida и Dendrochirotida проходила, по-видимому, разными путями. У аспидохиротид основным направлением морфологических преобразований, обеспечивающих трофическую специализацию, было изменение формы щупалец, тогда как строение тела варьировалось относительно мало. Иначе обстояло дело у дендрохиротид: форма щупалец во всех группах этого отряда была довольно постоянна, а строение тела (как внешнее, так и внутреннее) было подвержено весьма сильной изменчивости.

Все многообразие форм тела аспидохиротид можно выстроить в ряд от *Labidodemas* (тело вытянутое, в сечении пентагональное, амбулакральные ножки строго по радиусам), с одной стороны, до *Stichopus* (тело крепкое, с покрытой ножками брюшной подошвой, по спинным радиусам только папиллы на конических выростах) — с другой. Среди дендрохиротид можно указать формы, соответствующие всем членам этого ряда. Конвергентное сходство дендрохиротид и аспидохиротид заходит очень далеко; один из наиболее ярких примеров — удивительный параллелизм внешней формы тела представителей рода *Pentacta* и стихоподид. Но изменчивость в пределах отряда Dendrochirotida значительно шире: он включает и такие резко уклоняющиеся и не имеющие аналогов в других отрядах формы, как *Psolidae* и *Neothyonidium*.

## Глава 3. ДОННЫЕ ОСАДКИ КАК ИСТОЧНИК ПИЩЕВОГО МАТЕРИАЛА

### 3.1. СТРУКТУРА И СОСТАВ ДОННЫХ ОСАДКОВ

Поверхностный слой донных морских осадков используется всеми бентическими организмами как субстрат для передвижения и прикрепления, а некоторыми — в качестве убежища. Животные-депозитофаги, в том числе и голотурии, используют его также и весьма специфичным образом — как пищевой материал.

Содержание понятия «поверхностный слой осадков» неоднозначно, оно в значительной степени зависит от того, употребляет ли его геолог или океанолог, инженер или биолог. С точки зрения биолога это слой толщиной максимум в два-три десятка сантиметров непосредственно у границы раздела вода—дно. Его нижняя граница определяется глубиной проникновения основной массы закапывающихся животных, обуславливающих биологическое преобразование этого слоя.

Поскольку различные виды голотурий-депозитофагов добывают пищевые частицы с разных горизонтов толщи осадка, необходимо рассмотреть вертикальные изменения состава, структуры и распределения некоторых пищевых компонентов осадка.

Использование осажденного и захороненного органического вещества — один из широко распространенных у голотурий способов питания. Питание депозитофагов привлекает внимание многих исследователей, и статьи, рассматривающие конкретные трофические параметры отдельных видов, исчисляются многими десятками. В то же время теория этого процесса разработана весьма слабо (Hughes, 1980; Рыке, 1984). А. Баукот (Boucot, 1981) очень точно определил основную причину такого отставания знания закономерностей питания депозитофагов — «обманчивую простоту этого процесса».

Действительно, поедание животными частиц донного осадка ставит перед исследователем проблемы, которые не возникают или легко решаются при анализе питания представителей других трофических групп, и требует специальных подходов к изучению как состава пищевых объектов, так и процесса их потребления.

#### 3.1.1. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Методы исследования состава и свойств донных осадков детально описаны мною в специальной монографии (Левин, 1987а), поэтому ниже о них приводятся только самые необходимые сведения. Все используемые методы можно разделить на две группы: включающие сбор осадка пробоотборником того или иного типа с последующей лабораторной обработкой проб, и *in situ*. Разумеется, такое деление достаточно условно, поскольку и отбор проб водолазом-исследователем проводится в полевых условиях.



Использовали несколько типов всасывающих пробоотборников (рис. 3.1). На твердых грунтах в пробу входили все осажденные частицы, которые засасываются без отделения оброста; на песках собирали подвижную хлопьевидную пленку до визуально хорошо различимой границы с относительно консолидированным осадком; на илах граница раздела поверхностной пленки и основного субстрата выражена не резко, поэтому при сборе ориентировались исключительно на степень легкости увлечения частиц током воды при стабильной силе всасывания.

**Рис. 3.1.** Устройства для отбора проб поверхностного слоя донных осадков:

A — всасывающий вакуумный однокамерный; B — с гибким отсекателем; C — для послышного отбора проб; D — эрлифтный

Толщину отбираемого слоя определяли расчетным путем как частное от деления объема пробы после отстаивания на площадь сбора. Время отстаивания, необходимое для того чтобы объем отобранной пробы соответствовал объему естественного осадка, определяли предварительно с помощью «микротомного» заборного устройства, позволяющего собирать слой осадка фиксированной толщины. Наиболее быстрый метод определения выраженности поверхностного слоя — использование фракционирующего пробоотборника (Левин, 1988в). Прикидочная оценка объема фракций возможна и под водой, что приближает данный метод к методам *in situ*.

Состав осадка. Пробы осадка подвергали мокрому рассеvu на наборе сит 0,125; 0,25; 0,5; 1; 2; 4 и 8 мм с добавлением в качестве диспергатора гексаметафосфата натрия. Полученные размерные фракции высушивали при 105 °C и взвешивали с точностью до 0,01 г. Из фракций мельче 2 мм отбирали по пять партий из 100 частиц, после взвешивания которых определяли среднюю массу одной частицы. Число частиц в более крупных фракциях определяли прямым счетом.

Изучение исходного материала проводилось с использованием метода кумулятивных кривых, параметры которых определялись с помощью квантильных характеристик. Такие кривые распределения на нормальном вероятностном графике строились по результатам взвешивания и счета частиц. Для анализа размерных распределений частиц использовалась ф-шкала, принятая в США и других странах. Для нее детально разработан аппарат квантильных оценок, и она используется в большинстве работ по биотрансформации осадков. При этом вычислялись средний медианный диаметр  $Md_{\phi}$ , средний диаметр  $M_{\phi}$ , дисперсия  $\sigma_{\phi}$ , коэффициенты асимметрии  $\alpha_{\phi}$  и  $\alpha_{2\phi}$ , коэффициент эксцесса  $\beta_{\phi}$  (Шепард, 1976). При оценке сортировки частиц вычисляли также нормированную энтропию гранулометрических распределений  $H$  (Романовский, 1977).

Для определения вещественного состава частиц каждую размерную фракцию (в больших пробах — часть фракции) разбирали под стереомикроскопом и строили диаграммы распределения отдельных типов частиц. Для выяснения сходства вещественного состава содержимого кишечника особой одного вида с разных участков вычисляли коэффициенты Жаккара и Серен-

сена-Чекановского (Песенко, 1982). Сравнение размерного состава проб проводили методом кластерного анализа с использованием критерия  $\chi^2$ .

**Структура поверхностного слоя.** Исследование поверхностного слоя осадка *in situ* проводили специальной профильной фотокамерой, позволяющей выполнять макросъемку вертикальных профилей осадка, его поверхности и любых других объектов в плоскости иллюминатора. Толщину и состав подвижного поверхностного слоя изучали с помощью специального фракционирующего всасывающего пробоотборника (рис. 3.2). В лабораторных условиях структуру исследовали на постоянных препаратах осадка, при изготовлении которых в качестве заполняющего материала использовали ПВА.

**Физико-механические характеристики.** Для их определения использовали специально сконструированные для работы *in situ* устройства (Левин, 1987а; рис. 3.2). Сопротивление сдвигу определяли ручной крыльчаткой; угол внутреннего трения — подвдным эклиметром; удельное сопротивление пенетрации — пенетрометрами: ручным, с грузовой площадкой, винтовым; проницаемость — вдавливаемым в осадок колоколом с установленным на верхней стенке краном для выпуска воздуха. Методика проведения экспериментов по определению влияния жизнедеятельности голотурий на физико-механические характеристики осадка описана в п. 6.3.1.

**Рис. 3.2.** Устройства для исследования физических свойств и структуры донных осадков:

A — установка для лабораторного определения проницаемости; B — прибор для определения угла внутреннего трения; C—E, G — пенетрометры (C — с грузовой площадкой, D, E — ручные, G — винтовой); F — ручная крыльчатка

**Содержание в осадке бактерий и диатомовых водорослей.** Его изучали в б. Витязь на глубине до 27 м (Левин и др., 1991). Пробы для исследования вертикального распределения бактерий в грунте отбирали 6-камерным вакуумным пробоотборником, суммарные пробы поверхностного слоя — эрлифтным пробоотборником. При отборе суммарных проб объем осадка определяли после отстаивания в течение 2–3 сут. Массу осадка в вакуумном пробоотборнике определяли взвешиванием пробы на фильтре с диаметром пор 2,0 мкм, контролем служили пробы придонной воды. Объем осадка вычисляли при объемной массе поверхностного хлопьевидного слоя  $1,1 \text{ г}\cdot\text{см}^{-3}$ , а подлежащих слоев —  $1,8 \text{ г}\cdot\text{см}^{-3}$ .

### 3.1.2. СОСТАВ ОСАДКА

Вертикальная гетерогенность состава и свойств — обязательная характерная черта донных осадков, хотя ее выраженность может в зависимости от конкретных условий значительно варьироваться. Гетерогенность поверхностного слоя имеет важное значение как для эпибентических, так и для питающихся в толще грунта голотурий. Особенно велика трофическая роль обогащенного органическим веществом поверхностного слоя, располагающегося над консолидированным «более старым» осадком. Эпибентические

голотурии используют этот слой непосредственно, инфаунные — тем или иным способом «погружая» его в толщу осадка.

Указанный слой — очень сложная структура, что нашло отражение в разнообразии относящихся к нему терминов: киселеобразный пограничный слой (Соколова, 1977); наилок (многие отечественные работы); хлопьевидный слой; гелеобразный слой (Андреева, Агатова, 1982); слой из тонкодисперсных, легко взмучивающихся частиц; полужидкий поверхностный слой (Яблонская, 1969); неконсолидированный флокулентный верхний слой (Sieburth, 1965); подвижный органический ил (Hayes, 1964); пленка из органического вещества (Парсон и др., 1982); преимущественно органический осадок (микробиальный мат) (Revsbech et al., 1986); гранулярные структуры (пеллеты и агрегаты глинистых частиц песчаной размерности) (Rhoads, Young, 1970); пеллетный слой (Rhoads, 1974); поверхностная окисленная пленка, тесно связанная с взвешенными веществами (Гершанович, Грундельс, 1969).

В перечисленных определениях нашли свое отражение основные характерные особенности рассматриваемой зоны осадка: рыхлость, высокая влажность, присутствие агрегатов частиц, прежде всего фекальных комочков (пеллет) донных организмов, высокое содержание ОВ, массовое развитие микроорганизмов, тесная связь с наддонной взвесью. По моему мнению, одно из определяющих свойств этого слоя — его высокая подвижность и легкость взмучивания (ресуспендирования), поэтому в данной работе он обозначается как «подвижный поверхностный слой» (ППС).

**Размерный и вещественный состав.** Определенную информацию о выраженности и структуре ППС дают качественные фотоснимки поверхности дна, выполненные подводной камерой любого типа (рис. 3.3). Однако для детального анализа состава и свойств ППС необходимо использовать специальную фототехнику (Rhoads et al., 1978; Menzie et al., 1982; Rhoads, Germano, 1982, 1986).

Рис. 3.3. Поверхность рыхлых грунтов зал. Петра Великого на участках с разной выраженностью подвижного поверхностного слоя

Серия снимков, выполненных специальной профильной фотокамерой в зал. Петра Великого на участках с разными типами грунта, показала, что толщина ППС может варьироваться в очень широких пределах (рис. 3.4). Равномерность распределения этого слоя по площади зависит в основном от микротопографии дна: на грунте с большим числом нор и воронок толщина накапливаемой в них осевшей взвеси может достигать 30 мм. На фотоснимках хорошо видно, что в некоторых случаях взвесь может откладываться на поверхности со сложным микрорельефом, образованным холмиками и углублениями в грунте, живыми растениями и их остатками, трубками полихет и др. Эти структуры создают каркас, резко увеличивающий сопротивление частиц осадка перемещению движением воды. Четко различимы пеллеты донных животных, образующие на отдельных участках дна слой толщиной до 15–20 мм.

**Рис. 3.4.** Профильные разрезы поверхностного слоя донных осадков зал. Петра Великого на участках с разной выраженностью подвижного поверхностного слоя

Мелкомасштабные изменения различных характеристик донных осадков по вертикали являются объектом интенсивных исследований (обзоры: Парсонс и др., 1982; Rhoads, Boyer, 1982; Aller, 1982 и др.). В отдельных работах (Rhoads, Young, 1971; Harvey et al., 1984) приводятся сведения об изменении размеров частиц по толщине осадка, однако масштаб фиксации таких изменений недостаточен для использования в трофологических целях. Данных о вариабельности по вертикали вещественного состава частиц обнаружить в литературе не удалось.

Для получения такой информации был использован специальный «микротомный» всасывающий пробоотборник (см. рис. 3.1). Проба I (три слоя) взята на заиленном грунте на глубине 0,5 м, пробы II, III и IV (по шесть слоев) — на песчаном грунте на глубине 3 м (рис. 3.5). Ориентировочная толщина каждого слоя около 1 мм.

Характер распределения размеров частиц как в отдельных пробах, так и в разных слоях в пределах одной пробы довольно сходен. Графики кривых, построенных по счету частиц, сдвинуты вправо по сравнению с кривыми, отражающими результаты взвешивания. Кривые показывают присутствие одинокочных частиц от  $-2,5$  до  $1\phi$  и незначительное преобладание частиц мельче  $3\phi$ ; в пробе I отсутствуют частицы крупнее  $1\phi$ . Средний медианный диаметр частиц (по счету) в подпробах песчаного осадка колеблется около  $3,3\phi$ , а размах значений не превышает  $0,5\phi$ . Некоторые пробы (например, II.5 и IV.5) имеют практически одинаковые параметры распределения.

**Рис. 3.5.** Кумулятивные кривые распределения размера частиц по слоям в четырех пробах донного осадка из б. Витязь

В изученных послойных пробах осадка выделены следующие типы частиц: минеральные; раковины и фрагменты раковин моллюсков; фрагменты макрофитов, скелетов иглокожих, покровов ракообразных, трубок полихет; фораминиферы; диатомовые водоросли; мшанки; неидентифицируемые частицы и животные.

Вещественный состав частиц различен как в разных пробах, так и в разных слоях одной пробы. Наиболее распространенный тип биогенных частиц — фрагменты раковин моллюсков и макрофитов. В целом состав частиц с глубиной осадка изменяется незакономерно.

Доля минеральных частиц в пробах с песка составляет 60–90 % от общего числа частиц и не зависит от глубины залегания слоя. В мелких фракциях такие частицы преобладают, в более крупных могут доминировать как минеральные, так и биогенные частицы. В пробе I.1 (заиленный грунт) доля минеральных частиц не превышает 20 % от их общего состава.

Таким образом, вертикальная микромасштабная вариабельность размерного и вещественного состава поверхностного слоя консолидированного песчаного осадка толщиной 3–6 мм по глубине незначительна и при анализе закономерностей питания эпибентических голотуррий-депозитофагов может не приниматься во внимание. На заиленных грунтах, как отмечалось, граница ППС с подлежащим осадком не выражена, что увеличивает неопределенность оценки доступных для захвата голотуриями частиц.

Размерный и вещественный состав поверхностного слоя донного грунта был детально исследован в б. Витязь и у берегов островов Попова и Русского; одновременно анализировали содержимое кишечника собранных на этих участках особей дальневосточного трепанга (см. пп. 3.2.2 и 5.1). На твердых грунтах отбираемые пробы соответствовали ППС, на гальке и песке в них присутствуют и частицы из подлежащих слоев осадка.

Характер распределения размера частиц в пробах с трех основных типов грунта — валунного, галечного и песчаного — различался, причем различия между первыми двумя типами выражены слабо (рис. 3.6). При использовании взвешивания фракций кривые, характеризующие размер частиц с валунов, отражают резкий сдвиг в сторону крупнозернистости, обусловленный присутствием значительной доли частиц крупнее  $-1,25\phi$ . Средний медианный диаметр частиц, отобранных на валунах, составляет  $0,29\phi$ , на гальке  $0,96\phi$ , на песке  $2,53\phi$ .

**Рис. 3.6.** Кумулятивные кривые распределения размера частиц в поверхностном слое грунта (слева в каждой паре графиков) и в содержимом кишечника дальневосточного трепанга (справа): А — валуны; В — песок; С — галька (прибрежье о. Русский); D — галька (б. Витязь)

При использовании метода счета частиц различия в размерном составе проб, отобранных на валунном и галечном грунтах, значительно снижаются. В этих пробах преобладают зерна средней крупности. Пробы с песчаного грунта отличаются несколько более высоким содержанием мелких частиц. Средний медианный диаметр частиц, отобранных на валунном, галечном и песчаном грунтах, составляет  $2,59$ ,  $3,08$  и  $3,10\phi$  соответственно.

Анализ вещественного состава показал, что наиболее распространенный тип биогенных частиц в грунтах исследованного района — раковины моллюсков и их фрагменты (рис. 3.7). Разнообразием типов биогенных частиц выделяются пробы из б. Витязь, содержание ракуши в них составляет менее 50 %. В пробах с прибрежья о. Русский наиболее разнообразен вещественный состав осадка с валунов. Здесь в заметном количестве присутствуют такие относительно редкие типы биогенных частиц, как трубки полихет и фрагменты домиков баланусов. Ракуши сравнительно мало — менее 50 % от общего числа биогенных частиц. Самыми бедными в этом отношении оказались пробы с галечника — ракуша в них составляет до 95 %. На песчаных грунтах значительную роль, помимо ракушечного материала, играют остатки зостеры.

Пробы, отобранные на валунах и гальке, сходны по распределению минеральных и биогенных частиц. Доли минеральных зерен в каждой размерной

**Рис. 3.7.** Вещественный состав проб донного осадка и содержимого кишечника дальневосточного трепанга:

*A* — валуны; *B* — песок; *C* — галька (прибрежье о. Русский); *D* — галька (б. Витязь)

Для каждого типа грунта слева — пробы осадка, справа — содержимое кишечника. Нижние прямоугольники — содержание минеральных частиц в отдельных размерных фракциях (слева) и в пробе в целом (справа), верхние прямоугольники — содержание частиц в биогенной подпробе в отдельных размерных фракциях (слева) и в подпробе в целом (справа). Здесь и на рис. 3.9 приняты следующие обозначения: 1 — минеральные частицы; 2 — трубки полихет; 3 — раковины и фрагменты раковин моллюсков; 4 — известковые водоросли; 5 — неизвестковые водоросли; 6 — мшанки; 7 — фораминиферы; 8 — агрегаты мелких частиц; 9 — спикулы иглокожих; 10 — неидентифицируемые частицы; 11 — диатомовые; 12 — альционарии; 13 — домики усоногих; 14 — фрагменты кораллов; 15 — фрагменты панцирей ракообразных; 16 — губки

фракции почти одинаковы — 70–90 %. В пробах с песчаного грунта крупные и мелкие фракции значительно различаются по содержанию минеральных частиц. Так, во фракциях крупнее 0φ минеральные частицы практически отсутствуют, тогда как в более мелких фракциях их 80–90 %.

**Распределение бактерий и диатомовых.** Поверхностный слой осадков представляет собой метаболически наиболее важную часть всей их толщи. Здесь сосредоточена основная масса бактерий, микрофитобентоса, микро- и мейофауны. В числе организмов, населяющих верхний слой осадка, наиболее представительны бактерии и диатомовые водоросли. Несмотря на то что эти организмы в значительной степени определяют трофическую ценность субстрата, данные об их пространственном распределении в поверхностной пленке осадка в литературе отсутствуют.

Исследование в б. Витязь показало, что биомасса бактерий и диатомовых водорослей в ППС, рассчитанная на единицу площади дна, различалась на разных станциях на 3–4 порядка (Левин и др., 1991). Биомасса бактерий на песчаных грунтах оказалась несколько выше, чем на каменистых, тогда как на илистых резко, на порядок, возростала. Содержание диатомовых на иле также велико, однако на камнях оно в общем снижается незначительно (на одной из станций зарегистрированы даже максимальные значения); самая низкая биомасса отмечена на песчаных грунтах.

Этот же показатель, но рассчитанный на единицу объема собранного осадка, остается на разных станциях относительно стабильным, хотя и прослеживается некоторая тенденция к его увеличению для бактерий в ряду камни—песок—ил. Содержание диатомей в единице объема осадка на песке и иле практически не различается, на твердых грунтах оно несколько выше, но порядок величин тот же.

На большинстве станций наблюдалась определенная тенденция к обратной зависимости между биомассой бактерий и диатомей; в результате величины суммарной биомассы двух рассматриваемых групп остаются довольно близкими — крайние значения лежат в пределах 3,6–25,4 мг·мл<sup>-1</sup>.

Зарегистрированные величины плотности бактерий в поверхностной пленке грунта относятся к максимальным величинам, отмеченным для морских осадков (Dale, 1974; Сорокин, 1977), плотность и биомасса диатомовых была

на уровне средних для прибрежных вод значений (Бодяну, 1979; Taasen, Høisaeter, 1981).

Учет численности бактерий по толщине поверхностного слоя песчаного грунта на трех станциях дал следующие величины:

Слой осадка, мкм	Число бактерий, $10^9$ кл.мл <sup>-1</sup>		
0–20	12,5	10,8	11,8
20–50	7,6	—	15,5
50–200	2,9	10,5	13,6
200–500	—	10,5	—
500–1000	0,1	—	—

Таким образом, их содержание наиболее высоко в микрослое толщиной 20 мкм, соответствующем на данных станциях подвижному поверхностному слою. Уже в располагающемся непосредственно под ним микрослое содержание бактерий снижается вдвое, а на глубине 100–1000 мкм — в 20–100 раз.

Несмотря на то что в последние годы появились данные о распределении бактерий в грунте, «разрешающая способность» использованных в этих работах методов деления осадка по толщине недостаточна. Стандартные способы отбора проб трубками позволяют оперировать вертикальной шкалой с градациями в сантиметрах, только в исключительных случаях — в миллиметрах, тогда как у поверхности грунта выраженные изменения в количестве бактерий могут наблюдаться уже на глубине десятков микрометров. Приведенные результаты указывают на важность получения информации о выраженности подвижного поверхностного слоя грунта и содержании в нем бактерий и организмов микрофитобентоса при исследовании питания животных-депозитофагов.

### 3.2. СОСТАВ ПИЩЕВЫХ ЧАСТИЦ

Содержимое кишечника голотурий принято именовать пищевыми частицами; указанный термин применяется и в настоящей работе. Однако необходимо иметь в виду, что значительную, а иногда и подавляющую долю подобных «пищевых» частиц голотурии не способны переваривать и усваивать, следовательно, они не являются пищей. Тем не менее изучение содержимого кишечника — основной метод трофологического анализа и этой группы; он позволяет оценивать такие важные параметры, как скорость переваривания пищи, избирательность питания и др.

Поскольку понятие «пищевые частицы» в применении к депозитофагам носит весьма условный характер, содержание понятия «пищевой спектр» голотурий принципиально отличается от смысла, обычно вкладываемого в него в трофологии. Например, вид, способный использовать очень широкий размерный спектр «пищевых» частиц осадка, вовсе не обязательно должен иметь и широкий пищевой спектр в общепринятом смысле этого термина.

Для гранулометрической характеристики небольших по объему проб содержимого кишечника стандартные методы ситового и седиментационного анализа неприменимы, поэтому необходимо использовать микроскопические

методы. Но даже если размер пробы позволяет выполнить ситовой анализ, для сравнения распределения частиц по размерам с использованием статистических методов (например, критерия  $\chi^2$ ) возникает необходимость измерения не массы, а количества частиц в размерных фракциях, что также требует использования специальных приемов.

Замечу, что в большинстве случаев, когда требуется гранулометрическая характеристика осадка (в геологии, седиментологии, литологии и др.), используемые методы направлены, как правило, на исследование естественного комплекса частиц, формирующихся под влиянием определенных физических условий в месте отбора пробы. В таких случаях конкретный тип кривой распределения частиц по крупности можно рассматривать как интегрирующую характеристику истории образования донного осадка (Кочемасов, Поярков, 1980). Содержимое же кишечника голотурий, даже собранных на однотипных участках, только у некоторых видов отражает состав близкого по генезису и условиям образования осадка. У значительного числа видов, в частности обладающих суточной ритмичкой пищевого поведения, содержимое кишечника представляет собой объединенную пробу разнородных частиц, собранных, например, на вершине колонии кораллов и у ее основания, на поверхности и в глубине осадка, и т. д.

### 3.2.1. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Анализировали содержимое кишечника свежееотловленных животных и в пробах, фиксированных 70% -ным этанолом или 4% -ным формалином. Предварительно пробу просматривали под биноклем или подвергали агрегатному анализу (Левин, 1987а). Пробы массой свыше 10 г обрабатывали по методике, описанной в п. 3.1.1. При анализе проб меньшего объема их после обработки диспергатором равномерно распределяли на предметном стекле; состав и размер частиц определяли под микроскопом.

Динамику численности бактериальных клеток в кишечнике дальневосточного трепанга определяли у особей, собранных в прол. Старка зал. Петра Великого. Немедленно после поимки у взрослых животных вызывали эвизидериацию инъекцией в полость тела пресной воды. Выброшенный кишечник делили на три отдела и помещали в стерильные флаконы. Не позднее двух часов после поимки из содержимого переднего и заднего отделов отбирали навеску для прямого счета микроорганизмов на фильтрах. Молодь трепанга вскрывали, и содержимое кишечника равномерно распределяли на предметном стекле, здесь же проводили окрашивание и подсчет.

### 3.2.2. ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ ТРЕПАНГ

Дальневосточный трепанг в пределах своего обширного ареала обитает на участках разного типа; соответственно весьма разнообразен и состав используемых этой голотурией частиц осадка. Трепанг потребляет разнородный по генезису и размеру материал, самые крупные частицы из кишечника имели характерный размер до 12 мм (Левин, 1982а). Параметры размерного распределения частиц из кишечника голотурий, отобранных на грунтах



разного типа (валуны и скалы, галька, песок), несколько различаются (см. рис. 3.6).

Кривые распределения размеров частиц осадка с твердых грунтов, полученные по результатам взвешивания, отражают незначительное присутствие частиц крупнее  $-1,25\phi$  и некоторое преобладание зерен средней крупности. Относительно мелкие частицы отмечены и в пробах с песка. На галечном грунте кривые сдвинуты в сторону среднеразмерных частиц при значительном содержании крупных. Средний медианный диаметр частиц в кишечнике трепанга с валунов составляет  $2,25\phi$ , с гальки  $0,60\phi$  и с песка  $2,28\phi$ .

Различия в характере распределения частиц в пробах с грунтов разного типа, зарегистрированные методом счета, выражены значительно слабее. Средний медианный диаметр для голотурий с валунного грунта составляет  $3,11\phi$ , галечного  $2,50\phi$  и песчаного  $2,96\phi$ . При использовании метода наблюдается резкое (в 2–3 раза) сужение обобщенного размаха варьирования размера частиц в пробах по сравнению с величинами, зарегистрированными взвешиванием фракций (табл. 3.1).

Таблица 3.1. Основные характеристики гранулометрического состава проб содержимого кишечника дальневосточного трепанга и поверхностного слоя донного осадка

Район	Пробы	Количество	Метод	$Md_{\phi}$		$\sigma_{\phi}$	
				Крайние значения	$\Delta$	Крайние значения	$\Delta$
О. Русский, о. Карамзина	Кишечник	310	М	-0,44–3,55	3,99	0,49–2,15	1,66
	Грунт	12	С	2,10–3,18	1,08	0,10–1,26	1,16
Б. Витязь	Кишечник	8	М	-0,50–2,93	3,43	0,39–1,62	1,23
			С	1,75–3,07	1,32	0,28–1,20	0,95
	Грунт	12	М	-0,40–1,70	2,10	0,68–1,92	1,24
			С	2,00–3,50	1,50	0,55–1,17	0,62
			М	-1,15–1,50	2,65	0,60–1,67	1,07
			С	2,30–3,30	1,00	0,64–1,20	0,56

Примечание. М — по результатам взвешивания; С — по результатам счета.

Отмечу, что индивидуальная масса частиц определенного размера (характеризующая их плотность) в крупных фракциях содержимого кишечника дальневосточного трепанга существенно выше, чем указанный показатель у тропических голотурий (см. ниже). Так, средняя масса одной частицы ситового размера 1 мм в кишечнике трепанга из зал. Петра Великого составляет  $1,9 \pm 1,5$  мг, а у пяти видов голотурий из зал. Нячанг —  $1,4 \pm 0,3$  мг. В мелких фракциях значимой разницы в плотности частиц не обнаружено.

В содержимом кишечника трепанга в исследованных районах выделены следующие типы частиц: минеральные; раковины и фрагменты раковин моллюсков; фрагменты водорослей и морских трав, скелетов иглокожих, домиков баланусов; фораминиферы; диатомовые водоросли; мелкие ракообразные и их покровы; трубки полихет; известковые водоросли; мшанки; агрегаты мелких частиц; неидентифицируемые частицы и организмы.

Вещественный состав частиц в кишечнике трепанга различен как в пробах с разнотипного грунта, так и в пределах каждой из трех групп проб (см. рис. 3.7). В большинстве случаев преобладающий тип биогенных частиц —

раковины и фрагменты раковин моллюсков. В пробах из б. Витязь в более мелких фракциях по сравнению с крупными снижается содержание раковин моллюсков и увеличивается доля диатомей и неидентифицируемых частиц. В других пробах соответствующую зависимость проследить не удалось, поскольку резко преобладающие раковины моллюсков «забивают» другие типы частиц.

Различия в составе частиц в кишечниках голотурий с грунтов разного типа проявляются и при анализе соотношения минеральных и биогенных частиц. В пробах, отобранных с твердого грунта, наблюдается тенденция к дефициту крупноразмерных минеральных частиц. Количество минеральных частиц повышается от крупных фракций к мелким. В целом содержание минеральных частиц в кишечнике здесь невелико — 27–50 % от общего количества частиц в пробе.

В кишечнике голотурий с галечного грунта минеральные частицы составляют более половины общего их количества. Крупные фракции (свыше 1 мм) представлены в основном биогенными частицами, более мелкие — почти полностью минеральными. В пробах из б. Витязь увеличение содержания в кишечнике трепанга биогенных частиц наблюдается либо в крупных фракциях, либо в мелких, либо в тех и других одновременно.

В пробах, отобранных на песке, минеральные частицы крупнее  $0\phi$  отсутствуют, а размера  $1,3\phi$  представлены незначительно. Во фракциях мельче  $2,3\phi$  минеральные частицы резко преобладают (80–90 %) над биогенными. В среднем в пробах этого грунта минеральные частицы составляют около 50 % от общего количества.

### 3.2.3. ТРОПИЧЕСКИЕ ASPIDOCHIROTIDA

У голотурий, обитающих на коралловых рифах Индо-Вестпакифики, наибольшая относительная масса содержимого кишечника зарегистрирована у *Labidodemas rugosum* и *Holothuria atra* — соответственно 243 и 105 % массы кожно-мышечного мешка. У других видов этот показатель значительно ниже — от 10 до 80 %.

Ширина пищевого гранулометрического спектра (ПГС) у отдельных видов *Aspidochirotida* значительно различается (табл. 3.2). Наибольший медианный диаметр частиц  $-2,6\phi$  (6,1 мм) зарегистрирован у *H. atra*, наименьший  $-3,3\phi$  (0,1 мм) — у *A. lecanora*, *B. argus* и *P. graeffei* и *S. variegatus*. Максимальный размах  $Md_{\phi}$  ( $4,9\phi$ ) частиц отмечен у *H. atra*, наименьший ( $0,2\phi$ ) — у *H. strigosa*.

Таблица 3.2. Ширина пищевого гранулометрического спектра и распределение тропических *Holothuriidae*

Вид	Источник данных	Число особей	$Md_{\phi}$	$\Delta Md_{\phi}$	Величина ареала *	Распределение на рифе **
<i>Actinopyga echinites</i>	Сд	3	0–2,3	2,3	11	II
	Rob	1–9	0–1,3	1,3		
	Mas	–	2,8			
<i>A. lecanora</i>	Сд	18	0,7–2,3	1,6	10	II
	Yam	20–30	3,3			
	Rob	1–9	3,3±0			
<i>A. mauritiana</i>	Сд	19	0,7–2,2	1,5	14	III

Продолжение табл. 3.2

Вид	Источник данных	Число особей	$Md_{\phi}$	$\Delta Md_{\phi}$	Величина ареала *	Распределение на рифе **
<i>Bohadschia argus</i>	Lawr	5	2,3			
	Сд	12	0,9-2,1	1,2	8	II
	Rob	1-9	3,2±0			
	Mas	-	0,3			
<i>B. bivittata</i>	Yam	20-30	1,3		3	-
	Rob	1-9	0,7-1,7	1,0		
<i>B. tenuissima</i>	Сд	15	0,2-0,5	0,3	9	I
<i>B. vittensis</i>	Сд	1	1,7		7	I
	Yam	20-30	1,0			
<i>Parvimensis graeffei</i>	Сд	24	2,1-2,3	0,2	5	I
	Rob	1-9	2,3-3,3	1,0		
<i>Labidodemas semperianum</i>	Сд	5	-1-1,8	2,8	6	I
<i>L. rugosum</i>	Сд	4	-2,9-1,1	4,0	7	I
<i>Holothuria (A.) coluber</i>	Сд	3	0,8-2,3	1,5	3	I
	Rob	1-9	0,7-2,3	1,4		
<i>H. (A.) pyxis</i>	Сд	2	-1,0-0,7	1,7	3	I
<i>H. (H.) atra</i>	Сд	21	-2,6-2,3	4,9	15	III
	Yam	160	0,2-1,3	1,1		
	Rob	1-9	1,0-1,7	0,7		
	Lawr	17	-1,6-2,3	3,9		
	Mas	-	1,5			
<i>H. (H.) edulis</i>	Сд	11	-1,0-2,3	3,3	11	III
	Yam	20-30	1,3			
	Rob	1-9	1,7-2,3	0,6		
<i>H. (L.) pardalis</i>	Сд	9	1,0-2,3	1,3	15	II
<i>H. (M.) fuscocinerea</i>	Сд	1	0,5		10	I
	Rob	1-9	1,7±0			
<i>H. (M.) leucospilota</i>	Сд	13	-1,7-1,0	2,7	16	I
	Rob	1-9	0,3-2,3	2,0		
	Lawr	10	-2,0			
	Sl	6	1,3			
	Mas	-	2,2			
<i>H. (M.) pervicax</i>	Сд	8	0,3-2,3	2,0	12	I
<i>H. (S.) cinerascens</i>	Сд	14	-2-0	2,0	13	III
	Sl	50	0,4			
	Сд	1	2,3		4	I
<i>H. (S.) flavomaculata</i>	Yam	40-60	1,7-2,3	0,6		
	Сд	14	1,3-2,6	1,3	12***	II
	Ham	5	1,3-2,3	1,0		
<i>H. (Th.) arenicola</i>	Ham	5	1,2-1,9	0,7		
	Сд	10	-0,8-1,0	1,8	15	I
<i>H. (Th.) impatiens</i>	Сд	12	1,1-2,2	1,1	15***	II
	Sl	14	2,3			
	Сд	2	0,5-0,7	0,2	2	I

Примечание. Сд — собственные данные; Rob — Roberts, 1979; Mas — Massin, Doumen, 1986; Yam — Yamapouti, 1939; Lawr — Lawrence, 1980; Sl — Sloan, 1979; Ham — Hammond, 1981, 1982b.

\* Число районов Индо-Востпаифики, где отмечено присутствие вида (Clark, Rowe, 1971, с дополнениями).

\*\* Число зон (подзон) рифа: I = 1 + 3; II = 4 + 6; III = 7 + 10.

\*\*\* Обитает также в Атлантическом океане.

Основную долю заглатываемых частиц составляют обломки кораллов, коралловый песок, членики известковых водорослей, раковины брюхоногих моллюсков, фрагменты панцирей и иглы морских ежей (Левин, 1979б). Реже встречаются терригенные частицы, фрагменты неизвестковых водорослей и другие компоненты. При микроскопическом исследовании тонких фракций в большинстве проб были обнаружены спикулы губок и голотурий, фораминиферы, частицы детрита.

Вещественный состав макрочастиц в большинстве групп голотурий значительно варьируется не только у разных видов, но и у особей одного вида из разных местообитаний. Особенно разнообразно содержимое кишечника голотурий, собранных в прилегающих к берегу зонах рифа, в первую очередь в прибрежной части зарифовой лагуны. В составе пищевых частиц обитающих в этой зоне *H. cinerascens*, *H. flavomaculata*, *H. leucospilota* встречаются крупные терригенные частицы, различные остатки наземного происхождения. В кишечнике *H. erinaceus* с защищенного каменистого пляжа о. Эфате (Новые Гебриды) найдены крупные (12×2 мм) фрагменты зеленых водорослей.

Для выяснения зависимости размерных характеристик и состава пищевых частиц от размера голотурий было проанализировано содержимое кишечника *H. (Th.) hilla* (табл. 3.3). Голотурий собирали в двух районах, резко различающихся по условиям: в прибрежной части зарифовой лагуны окаймляющего рифа о. Уполу (Западное Самоа) и в полузащищенной внутренней лагуне атолла Южный Ниланду (Мальдивские острова) с чисто коралловыми осадками. Видно, что на ранних стадиях роста голотурий наблюдается увеличение размера потребляемых частиц, тогда как при дальнейшем росте животных размер пищевых частиц может даже снижаться.

Таблица 3.3. Состав пищевых частиц (%), используемых особями *Holothuria hilla* равного размера

Сухая масса тела, г	Md <sub>φ</sub>	Размер частиц, φ-единицы			Компоненты
		<-1,0	-1,0-4,0	>4,0	
<b>о. Уполу, Западное Самоа</b>					
2,5	0,5	9,4	89,7	0,9	М, Н, Т
6,2	-0,3	30,1	69,9	0	Т, М
13,4	0,3	13,7	86,2	0,1	К, Н
18,2	0,8	10,1	89,6	0,3	Х, К, П
18,9	0,1	5,8	94,2	0	К, П
19,1	-0,7	41,0	58,9	0,1	Х, П
В среднем	0,1±0,5	18,3±14,0	81,4±1,4	0,2±0,3	
<b>о. Южный Ниланду, Мальдивские острова</b>					
6,1	1,0	4,2	95,8	0	Х, П
7,5	-0,5	39,6	60,4	0	Х, П
10,9	-0,7	39,7	60,3	0	Х, П
26,1	-0,1	26,5	73,3	0,2	Х, П
В среднем	-0,1±0,8	28,0±1,7	73,0±16,7	0,1±0,1	

Примечание. М — раковины моллюсков, Н — неидентифицируемые частицы, Т — терригенные частицы, К — обломки кораллов, Х — халимеда, П — известковый песок.

Детальное исследование состава пищевых частиц пяти видов аспидохитид из зал. Нячанг показало, что характер распределения размеров частиц в пробах, определенный по результатам взвешивания фракций и по счету частиц, резко различается (табл. 3.4). Если в первом случае размах  $Md_{\phi}$  составляет 3,83 $\phi$  и  $\sigma_{\phi}$  — 1,69 $\phi$ , то во втором 0,68 и 0,35 $\phi$  соответственно. В некоторых пробах разница в характере размерного распределения частиц, определяемого двумя способами, особенно существенна.

Таблица 3.4. Основные характеристики распределения размеров частиц в содержимом кишечника голотурий из зал. Нячанг по результатам взвешивания (М) и счета частиц (С)

№ пробы	Вид	Район	Метод	$Md_{\phi}$	$M_{\phi}$	$\alpha_{\phi}$	$\alpha_{2\phi}$	$\beta_{\phi}$	$\sigma_{\phi}$	$H$
1	<i>Actinopyga lecanora</i>	б. Кауда	М	1,43	1,51	0,24	-0,35	1,44	0,33	0,50
			С	2,06	1,98	-0,14	-0,09	0,43	0,58	0,42
2	<i>Holothuria atra</i>	»	М	-0,14	0,06	0,14	0,11	0,50	1,44	0,94
			С	2,32	2,45	0,33	-0,08	1,28	0,39	0,26
3	То же	»	М	1,00	0,43	-0,34	-0,38	-0,30	1,69	0,95
			С	2,47	2,62	0,34	-0,38	0,99	0,44	0,19
4	»	о. Тортю	М	-0,26	-0,20	0,04	-0,02	0,67	1,49	0,92
			С	2,32	2,34	0,04	-0,37	1,09	0,50	0,29
5	<i>H. leucospilota</i>	о. Роше Нуар	М	0,62	0,11	-0,26	-0,49	0,36	1,95	0,89
			С	2,47	2,62	0,34	0,08	0,85	0,44	0,14
6	То же	То же	М	0,07	0,18	0,07	-0,09	0,48	1,56	0,91
			С	2,32	2,45	0,33	-0,04	1,24	0,39	0,20
7	»	»	М	-1,77	-0,84	0,46	0,65	0,22	2,02	0,95
			С	2,25	2,06	-0,38	-0,38	1,24	0,50	0,34
8	»	о. Тортю	М	0,07	0,12	0,05	0,16	1,02	0,89	0,72
			С	2,18	1,83	-0,55	-0,83	1,19	0,65	0,44
9	<i>H. edulis</i>	о. Роше Нуар	М	0,86	0,71	-0,12	-0,26	0,39	1,29	0,85
			С	2,32	2,34	0,04	-0,28	1,00	0,50	0,34
10	»	о. Тортю	М	1,29	0,74	-0,36	-0,44	0,40	1,51	0,90
			С	2,40	2,53	0,32	0,27	0,63	0,41	0,15
11	<i>Pearsonothuria graeffei</i>	»	М	2,06	1,49	-0,53	-0,67	0,61	1,07	0,75
			С	2,74	2,69	-0,14	-0,62	0,81	0,37	0,16
12	<i>Stichopus chloronotus</i>	о. Роше Нуар	М	0,42	0,29	-0,08	-0,14	0,27	1,55	0,96
			С	2,40	2,50	0,23	-0,39	0,88	0,44	0,26
13	То же	То же	М	0,86	0,46	-0,25	-0,49	0,46	1,60	0,91
			С	2,18	2,12	-0,08	0,39	0,44	0,72	0,41
14	»	о. Тортю	М	0,51	0,64	0,08	0	0,27	1,49	0,84
			С	2,40	2,50	0,23	-0,39	0,89	0,44	0,22

Примечание.  $H$  — нормированная энтропия гранулометрического распределения (Романовский, 1977).

В дендрограмме, построенной по результатам кластерного анализа (рис. 3.8), из шести выделенных групп четыре объединяются по месту сбора. Однако следует учитывать, что при этом методе обработки практически не принимаются во внимание частицы крупнее 2–3 мм; такие частицы составляют существенную долю массы пробы, но их численная доля пренебрежимо мала.

**Рис. 3.8.** Диаграмма сходства размерного распределения частиц из кишечника голотурий из зал. Нячанг

Цифры по горизонтали соответствуют номерам проб в табл. 3.4

При сравнении предельных размеров пищевых частиц картина иная (табл. 3.5). Так, у *A. lecanora* и *P. graeffei* максимальный размер заглатываемых частиц 2 мм, у *H. edulis* и *S. chloronotus* — 3 мм, у *H. atra* — 5–7 мм, а наиболее крупные частицы (7–8 мм) отмечены в кишечнике *H. leucospilota*.

Использованные показатели сортировки — дисперсия и энтропия — хорошо согласуются друг с другом (см. табл. 3.2). 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, тогда как при анализе по счету частиц их следует рассматривать как хорошо и умеренно сортированные.

В содержимом кишечника рассматриваемых видов были выделены следующие типы частиц: минеральные; известковый песок; фрагменты кораллов, раковин моллюсков, домиков баланусов, панцирей крабов, мшанок, трубок полихет, известковых и неизвестковых водорослей; иглы и фрагменты скорлупы морских ежей; спикулы альционарий и губок; фораминиферы; неидентифицируемые животные и их остатки.

Состав частиц в содержимом кишечника разных видов голотурий сходен во всех пробах, собранных на одном участке (рис. 3.9). Для проб из района о. Роше Нуар характерно значительное количество спикул альционарий и обломков домиков баланусов, о. Тортю — фораминифер и обломков кораллов; проба из б. Кауда резко выделяется преобладанием фораминифер. Доля известкового песка наиболее высока в пробах с о. Тортю (65,8–99,0 %), несколько ниже — с о. Роше Нуар (41,9–99,8 %) и из б. Кауда (50,0–99,6 %).

**Рис. 3.9.** Вещественный состав содержимого кишечника голотурий из зал. Нячанг:

A — *Holothuria leucospilota*; B — *H. atra*; C — *H. edulis*; D — *Stichopus chloronotus*; E — *Actinopyga lecanora*; F — *Pearsonothuria graeffei*

Для каждого вида слева — пробы с о. Роше Нуар, справа — с о. Тортю (кроме пробы D из б. Кауда). Остальные обозначения как на рис. 3.7

Индивидуальные массы частиц соответствующих размеров в отдельных пробах довольно близки (см. табл. 3.5). Исключение составляют *A. lecanora* и *P. graeffei*, у которых (особенно у второго вида) частицы в кишечнике существенно легче, чем у других исследованных видов. Это, по-видимому, связано с тем, что среди захватываемых этими голотуриями частиц осадка преобладают фораминиферы.

**Таблица 3.5.** Число частиц (верхние цифры) и средняя масса одной частицы (мг, нижние цифры) в размерных фракциях содержимого кишечника голотурий.

Вид	Район	Ситовой размер частиц, мм									
		<0,25	0,25	0,5	1	2	3	5	7	8	
<i>Actinopyga lecanora</i>	б. Кауда	390372	299348	10323	499	19	1	0	0	0	
		0,014	0,061	0,23	0,9	3,6	14				
<i>Holothuria leucospilota</i>	о. Роше Нуар	970021	77705	14285	2644	433	60	9	4	1	1360
		0,005	0,070	0,28	1,7	6,4	26	102	407		
То же	о. Тортю	316832	95045	47785	11028	581	67	5	2	0	
		0,009	0,073	0,44	1,9	5,7	23	91	360		
<i>H. atra</i>	о. Роше Нуар	450968	57950	9318	2495	326	59	5	0	0	
		0,005	0,064	0,27	1,4	6,2	25	91			
То же	о. Тортю	690316	119613	28588	7987	1323	223	21	6	0	
		0,006	0,69	0,51	1,6	7,0	28	110	450		
<i>H. edulis</i>	о. Роше Нуар	72086	13692	3371	386	29	3	0	0	0	
		0,006	0,065	0,26	1,3	4,3	17				
То же	о. Тортю	597008	32679	6331	946	124	12	0	0	0	
		0,005	0,070	0,28	1,5	6,4	26				
<i>Pearsonothuria graeffei</i>	"	832650	46174	6648	696	23	0	0	0	0	
		0,005	0,032	0,18	0,8	2,8					
<i>Stichopus chloronotus</i>	о. Роше Нуар	303311	59811	10677	1422	195	43	3	0	0	
		0,004	0,062	0,28	1,6	6,3	26	92			
То же	о. Тортю	1244342	139600	24429	5255	537	27	1	0	0	
		0,006	0,050	0,37	1,6	6,0	24	96			

### 3.3. ГИДРОДИНАМИЧЕСКИ ЗНАЧИМЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВЫХ ЧАСТИЦ

Содержимое кишечника аспидохиротид представляет собой в большинстве случаев относительно небольшие по объему наборы частиц с различной степенью сортировки; среди них могут встречаться единичные очень крупные зерна. Результаты гранулометрического анализа показывают, что в этом случае предпочтительнее определение массы частиц. Например, в пробе 5 (см. табл. 3.4) масса всего двух «камней» размером свыше 7 мм каждый составляет 21 % от массы пробы и, естественно, эти два зерна определяют весь «облик» распределения.

Известно, что переход от массовых долей к числу зерен приводит к радикальному изменению графиков распределения: при этом статистическая значимость мелких зерен возрастает, а крупных снижается (Методы..., 1984). К сожалению, все известные работы по гранулометрическому составу содержимого кишечника и избирательности 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 с известными гранулометрическими параметрами (например, Hammond, 1981), или исследование питания голотурий на локальных участках дна с заведомо однородным осадком.

Использование метода счета частиц при анализе содержимого кишечника показало, что размах медианного диаметра потребляемых эпибентических голотуриями частиц неожиданно мал: для тропических видов это 2,06–2,74ф, среднее значение (2,35±0,16)ф; для дальневосточного трепанга 2,00–3,50ф, среднее значение (2,87±0,37)ф. Столь узкий диапазон варьирования одного из наиболее значимых показателей размерного распределения частиц, к тому же совпадающий у видов, обитающих в совершенно разных условиях, не может быть случайным.

Это становится особенно очевидным, если учесть, что характерный медианный диаметр используемых голотуриями частиц осадка очень близок к величине 2,47ф (0,18 мм); зерна же таких размеров обладают своеобразным гидродинамическим качеством: для них пороговая сдвигающая скорость минимальна (Inman, 1949; Sanders, 1958). Таким образом, основная масса используемых голотуриями частиц относится к размерной категории, наиболее легко перемещающейся придонным потоком (рис. 3.10).

**Рис. 3.10.** Гидродинамические характеристики частиц из содержимого кишечника голотурий

Сплошными линиями показан диапазон медианного диаметра частиц (по результатам счета) из кишечника голотурий из зал. Нячанг, штриховыми — то же дальневосточного трепанга. График критической сдвигающей скорости разноразмерных частиц осадка заимствован из работы Inman, 1949

В то же время необходимо иметь в виду, что вещественный и размерный состав содержимого кишечника голотурий, определяемый после дезагрегирования проб (а именно таким методом были получены все обсуждаемые выше результаты), в значительной степени формально характеризует используемый этими животными материал. Применение методов анализа,



позволяющих сохранять агрегаты частиц (Левин, 1987а), дает возможность существенно дополнить приведенные сведения.

Было установлено, что наиболее распространенный в содержимом кишечника голотурий тип агрегатов — фекальный материал. Чаще других встречаются овальные пеллеты в мягкой или относительно жесткой оболочке. Такие пеллеты обнаружены практически во всех просмотренных кишечника голотурий из всех районов. Обычно их число невелико, однако в некоторых случаях оно может быть весьма значительным. Так, у *H. edulis*, собранной у подножия о. Роше Нуар летом 1985 г., овальные пеллеты составили  $56 \pm 8$  % (по объему) содержимого кишечника. Довольно много их было летом и в пище других видов голотурий из зал. Нячанг. Зимой у тех же видов из тех же районов пеллеты встречались единично.

В содержимом кишечника голотурий из умеренных вод помимо овальных пеллет, образуемых в основном планктонными организмами, встречаются и другие типы фекального материала — шарики полихет, цилиндрические фекалии двустворчатых моллюсков и др., что соответствует значительному количеству этих образований в поверхностном слое осадка (см. п. 3.1.1). Несомненно, что фекальные комочки планктонных (в тропиках) и бентосных (в высоких широтах) организмов — очень важный, а в некоторых случаях основной источник потребляемого голотуриями ОВ. Высокое содержание этих образований, имеющих развитую поверхность и очень небольшой остаточный вес, повышает гидродинамическую подвижность пищевого материала.

Таким образом, значительную часть потребляемого голотуриями и выводимого с их фекалиями материала составляют частицы, свободно перемещающиеся под действием самого незначительного движения наддонного слоя воды. Сам процесс питания голотурий-депозитофагов не приводит к значимому изменению гидродинамических характеристик потребляемого ими материала и не отражается на легкости его перераспределения по поверхности дна.

## Глава 4. ПРОЦЕСС ПИТАНИЯ ГОЛОТУРИЙ-ДЕПОЗИТОФАГОВ

### 4.1. КОРМОДОБЫВАТЕЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

#### 4.1.1. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В ходе подводных наблюдений отмечали кормовые перемещения, позы, принимаемые животными при питании, функционирование пищедобывательных органов и другие особенности пищевого поведения. Основной объем наблюдений выполнен на дальневосточном трепанге *Apostichopus japonicus* (Левин, Шипилов, 1982).

Для изучения перемещения трепанга в естественных условиях на девяти полигонах, различающихся гидрологическими условиями и характером грунта, подобрали группы из 3–4 голотурий, располагающихся на расстоянии 1,5–3 м друг от друга. Полигон тщательно очистили от имеющихся фекалий трепанга и отметили положение животных на грунте, втыкая в песок маркированные штыри. Через 1–3 ч водолаз отмечал новое положение голотурий на грунте штырем и наносил его на планшет, подсчитывал количество и измерял длину выделенных фекалий и собирал их (раздельно от каждой особи). После окончания наблюдений животных с полигона собирали, взвешивали и определяли объем содержимого кишечника.

Для прямого определения скорости движения дальневосточного трепанга на участках с различающимися кормовыми условиями было разработано устройство, позволяющее вынудить голотурию повторно пройти участок с «выеденным» кормовым слоем. Долгое время такие попытки были безуспешны, поскольку не удавалось подобрать материал стенок аппарата, не обладающий «краевым эффектом». Опыты с материалами, которые, по литературным данным (Thomas, Hermans, 1985), препятствуют прикреплению амбулакральных ножек иглокожих, — это несколько типов винилпласта, текстолит, оргстекло, полиэтилен, другие пластмассы, различные синтетические пленки — оказались неудачными. Был опробован также ряд отпугивающих средств, но они, эффективно препятствуя заполнению голотурий на стенку, существенно влияли на поведение животных.

Возникла идея создания стенки из очень тонких «прутьев», толщина которых меньше поперечника присоски амбулакральной ножки, что не позволяет ножке закрепиться на субстрате. Основой изготовленного с использованием этой идеи устройства (рис. 4.1) является коридор, стенки которого образованы П-образными рамками с натянутыми на них горизонтально через 10 мм нитями (капроновая леска). Голотурии, даже крупные, легко могут преодолеть щель, равную расстоянию между нитями, но из-за недостатка тактильных раздражителей от нитей животные, по-видимому, не воспринимают нити как препятствие и не пытаются проходить между ними. Достоинством устройства является и то, что из-за «гидродинамической прозрачности» стенок полностью отсутствует краевой эффект — накопление взвеси в углах, образованных стенкой и грунтом.

**Рис. 4.1.** Схема эксперимента по определению скорости повторного прохождения голотуриями участка дна с «выеденным» пищевым слоем:

1 — стартовый манеж; 2 — экспериментальный коридор; 3 — коридор возврата; 4 — выходной (контрольный) коридор; 5 — дверца коридора возврата; 6 — дверца манежа

Слева направо — последовательные стадии эксперимента. Шпильками показаны глухие стенки, штриховыми — стенки из нитей. Относительная ширина коридора для наглядности преувеличена

Основная методическая особенность эксперимента — обеспечение «добровольности» действий голотурий. Устройство размещают на дне, и несколько голотурий помещают в стартовый манеж; дверца манежа открыта, дверца экспериментального коридора закрыта (см. рис. 4.1). После того как одно из животных входит в экспериментальный коридор, дверцу манежа закрывают. Голотурия, пройдя экспериментальный участок, попадает в поворотный коридор, открывает дверцу и вновь попадает на экспериментальный участок, а затем в выходной (контрольный) коридор. Экспериментатор отмечает время прохождения экспериментального и контрольного коридоров (назначение последнего — оценка влияния «привыкания» животного к аппарату).

Для выяснения механизма захвата частиц щупальцами голотурий на дно аквариума помещали смеси частиц различного размера и формы. Использовали естественный песок различной крупности, молотый кирпич, гранулы силикагеля. Готовили смеси двух типов: а) частицы в отдельных фракциях имели одинаковый ситовой размер, но различались по плотности; б) частицы различались по размеру и плотности, но имели одинаковую гидравлическую крупность (скорость осаждения в спокойной воде). «Гидродинамически однородные» смеси готовили, высыпая в высокий цилиндр с водой смесь частиц и периодически отбирая частицы, осевшие за одинаковое время.

В качестве естественного корма использовали детрит из нескольких видов макрофитов и биоотложения (фекалии, псевдофекалии) двустворчатых моллюсков, преимущественно мидии Грея и приморского гребешка. Биоотложения накапливали в специальных установках.

Питание закапывающихся видов — *Scoliodotella lindbergi* и *Paracaudina ransonetii* наблюдали в вертикальной кювете из параллельно расположенных стекол, расстояние между которыми регулировали в соответствии с размерами животных (рис. 4.2).

Траекторию движения анализировали у *A. japonicus* (б. Витязь) и у *H. atra* и *H. leucospilota* (зал. Нячанг). Перемещения регистрировали двумя методами: 1) располагая над животными квадратную раму 1×1 м с ножками высотой 10 см и отмечая изменения положения животных относи-

**Рис. 4.2.** Исследование процесса питания *Paracaudina ransonetii*:  
А — воронка, образующаяся в ходе питания; В, С — разные стадии закапывания

тельно координатной сетки, образованной натянутыми на раму шнурами (Levin et al., 1987); 2) обозначая траекторию маркированными штырями (на мягком грунте) или бирками (на твердом). Положение животных отмечали через 10–30 мин; продолжительность наблюдений 4–18 ч.

Данные обрабатывали оценивая отклонения полученных характеристик движения от предусматриваемых моделью случайных перемещений по методике, предложенной А. Уддервудом (Underwood, 1977); при анализе угловых данных употребляли также некоторые менее мощные, но удобные для вычисления тесты, используемые в круговой статистике (Batschelet, 1981).

Помимо анализа элементов траектории определяли обобщенный показатель ее извилистости. Формализованная оценка траектории движения животных представляет собой частный случай характеристики геометрических фигур неправильной формы, которая интересует специалистов самого разного профиля — географов, ландшафтоведов, геологов, металловедов, гистологов и др. Большинство предложенных ими приемов — неоднократно и независимо «вновь открываемые» зависимости, в общем виде введенные в практику научных исследований еще в 1933 г. геологом А. А. Глаголевым и в 1950 г. металлографом С. А. Салтыковым (Левин, 1987а).

Методы, которые используются (или могут использоваться) для обобщенной характеристики траектории движения голотурий, можно условно разделить на две группы: включающие прямое измерение траектории или ее изображения (Агафонов, 1982; Викторов, 1986) и не предусматривающие такого измерения (Hammond, 1982a; Reddings et al., 1983; Берлянт, 1986; Викторов, 1986).

В настоящей работе использован способ оценки извилистости показателем  $T$  (Koehler, 1984), который можно отнести к первой группе методов. Коэффициент интенсивности, или «тщательности» [thoroughness], поиска вычисляли по формуле

$$T = 1 - \exp[-4LW/(\pi D^2)],$$

где  $L$  — длина траектории движения;  $W$  — ширина полосы выедания;  $D$  — диаметр наименьшей окружности, описанной вокруг изображения траектории (все измерения в одних единицах).

#### 4.1.2. МЕХАНИЗМ ЗАХВАТА ПИЩЕВЫХ ЧАСТИЦ

К числу проблем, наиболее существенных для понимания закономерностей пищевого поведения голотурий-депозитофагов, следует отнести выяснение способа захвата этими животными пищевых частиц. При его описании у разных авторов (Webb et al., 1977; Massin, 1979; Bouland et al., 1982; Roberts, Бруссе, 1982) имеются серьезные разногласия. По моим наблюдениям, при накладывании щитка щупальца на субстрат захваченными оказываются находящиеся на наружной поверхности грунта частицы, размер которых не превышает определенной величины. Решающее значение при этом имеет именно размер, а не масса частиц. Я неоднократно наблюдал, например, как фрагменты водных растений, имеющие в воде ничтожный остаточный вес, оставались на дне после подъема щупалец, тогда как значительно более тяжелые частицы грунта захватывались.

Многю был предложен (Левин, 1982а) следующий простой механизм захвата частиц (рис. 4.3). При накладывании на субстрат щитка нодулы на его поверхности проникают между частицами. При сокращении щупальца частицы, оказавшиеся защемленными между нодулами, отрываются от субстрата, чему способствует сжатие щитка «в кулак». Если площадь пищевого объекта превышает определенную величину, щупальце как бы скользит по его поверхности и объект не захватывается. Не захватываются также и частицы, остаточный вес которых превышает «грузоподъемность» щупальца. Реальность описанного механизма подтверждается обратной зависимостью между размером щупалец аспидохиротид и размером используемых ими частиц грунта (Левин, 1980) — ее легко объяснить тем, что для сбора равного объема более мелких частиц необходимо собирать их с большей площади.

Рис. 4.3. Схема механизма захвата пищевых частиц щупальцами голотурий-депозитофагов

Удерживаемые щупальцем частицы зачернены

Относительно недавно (Cameron, Fankboner, 1984) на щупальцах аспидохиротид была обнаружена клейкая слизь, наличие которой ранее отрицалось. Роль адгезии в удержании захватываемых объектов с определенностью не выяснена; по-видимому, для мелкоразмерных частиц и агрегатов она может быть существенной. Таким образом, способ захвата пищевых частиц щупальцами аспидохиротид можно определить как комбинированный механико-адгезионный.

В других группах голотурий механизм захвата частиц может отличаться от описанного. У крупных синаптид отмечен своеобразный способ функционирования щупалец, подгребающих частицы преимущественно «тыльной» стороной (Lawrence, 1987). Голотурии, щупальца которых лишены нодул (закапывающиеся аподиды и мольпадииды), защемляют частицы «пальцами», а также загребают их в ротовое отверстие. Непосредственные наблюдения за питанием закапывающейся голотурии *Scoliodotella lindbergi* показали, что ее щупальца забирают частицы сверху, снизу и по сторонам, образуя перед ротовым концом животного полость, в которую оно затем и перемещается.

Толщина слоя осадка, захватываемого эпибентическими голотуриями, для животных одного размера зависит от типа и размера частиц на поверхности субстрата. Разовый объем захватываемого щупальцами осадка относительно стабилен. Общая толщина выедаемого осадка на конкретных участках маршрута определяется толщиной питательного слоя. Если она меньше толщины разового захвата, щупальца снимают только один слой субстрата; если больше — захват повторяется на том же участке и снимается следующий слой.

При относительном изменении толщины питательного слоя принципиально возможны два варианта изменения пищевого поведения. По первому толщина захвата уменьшается (увеличивается) на пропорциональную величину, а относительная скорость движения не меняется; по второму — тол-

щина снимаемого слоя остается неизменной, тогда как скорость снижается (возрастает). Какой из этих вариантов поведения реализуется, зависит от конкретных условий участка (однако нетрудно убедиться, что моментный объем заглатываемого материала в обоих случаях одинаков).

#### 4.1.3. ПИЩЕВЫЕ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ

Общие закономерности перемещений голотурий, связанных с добыванием пищи, удобно рассмотреть на примере наиболее полно изученного вида — дальневосточного трепанга.

Дальневосточный трепанг относится к числу видов голотурий, питающихся в течение суток непрерывно. Сравнение наполнения кишечника в разное время у одной и той же особи выполнить практически невозможно, поэтому приходится использовать данные, относящиеся к разным животным из одной выборки. Тем не менее можно с достаточной уверенностью утверждать, что наполнение кишечника в течение суток остается стабильным; следовательно, интенсивность перемещений трепанга не имеет циркадной изменчивости. Примерно постоянную в течение суток двигательную активность этого вида показали и прямые наблюдения за его перемещением (табл. 4.1).

Таблица 4.1. Расстояние, пройденное пятью особями дальневосточного трепанга в разное время суток, см

Время суток	За время между наблюдениями					За 1 ч
	Масса тела, г					
	160	190	140	130	160	
	Объем содержимого кишечника, см <sup>3</sup>					
	8,0	9,0	8,9	5,0	9,6	
12,20–14,00	25	40	40	25	7	16±8
14,00–15,30	20	6	43	33	7	15±11
15,30–17,00	50	5	25	23	0	14±13
17,00–18,30	35	15	25	35	4	15±9
18,30–20,00	20	20	39	20	7	14±8
20,00–21,30	20	18	50	5	9	14±12
21,30–01,00	62	8	66	40	29	12±7
01,00–02,30	35	21	3	35	31	17±9
02,30–04,00	7	40	5	25	5	11±11
04,00–05,30	43	59	13	17	19	20±13
05,30–07,00	31	34	10	31	16	17±7
07,00–08,30	0	2	16	42	2	8±11
08,30–10,00	18	3	40	82	6	20±22
10,00–11,30	35	0	38	32	0	14±13
11,30–13,00	64	0	55	18	0	18±20
Общее расстояние, см	465	271	468	463	142	—

На ровном грунте движения голотурий носят, по-видимому, полностью случайный характер (см. ниже). Попад на вытянутые неровности рельефа — выступающие из песка камни, трещины в скале и др. — животные некоторое время движутся вдоль них, но затем, как правило, резко отклоняются в сторону. Из-за извилистости траектории несмотря на довольно значительный путь, проходимый животными, суточный ареал особи относительно невелик и обычно не превышает нескольких десятков квадратных метров.

При питании на относительно ровном субстрате голотурии значительное время остаются на одном месте, изгибая только переднюю половину тела. Очистив участок дна перед собой, трепанг передвигается на  $1/3-1/2$  длины тела, и цикл повторяется. При питании в щелях, трещинах, а также на ровном грунте с очень небольшой толщиной пищевого слоя, очищенная площадь имеет форму более или менее извилистой полосы, ширина которой примерно равна ширине тела животного.

Многолетние подводные наблюдения показали, что пищевое поведение трепанга мало зависит от плотности его поселения. Группы, или «стада» животных этого вида во многих случаях совершают согласованные перемещения, связанные с добыванием пищи, — кормовые миграции. Мечение голотурий показало, что миграции наиболее выражены в группах, занимающих скальные выходы у открытых мысов, участки песчаного грунта с невысокой степенью заиливания и другие районы с ограниченными кормовыми ресурсами. На участках с небольшой толщиной питательного слоя животные передвигаются иногда на очень значительные расстояния, но затем возвращаются; таким образом, район, занимаемый стадом, остается постоянным.

Потребляемый трепангом верхний слой осадка или взвесь, осевшая на поверхности твердых субстратов, через определенное время полностью восстанавливаются. Скорость восстановления определяется интенсивностью осадконакопления и биомодификации осевших частиц, а также процессами дефрагментации фекальных шнуров голотурий и реколонизации их микроорганизмами.

Анализ длины и ориентации отрезков траектории движения при групповых перемещениях тропических видов и дальневосточного трепанга показал, что во всех наблюдаемых случаях выполнялись два основных условия модели случайных перемещений: случайные углы и экспоненциальное распределение дистанций. В большинстве случаев отмечены и независимость длин и направлений последовательных перемещений. Отсутствие отклонений характеристик движения от предусматриваемых моделью случайных перемещений показал и анализ индивидуальных траекторий голотурий (рис. 4.4).

Рис. 4.4. Круговые диаграммы траекторий движения *Apostichopus japonicus* (А) и *Holothuria atra* (Б)

Точки соответствуют ориентации отрезков траектории через 30 мин (А) и 2 ч наблюдения (Б). Стрелкой обозначен средний результирующий вектор. Распределение на всех диаграммах не отклоняется от равномерного при  $\alpha=0,05$

Измерение извилистости маршрутов тропических видов обнаружило тенденцию к увеличению показателя интенсивности поиска  $T$  с увеличением толщины поверхностного микрослоя, но статистически различия недостоверны. Значительно ярче эта тенденция выражена у дальневосточного трепанга. На «пятнах» с повышенным содержанием пищевых частиц  $T$  достигает 0,69. В результате снижения скорости и увеличения числа поворотов возрастает время пребывания голотурий в пределах кормовых пятен; в лабораторном эксперименте с дальневосточным трепангом при относительной доле таких пятен 50 % от общей площади время пребывания на них животных достигало 83 %.

В то же время для голотурий характерны «неожиданные» (внешне немотивированные) изменения направления движения и выходы за пределы кормового пятна. Характер движения на «бедных» участках очень неустойчив. Чаще это направленные перемещения с очень высокой скоростью (у дальневосточного трепанга — до  $7,2 \text{ м} \cdot \text{мин}^{-1}$ ), иногда — активные поисковые действия (изгибание тела, перевороты), резко повышающие  $T$  — до  $0,86 \text{ м} \cdot \text{мин}^{-1}$ , во время питания  $T$  в таких случаях составляет  $0,08-0,30 \text{ м} \cdot \text{мин}^{-1}$ .

Случайный характер перемещений по поверхности дна отмечен и у других видов: *Isostichopus badiotus* и *Holothuria mexicana* (Hammond, 1982a), *Parastichopus (=S.) californicus* (Da Silva et al., 1986). По-видимому, это характерно для всех подвижных голотурий.

Подводные наблюдения за кормовыми перемещениями дальневосточного трепанга показали, что на илистых грунтах с хорошо выраженным пищевым слоем скорость движения животных достоверно ниже, чем на песчаных и смешанных, где этот слой тоньше (табл. 4.2).

Результаты, полученные в эксперименте (табл. 4.3), показывают, что скорость движения трепанга при повторном прохождении экспериментального коридора значимо выше, чем при движении по нетронутому участку. Замеры скорости в контрольном коридоре позволяют утверждать, что изменение ско-

Таблица 4.2. Интенсивность питания дальневосточного трепанга на грунтах разного типа

№ наблюдения	Тип осадка	Масса кожно-мышечного мешка, г	Скорость движения, см·ч <sup>-1</sup>	Объем содержимого кишечника, см <sup>3</sup>	Фекалии, выделяемые за 1 ч	
					Объем, см <sup>3</sup>	Масса, г
1	Ил	117±2	4,3±1,2	11,5±2,8	2,5±0,3	3,5±0,4
2		128±11	9,6±1,3	7,5±0,1	3,0±0,4	2,3±0,4
В среднем на иле			8,2±1,2	9,9±1,8	2,7±0,2	2,8±0,3
3	Песок	188±17	16,8±3,5	10,7±1,4	3,1±0,4	2,9±0,3
4		150±10	30,3±6,1	8,5±2,0	2,1±0,4	3,0±0,4
В среднем на песке			21,8±3,4	9,8±1,2	2,7±0,3	2,9±0,2
5	Песок с камнями	165±27	3,3±0,3	8,2±1,7	3,2±0,6	3,0±0,3
6		110±19	6,7±1,8	6,7±1,2	2,4±0,6	3,8±0,3
7		143±21	10,1±2,0	6,9±1,4	2,1±0,3	3,1±0,5
8		137±3	25,8±3,7	7,9±2,7	4,2±0,4	3,5±0,3
В среднем на песке с камнями			11,6±1,6	7,0±0,8	3,0±0,2	3,4±0,2
В среднем на трех типах грунта			14,3±1,5	8,3±0,7	2,8±0,2	3,2±0,1



Таблица 4.3. Скорость движения дальневосточного трепанга в экспериментах с повторным прохождением участка дна, см·ч<sup>-1</sup>

№ опыта	Масса тела, г	1-й проход	2-й проход	Контрольный проход
Длина коридора 0,3 м, температура воды 16,3–18,4 °С				
1	410	11,6	14,6	8,4
2	320	8,9	16,6	8,2
3	305	8,1	15,2	7,2
4	290	10,2	16,8	11,6
5	210	7,4	10,5	6,1
6	320	8,7	12,9	8,8
7	215	9,8	11,9	4,2
В среднем		9,2±1,4	14,1±2,4	7,1±3,5
Длина коридора 1 м, температура воды 17,1–18,1 °С				
1	265	6,7	8,4	7,1
2	310	11,8	14,7	12,0
3	320	14,9	16,7	15,1
4	215	8,3	10,3	6,1
5	160	9,2	14,6	7,6
6	170	7,1	9,9	5,7
7	205	9,0	11,2	10,9
8	310	9,6	11,3	6,4
В среднем		9,6±2,7	12,1±2,9	8,9±3,4

рости не связано с «привыканием» животных к экспериментальной установке и, таким образом, целиком обусловлено трофическими свойствами субстрата. Различия в скорости прохождения установки при длине коридора 0,3 м выражены сильнее, чем в метровом коридоре. По-видимому, во втором случае из-за значительности времени прохождения длинного коридора (до 15 ч за проход) становится существенным влияние естественного восстановления пищевого слоя.

Вывод о зависимости скорости движения трепанга от кормовых условий участка подтверждается и характером расположения на грунте фекальных комочков. Правда, сам по себе последний не позволяет выявить указанную зависимость; нетрудно убедиться, что такая же картина будет наблюдаться и в случае равномерного движения голотурий. Однако измерения показали, что при питании трепанга на разных грунтах часовой объем пропускаемого через кишечник грунта относительно постоянен (см. табл. 4.2), а это возможно только при ускорении движения животного на «бедных» участках с тонким пищевым слоем и замедлении на «богатых».

Сведений о скорости движения других видов голотурий в литературе немного (табл. 4.4), а сравнение скорости пищевых перемещений на различающихся пищевой ценностью субстратах выполнено только А. Маскэт (Muscat, 1983) для *P. parvimensis*. Она показала, что на каменистом грунте, где содержание  $C_{орг}$  в осажденной взвеси составляет 12–14 %, скорость движения особей этого вида почти втрое ниже, чем на песке ( $C_{орг} = 6,6$  %). Таким образом, в соотношении пищевых условий участка и скорости перемещения особей этого вида проявляется та же закономерность, которая отмечена у дальневосточного трепанга.

Таблица 4.4. Скорость движения некоторых видов Aspidochirotida

Вид	Скорость движения		Источник
	в единицах, указанных в источнике	см·ч <sup>-1</sup>	
<i>Holothuria atra</i>	0-4 м·сут <sup>-1</sup>	0-16,7	Yamanouti, 1939
	3,5-52 м·сут <sup>-1</sup> (песок)	14,6-216,7	
<i>H. mexicana</i>	8-40 см·ч <sup>-1</sup>	8-40	Uthicke, 1994 Hammond, 1982
	<u>25 см·мин<sup>-1</sup></u>	<u>1500</u>	
<i>H. thomasi</i>	4-26 см·ч <sup>-1</sup>	4-26	Собств. данные Собств. данные
	<u>12 см·мин<sup>-1</sup></u>	<u>720</u>	
<i>Astichopus multifidus</i>	0,25-1,86 м·мин <sup>-1</sup>	1500-11160	Glynn, 1965
<i>Isostichopus badiotus</i>	5-40 см·ч <sup>-1</sup>	5-40	Hammond, 1982
<i>Parastichopus californicus</i>	0,75-9,6 м·сут <sup>-1</sup>	3,1-40	Da Silva et al., 1986
<i>P. parvimensis</i>	4 м·ч <sup>-1</sup>	400	Parker, 1921
	45-53 см·ч <sup>-1</sup> (песок)	45-53	Muscat, 1983
<i>Stichopus chloronotus</i> *	15,3 см·ч <sup>-1</sup> (камни)	15,3	Kropp, 1982
	8,2±3,9 <u>см·мин<sup>-1</sup></u>	492±234	
	39,2±4,6 <u>см·мин<sup>-1</sup></u>	<u>2352±342</u>	
<i>S. horrens</i> *	13,7±5,7 <u>см·мин<sup>-1</sup></u>	27,2	Uthicke, 1994 Kropp, 1982
	<u>69 см·мин<sup>-1</sup></u>	822±342	
<i>S. variegatus</i>	0-6,5 м·сут <sup>-1</sup>	0-27,1	Yamanouti, 1939
	9-50 м·сут <sup>-1</sup> (песок)	37,5-208,3	

Примечание. Подчеркнутые величины — некормовые перемещения.

\* В лабораторных опытах.

Обратная зависимость скорости движения от обилия пищевых объектов свойственна, по-видимому, не только голотуриям, но и другим иглокожим (Russo, 1979). Для морских звезд, морских ежей и в меньшей степени для голотурий-депозитофагов весьма характерны паузы в движении. Объяснение указанных перерывов применяемой некоторыми хищниками тактикой «движение—остановка» (Campbell, 1984) совершенно не убедительно. Однако она полностью согласуется с теоретической моделью питания животных в условиях недостаточной обеспеченности пищей (Ханин и др., 1978).

## 4.2. ИНТЕНСИВНОСТЬ И ДИНАМИКА ПИТАНИЯ

### 4.2.1. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Показателем интенсивности питания является величина рациона (в экологическом понимании этого термина; Ивлев, 1955). Здесь под рационом понимается общая масса (объем) заглатываемых частиц независимо от их генезиса.

Рацион определяли в полевых и лабораторных условиях по объему и (или) массе выделенных в единицу времени фекалий. Сезонные изменения интенсивности питания дальневосточного трепанга оценивали определяя относительную массу кишечника и его содержимого.

Скорость прохождения пищи через кишечник трепанга определяли двумя методами: 1) на дно перед питающимся животным наносили тонкий слой частиц, отличающихся по цвету от основного грунта; 2) вычисляли отношение объема (массы) выделенных за единицу времени фекалий к общему объему (массе) содержимого кишечника. Выполнено 36 серий замеров.

Наличие у голотурий водных легких позволяет использовать для контроля за их активностью методы, неприменимые к большинству групп беспозвоночных. Мною использован метод регистрации объема прокачиваемой через водные легкие воды с использованием колпачка, надеваемого на заднюю часть тела голотурии (Левин, Гочаков, 1979; Левин, 1982а). Поскольку укрепляемая на животном аппаратура отражается на его поведении, в дальнейшем был разработан бесконтактный метод, основанный на оптической регистрации вызванных дыхательными движениями голотурий колебаний поверхности воды в экспериментальном сосуде (Левин, Хмель, 1988).

Величина необходимой для обеспечения нормального питания эпибентических голотурий кормовой площади определяется комплексом факторов, из которых основные — размер тела животного, ширина полосы захватываемого субстрата, скорость переваривания пищи, траектория и скорость движения, плотность поселения животных на участке, характер распределения пищи, скорость восстановления использованного ресурса, общая стратегия питания отдельных особей и группы в целом. Некоторые из этих показателей доступны для прямого измерения, тогда как о других можно получить только косвенную информацию.

Литература по пространственной организации питания животных, в частности об использовании ими ресурса кормовой площади вообще, крайне скудна. Эксперименты, подтверждающие зависимость интенсивности потребления пищи от ее запасов, выполнены преимущественно на позвоночных. В. С. Ивлев (1955) показал, что интенсивность питания и затраты энергии на сбор корма у рыб отчетливо зависят от его концентрации. На многих видах травоядных млекопитающих установлено (Абатуров, 1979), что количество корма, который успевают собрать животные, уменьшается почти пропорционально уменьшению запаса корма.

На голотуриях, как и вообще на подвижных депозитофагах, такие работы не проводились. Мною была предпринята попытка выяснить некоторые закономерности потребления голотуриями распределенного на площади пищевого материала.

#### 4.2.2. ЗАВИСИМОСТЬ ИНТЕНСИВНОСТИ ПИТАНИЯ ОТ ПАРАМЕТРОВ ДВИЖЕНИЯ ГОЛОТУРИЙ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПИЩИ

Как было показано выше, движение всех исследованных представителей эпибентических голотурий соответствует модели случайных перемещений. Это дает возможность использовать при анализе эффективности питания голотурий на различно распределенном пищевом материале некоторые общие зависимости, в частности установленные В. Бейли и А. Николсоном (Bailey, 1931; Nicholson, 1933; Nicholson, Bailey, 1935).

Основной результат исследования австралийских авторов — вывод соотношения

$$(U_1 - U)/U = 1 - e^{-S},$$

где  $U_1$  — число начально присутствующих на участке объектов;  $U$  — число объектов, не найденных особью после обследования участка площадью  $S$ .

Связь эффективности питания животных с распределением пищевого материала теоретически и экспериментально исследовал В. С. Ивлев (1955). Связь рациона  $r$  с плотностью пищевых организмов  $p$  он описал выражением, принципиально сходным с уравнением Бейли и Николсона,

$$r = R [1 - e^{-(\varepsilon p + k\zeta)}],$$

где  $R$  — максимальный рацион;  $\zeta$  — степень агрегированности пищевых объектов;  $\varepsilon$  и  $k$  — коэффициенты пропорциональности.

Близкое к уравнению Ивлева выражение вывел М. В. Пропп (1971) для динамики выедания запасов пищи морскими ежами:

$$P = e^{-MvbT/S},$$

где  $P$  — оставшаяся нетронутой площадь дна;  $M$  — количество животных;  $v$  — средняя скорость перемещения;  $b$  — ширина полосы выедания;  $T$  — время;  $S$  — площадь, занимаемая группой животных.

Если площадь, на которой питается животное, ограничена, существенное значение при расчетах приобретает пересечение им собственных маршрутов. Для круговой площадки зависимость относительной площади пересечений  $t - S_{\text{пер}}/b^2$  от относительной длины траектории  $l - L/R$  (где  $L$  — общая длина пути,  $R$  — радиус площадки) выражается степенной функцией (Левин, Шендеров, 1975).

Аналитические зависимости очень полезны при теоретическом исследовании процесса добывания корма животными. Однако для детального выяснения влияния характера распределения пищевого материала на интенсивность питания голотурий более перспективно имитационное моделирование на ЭВМ.

Были рассмотрены две модели питания подвижных эпибентических голотурий (на примере дальневосточного трепанга), разработанные на основе обсуждаемой в предыдущих разделах информации о кормодобывательной деятельности этих животных (Левин, Скалецкая, 1981). Результаты машинного эксперимента свидетельствуют о том, что наиболее стабильные условия питания дальневосточного трепанга складываются на участках, где запасы пищи рассредоточены отдельными пятнами на большой площади. Анализ распределения этого вида на донных участках показывает, что именно такое размещение осажженной органики наблюдается в тех типах ландшафта, на которых отмечены наиболее стабильные скопления дальневосточного трепанга.

#### 4.3. УСЛОВИЯ ПИТАНИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГОЛОТУРИЙ-ДЕПОЗИТОФАГОВ

Крайне своеобразный для крупных подвижных животных способ питания голотурий-депозитофагов, связанный с пропусканием через кишечник значительного количества донного осадка, обуславливает очень тесную связь этой группы организмов с характером распределения на дне осажденного материала. Отдельные виды голотурий существенно различаются способ-

ностью использовать пищевые запасы на участках дна с различными топографическими, седиментологическими и гидродинамическими условиями, что проявляется в характере распределения этих животных на участках дна разного типа.

Закономерности связи распределения голотурий-депозитофагов с условиями донных участков удобнее всего проследить на коралловых рифах с их четкой зональностью, наглядно проявляющейся в топографии, составе осадков и населения. Для анализа использованы представители сем. Holothuriidae — группы голотурий, по которой имеются наиболее представительные данные.

Для оценки связи пищевого гранулометрического спектра тропических видов с географическим распространением и распределением по профилю рифа были использованы собственные сборы 1971–1974 гг. (Левин, 1979а, б) и литературные данные (Yamanouti, 1939, о. Палау; Lawrence, 1980, Маршалловы острова; Roberts, 1979, Индонезия; Sloan, 1979, Сейшельские острова; Hammond, 1981, 1982b, Ямайка; Massin, Doumen, 1986, Новая Гвинея). При обработке данных Дж. Лоуренса и Н. Слоана использовали средние значения величин, не принимая во внимание их отклонений. Были проанализированы данные, относящиеся к 24 видам Holothuriidae.

Между размахом размеров используемых голотуриями пищевых частиц (см. табл. 3.2) и распределением этих организмов прослеживается отчетливая связь. Исследованные виды значительно различаются размерами ареала и количеством структурно-фациальных зон, в которых они обитают. В большинстве случаев между этими показателями наблюдается прямая зависимость; в то же время обнаружены виды, которым свойственно распределение в небольшом числе зон рифа при очень обширном ареале. Голотурии, имеющие небольшой видовой ареал, но представленные в значительном числе структурно-фациальных зон рифов, мною не встречены (рис. 4.5).

Рис. 4.5. Типы распределения голотурий на коралловых рифах:

A — *Holothuria strigosa*; B — *H. fuscocinerea*; C — *H. leucospilota*; D — *Actinopyga lecanora*; E — *H. atra*; F — «запрещенный» тип распределения

По мере увеличения размера ареала и числа структурно-фациальных зон рифа, в которых распределены голотурии, наблюдается тенденция к увеличению ширины пищевого гранулометрического спектра (ПГС). Виды, имеющие обширный ареал и в то же время представленные в различных типах местообитаний, имеют, как показывают собственные и литературные данные (см. табл. 3.3), и широкий ПГС, из чего можно заключить, что их распределение в значительной степени контролируется размером пищевых частиц. В то же время следует иметь в виду, что широкий ПГС вида может быть следствием двух принципиально различных факторов: широкого размаха состава частиц в локальном местообитании или же способности вида использовать субстраты, характерные для участков разного типа.

Группа видов, характеризующихся обширным ареалом, но обитающих в небольшом числе зон, имеет общую экологическую особенность — укрывающийся образ жизни. Несомненно, что для прячущихся и закапывающих-

ся голотурий связь состава пищевых частиц с распространением выражена слабее, чем у открыто живущих: *H. impatiens*, занимающая «сверхобширный» ареал, имеет узкий ПГС (размах медианного диаметра 1,0Ф), *H. leucospilota* — напротив, весьма широкий (4,3Ф). Укрывающимися являются и виды рода *Labidodemas*, эндемичного для Индо-Полинезийской провинции; этим голотуриям, ограниченно распределенным по профилю рифа, свойственен весьма значительный размах варьирования размера используемых пищевых частиц.

По данным Н. Слоана (Sloan, 1979), количество подходящих микроестообитаний для укрывающихся видов более важно, чем обилие пищи. Наличие убежищ (в том числе и грунта, пригодного для закапывания) для расселения таких животных имеет определяющее значение. Примером стенобионтных видов, занимающих весьма обширный ареал, являются *H. pardalis*, *H. hilla*, *H. impatiens*, *H. leucospilota*.

Несомненно, способность использовать частицы осадка, значительно различающиеся по размеру, — широкий пищевой гранулометрический спектр — является важным преимуществом. Такие виды имеют возможность в тех или иных конкретных условиях использовать «свободную» часть пищевого ресурса, что обеспечивает им преимущество в условиях диффузной конкуренции с видами, населяющими тот же участок.

Рассмотренные данные относятся к тропическим видам. Представительная информация о ПГС голотурий из умеренных вод имеется только для одного вида — дальневосточного трепанга. Размах медианного диаметра используемых этой голотурией частиц очень велик — в нашем материале 3,9Ф (см. табл. 3.1); из всех исследованных видов бо́льшая величина зарегистрирована только у *H. atra*. Дальневосточный трепанг характеризуется и очень обширным, вытянутым в меридиональном направлении ареалом. Таким образом, информация по этому виду подтверждает показанную выше взаимосвязь ширины ПГС эпибентических голотурий с размером видового ареала.

Сведений о морфологических и физиологических особенностях голотурий, позволяющих виду расширить пищевой спектр, очень мало. По моим данным (Левин, 1979в), у аспидохиротид верхний размер используемых пищевых частиц определяется размером щупалец: относительная масса этих структур и медианный диаметр заглатываемых частиц находятся в обратной зависимости. Общая масса щупалец взрослых особей дальневосточного трепанга составляет  $0,2 \pm 0,1$  % от массы кожно-мышечного мешка, у *S. chloronotus* этот показатель составляет  $1,8 \pm 0,2$  %, у *S. horrens*  $2,4 \pm 0,6$  %, у *S. variegatus*  $2,4 \pm 0,3$  %, у *Thelenota ananas*  $0,5 \pm 0,1$  %. Таким образом, дальневосточный трепанг имеет самые маленькие (относительно) щупальца среди исследованных стихопоид. Соответственно и размер пищевых частиц, которые способен использовать этот вид, самый значительный в сравнении с размером частиц, используемых другими представителями семейства.

Наблюдения над дальневосточным трепангом показывают, что наиболее значимые факторы, обуславливающие неравномерность распределения этого вида, — профиль дна и его рельеф. Из диаграмм плотности поселения трепанга на разрезах, выгнанных по нормали к берегу (рис. 4.6), следует, что на пологих выровненных склонах и горизонтальных площадках плотность поселения животных довольно стабильна. Участки резкого повы-

**Рис. 4.6.** Распределение дальневосточного трепанга на нескольких профилях подводного склона зал. Петра Великого

шения обилия («всплески» на диаграммах) соответствуют зонам, в которых придонные потоки меняют направление и (или) скорость, что способствует осаждению большого количества взвеси.

Наиболее плотные скопления дальневосточного трепанга отмечены в ландшафтах, которые несмотря на внешние различия имеют ряд существенных общих признаков. Грунт в них имеет две скелетные фазы, причем для скелета характерна ячеистая структура (Арзамасцев, Мурахвери, 1987). В толще таких грунтов не происходит свободного водообмена; их поверхность осложнена выступами скелетных элементов, являющимися ловушками для детрита (рис. 4.7).

**Рис. 4.7.** Распределение пищевого материала (на рисунках зачернен) в донных ландшафтах разного типа

Трепанг не встречается или малочислен на грунтах, имеющих хорошо промываемый водой ячеистый скелет и лишенных заполняющего материала. Отсутствие этого вида в ландшафтах нескольких типов можно объяснить недостаточной закоривающей способностью грунта (очень крупная особь трепанга с массой кожно-мышечного мешка 300 г весит под водой даже с наполненным грунтом кишечником всего 25–30 г). В отдельных случаях может наблюдаться дефицит неровностей грунта, необходимых в качестве убежищ и накопителей детрита.

Обязательное условие нормального питания голотурий-депозитофагов — обеспечение возможности пропускать через кишечник как органическое вещество, так и определенное количество «балластных» частиц. Оптимальное сочетание этих основных компонентов пищевого материала создается прежде всего на участках, где идет интенсивное осадконакопление, а именно: в указанных выше гидродинамически активных зонах — перегибах склона, выходах камней и скал, массовых поселениях прикрепленных животных и растений.

Особенно благоприятные условия питания складываются вблизи зарослей макрофитов, составляющих основную массу детрита, и поселений двустворчатых моллюсков и асцидий, фекальные материалы которых представляют собой превосходную питательную среду для развития микроорганизмов, потребляемых голотуриями. Именно мощное развитие биоотложений (представляющих собой, как мы видели, результат суммарного действия биологических и гидродинамических процессов) обеспечивает очень высокую плотность в поселениях дальневосточного трепанга на друзьях моллюсков и асцидий.

Как было показано в предыдущих разделах, для обеспечения оптимальных условий обитания голотурий-депозитофагов имеет значение не только характер пространственного распределения запасов пищи, но и ско-

рость их восстановления. Отличительная особенность прибрежной зоны моря — ведущая роль здесь гидродинамического фактора (Ионин и др., 1987).

Наблюдения на стационарных контрольных площадках в разных географических районах — в зал. Петра Великого, зал. Нячанг и на Кубе — показали, что восстановление «выеденного» голотуриями пищевого слоя происходит в основном за счет латерального перемещения пищевых частиц (включая и фекальные материалы самих голотурий) с локальных участков, где они присутствуют в избытке.

Перераспределение пищевого слоя осуществляется в основном периодическими штормами низкой и средней интенсивности (умеренные воды), течениями и приливо-отливными движениями воды (тропики). Несомненно, именно с таким характером поступления пищевого материала связана преимущественная представленность в кишечнике разных видов эпибентических голотурий частиц наиболее «мобильных» размеров.

Интенсивным механическим обновлением пищевого слоя, обусловленным движением воды совокупно с высокой скоростью «оборота» ОВ в тропических экосистемах (Zvyagintsev et al., 1988), можно объяснить необычайно высокую плотность поселения и биомассу эпибентических голотурий-депозитофагов на мелководье тропической зоны. Биомасса аспидохиротид в тропиках может достигать почти  $8 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$  (см. п. 6.4.1) — и это при очень незначительном «моментном» содержании ОВ в поверхностном слое грунта, характерном для указанных районов. Только в прибрежных водах возможно процветание таких голотурий-депозитофагов, как *Holothuria leucospilota* — животных, которые месяцами, а возможно и годами, не покидают ограниченного участка дна, собирая пищевые частицы в секторе, радиус которого меньше длины их тела. При этом фекалии голотурий настолько быстро разрушаются, что наблюдать их на грунте практически не удается.

Таким образом, определяющее значение для обеспечения пищей эпибентических голотурий-депозитофагов в прибрежной зоне имеет латеральное перераспределение органического вещества на поверхности дна перемещением воды, что возможно вследствие выраженной пространственной вариативности толщины пищевого слоя и наличия локальных «депо» пищевых частиц. Этим трофические для депозитофагов условия прибрежной зоны отличаются от таковых нижних горизонтов шельфа и больших глубин океана, где пространственная гетерогенность распределения ОВ значительно ниже, имеющиеся скопления пищевых частиц (в частности, фекальные образования) сохраняются долго и выеденный пищевой слой восстанавливается преимущественно поступлением «свежей» органики из придонной воды.



## Глава 5. ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ПИТАНИЯ И ТРОФИЧЕСКАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ МЕЛКОВОДНЫХ ГОЛОТУРИЙ

### 5.1. ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ПИТАНИЯ ГОЛОТУРИЙ-ДЕПОЗИТОФАГОВ

Избирательность (селективность) относится к числу важнейших параметров, характеризующих питание животных. От ее выраженности в наибольшей степени зависят стратегия использования животными запасов пищи, характер связей между организмами в сообществе и другие экологические показатели. Теоретические основы исследования избирательности питания заложил В. С. Ивлев, чей классический труд «Экспериментальное исследование питания рыб» (1955) оказал глубокое влияние на развитие трофологических представлений.

Та или иная степень избирательности объектов и условий питания свойственна всем без исключения живым организмам, и во многих случаях разногласия в оценке характера питания тех или иных видов животных объясняются тем, что сравнивались несовпадающие аспекты этого многогранного явления. Очень важный для упорядочения понимания феномена избирательности шаг сделал Д. Джонсон (Johnson, 1980). Он разделил процесс селекции на четыре иерархических уровня (порядка). Селекция порядка I — «выбор» животными физических и географических условий; в этих пределах селекция порядка II определяет отбор участков обитания; селекция порядка III включает использование местообитаний определенных типов, в частности кормовых участков; и, наконец, селекция порядка IV заключается в отборе определенных пищевых компонентов из числа представленных на этих участках.

Анализ литературы по избирательности питания иглокожих (обзоры: Feder, Christensen, 1966; Lawrence, 1975; Sloan, 1980; De Ridder, Lawrence, 1982; Jangoux, 1982; Massin, 1982a, b) показывает, что мнения исследователей о питании многих видов голотурий зачастую не совпадают. Это, несомненно, отражает реальные трудности оценки доступных для питания объектов. Специальное внимание заслуживает избирательность питания голотурий-депозитофагов, поскольку ее анализ наиболее сложен методически и разногласия в оценке наиболее велики.

#### 5.1.1. МЕТОДЫ ОЦЕНКИ ИЗБИРАТЕЛЬНОСТИ

**Прямые методы.** Для оценки избирательности питания животных в общем случае сравнивают состав доступного пищевого материала и содержимого кишечника. Применительно к депозитофагам для этого необходимо: отобрать в зоне питания животного пробу, состав которой максимально приближается к таковому используемого осадка; отобрать пробу содержимого кишечника; сравнить эти пробы по намеченным параметрам. Выяв-

ленные различия указанных проб по размеру, форме, плотности, химическому составу частиц трактуются как избирательность по тому или иному параметру.

Большинство работ по избирательности питания голотурий выполнены описанным традиционным и наиболее естественным методом — сравнением содержимого кишечника и «используемого голотуриями осадка». Последние слова заключены в кавычки, поскольку «используемый осадок» понимается (и, соответственно, отбирается) разными исследователями далеко не однозначно: «верхние миллиметры», «верхние сантиметры», просто «окружающий осадок» и др. Так как донные осадки по вертикали, как правило, гетерогенны по размеру и составу частиц (см. п. 3.1.2), в зависимости от используемого метода отбора проб показатели избирательности будут существенно различаться. Поэтому результаты оценки имеют смысл только при тщательном отборе «параллельных» проб осадка.

Данный метод, который можно назвать прямым, был использован при изучении питания дальневосточного трепанга. На нескольких станциях в б. Витязь и у о. Русского параллельно с отбором содержимого кишечника голотурий были взяты пробы грунта, на котором питались животные (см. пп. 3.1.2 и 3.2.2). Отбор осадка проводили пробоотборниками нескольких типов (см. пп. 3.1.1).

Сравнение состава потребляемой пищи. «Прямой» метод оценки избирательности имеет очевидный недостаток — его успех полностью определяется тем, адекватен ли состав частиц осадка, захватываемых пробоотборником и щупальцами животного. Обеспечение же такой адекватности сопряжено со значительными трудностями, и полностью устранить сомнения в идентичности работ столь разных устройств невозможно.

Однако возможен и принципиально иной подход к оценке избирательности — сравнение содержимого кишечника особой разных видов, потребляющих одинаковую пищу. Для его осуществления требуется, чтобы несколько видов голотурий совместно обитали на участке с относительно однородным субстратом, позволяющим считать, что в распоряжении животных был одинаковый по составу набор частиц осадка. Именно такие условия были обнаружены на двух участках зал. Нячанг — о. Роше Нуар и западном побережье о. Тортю (Дао Тан Хо, Левин, 1985; Левин, Дао Тан Хо, 1988).

Остров (скала) Роше Нуар с площадью надводной части в несколько десятков квадратных метров расположен у западного побережья о. Че (см. рис. 1.1). Подводная часть — обнаженная скальная плита, опускающаяся до глубины 15–20 м, где начинается песчаное плато с выходами валунов, а местами и зарослями кораллов. В понижениях плит располагаются галечно-песчаные наносы. Сессильная фауна летом представлена преимущественно миллепорами, зимой отмечены массовые поселения альционарий. Подвижная эпифауна представлена почти исключительно морскими ежами *Diadema setosum*.

Отмечены четыре вида голотурий. Самый многочисленный — *Stichopus chloronotus* — обитает по всей поверхности скалы. Значительно реже встречаются *Holothuria atra* и *H. leucospilota*. Эти виды чаще наблюдаются в понижениях с наносами, но обитают и на поверхности скалы. Единичные *H. edulis* обнаружены на песке у основания островка на глубине около 15 м. В прибрежье о. Тортю обнаружены совместно живущие указанные выше

виды голотурий. Кроме них здесь в значительном количестве представлен еще один вид — *Pearsonothuria graeffei*. Глубина в месте отбора проб 5–10 м, грунт — галька, песок, обломки кораллов. Вид *P. graeffei* отмечен преимущественно на «буреломе» мертвых и живых акропор, остальные виды — на песчаном грунте.

Выполненные мною в тропической зоне исследования проводились в значительно различающихся по условиям районах; тем не менее нигде более не удалось обнаружить участки, на которых совместно обитает четыре вида эписимических голотурий, существенно различающихся по составу используемых пищевых частиц. Пары *H. atra*—*H. leucospilota* и *P. graeffei*—*S. chloronotus* — явление довольно обычное, но совместное их обитание — случай, несомненно, крайне редкий. Не менее важно, что на отмеченных участках в зал. Нячанг, особенно на о. Роше Нуар, очень бедная «фоновая» фауна, что повышает однородность распределения органического вещества. Указанные обстоятельства позволили при анализе избирательности избежать отбора проб грунта и ограничиться сравнением состава пищевых частиц, потребляемых животными (Левин, Саяпина, 1988).

Для сравнения использовали также пробы содержимого кишечника *Actinopyga lecanora*, собранного в б. Кауда.

Анализ проб донного осадка и содержимого кишечника дальневосточного трепанга и тропических голотурий проводили по методике, рассмотренной в п. 3.1.1.

#### 5.1.2. ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ПИТАНИЯ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ТРЕПАНГА И ТРОПИЧЕСКИХ ГОЛОТУРИЙ

Сравнение состава частиц из кишечника дальневосточного трепанга и донного осадка в местах сбора голотурий показало, что их размерные параметры не совпадают (см. рис. 3.3). Так, в одной из пар параллельных проб медианный диаметр частиц содержимого кишечника (по результатам взвешивания фракций) составляет 3,55ф, а грунта — 0,43ф. На валунах и скалах все кривые проб содержимого кишечника лежат правее соответствующих кривых грунта, т. е. в первых содержание мелких частиц значительно ниже, чем во вторых. Содержание частиц крупнее — 1,25ф в грунте может достигать 70 %, а в содержимом кишечника их не более 5 %.

На галечных грунтах сравниваемые кривые различаются несколько меньше, особенно в случае заиливания поверхностного слоя грунта. За одним исключением, все графики содержимого кишечника также лежат правее графиков, характеризующих грунт. Содержимое кишечника голотурий с песчаного грунта состоит из частиц, характеризующихся большим медианным диаметром, чем в параллельных пробах грунта, и кривые размерного распределения частиц в первой группе проб лежат левее соответствующих кривых второй группы. В нескольких пробах с песка распределение размеров частиц в кишечнике и грунте довольно схожи.

При анализе кривых, полученных по результату счета частиц, сохраняются указанные тенденции при относительно меньшем различии параметров распределения в парах кишечник—грунт.

Вещественный состав биогенных частиц в кишечнике дальневосточного трепанга по сравнению с составом грунта в параллельных пробах с грунтов

всех типов меняется незакономерно, какого-либо «предпочтения» частиц того или иного типа не зарегистрировано (см. рис. 3.4). Присутствие частиц определенного типа в кишечнике четко обусловлено их содержанием в грунте, на котором питаются голотурии, например фрагменты домиков баланусов встречаются только в кишечнике трепанга, собранного на валунах.

В подавляющем большинстве случаев в содержимом кишечника трепанга снижается, по сравнению с донным осадком, доля минеральных частиц. Так, пробы, отобранные с валунов, на 65–70 % состоят из кварцевого песка, тогда как в кишечнике голотурий с этого же грунта его только 35–40 %, в пробах с галечного грунта указанное соотношение составляет 65–70 и 50–55 %, с песчаного — 75–80 и 50–53 % соответственно. В кишечнике голотурий с валунов и гальки почти нет минеральных частиц крупнее 0,063 мм, тогда как пробы донного осадка содержат значительную долю таких частиц.

Использование метода счета по сравнению с взвешиванием фракций значительно снижает разброс исходных данных как в пробах грунта, так и в содержимом кишечника (см. табл. 3.1), поэтому при анализе результатов по избирательности питания ему отдавалось предпочтение.

Размерный состав частиц в содержимом кишечника трепанга в большинстве случаев отличается от состава проб грунта, на котором он питается. Однако размерная избирательность при питании трепанга принципиально отличается от предсмагиваемой обсуждаемыми в литературе моделями. Большинство современных моделей питания депозитофагов предполагают преимущественный отбор более мелких частиц, обладающих большей относительной поверхностью и, соответственно, ассоциированных с большим количеством микроорганизмов (Taghon, 1982). Мои данные показывают, что тенденция к сбору более мелких частиц у дальневосточного трепанга проявляется только как частное явление, в исследованном материале — при питании на валунах.

Как было показано в п. 3.2.2, размерный состав частиц, отбираемых трепангом на грунтах самого разного типа, относительно стабилен. На грунтах, в поверхностном слое которых преобладают крупные зерна, состав захватываемых частиц смещается в сторону более мелких; если же в осадке преобладают мелкие частицы (например, на мелкозернистом песке), в содержимом кишечника их оказывается гораздо меньше, чем в грунте. Таким образом, размерный состав частиц, отбираемых дальневосточным трепангом в процессе питания, определяется не столько размерным распределением наличного состава частиц в данном осадке, сколько функциональными возможностями пищедобывательных структур — щупальцевого аппарата.

Сходные гранулометрические распределения частиц в разных пробах обеспечиваются частицами разного генезиса. В кишечнике трепанга обнаружены частицы всех типов, присутствующие в поверхностном слое грунта, на котором животное питается. Доля отдельных типов биогенных частиц меняется по сравнению с их представленностью в грунте незакономерно. Частицы больших размеров в кишечнике чаще являются биогенными, и их физические свойства отличаются от таковых минеральных частиц. Поэтому определенную избирательность трепанга в отношении размера частиц можно объяснить различиями в физических свойствах этих частиц (остаточный вес, текстура поверхности и др.), обуславливающими неодинаковые условия их захвата и удержания щупальцами.

На захват частиц существенно влияют их гидродинамические характеристики. Лабораторные опыты по кормлению дальневосточного трепанга искусственными смесями показали, что при использовании разноразмерных частиц одинаковой плотности практически во всех случаях наблюдался избирательный захват частиц определенного размера (конкретный размер «предпочитаемых» частиц в опытах с разными градициями плотности варьировался). В опытах же с «гидродинамически однородными» смесями размерный и вещественный состав содержимого кишечника был почти идентичен таковому пищевого материала, т. е. избирательность частиц в этом случае не проявлялась. Нет никаких оснований считать, что связь эффективности захвата частиц с их гидродинамическим качеством носит причинный характер; по-видимому, те же характеристики, которые определяют гидравлическую крупность частиц (соотношение площади поверхности и остаточного веса), значимы и для эффективности их захвата.

Коэффициенты сходства вещественного состава содержимого кишечника разных видов голотурий с одного участка оказались в большинстве случаев более высокими по сравнению с соответствующими показателями для конспецифичных особей с разных участков (табл. 5.1). Эта зависимость для *H. edulis* выражена менее отчетливо, что объясняется тем, что этот вид собран фактически за пределами о. Роше Нуар на песчаном субстрате. Наименьшее сходство с остальными пробами имеет содержимое кишечника *Actinopyga lecanora* из б. Кауда.

Максимальные размеры частиц осадка, заглатываемых голотуриями в зал. Нячанг, оказались близки к соответствующим показателям тех же видов в других районах Индо-Востпацифики (Левин, 1979в), что может

Таблица 5.1. Показатели сходства вещественного состава частиц содержимого кишечника голотурий с разных участков

Район	Вид	№	1	2	3	4	5	6	7	8	9
о. Роше Нуар	<i>Holothuria leucospilota</i>	1									
	<i>H. atra</i>	2	0,82 0,85								
	<i>H. edulis</i>	3	0,70 0,77	0,64 0,73							
		4	0,79 0,83	0,74 0,84	0,71 0,78						
о. Тортю	<i>Holothuria leucospilota</i>	5	0,50 0,65	0,59 0,72	0,41 0,56	0,43 0,59					
	<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				
	<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			
	<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		
	<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	
б. Кауда	<i>Actinopyga lecanora</i>	10	0,33 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

Примечание. Верхняя строка — индекс Жаккара, нижняя строка — Чекановского-Серенсена.

быть связано с относительным развитием щупалец (Левин, 1980а). В то же время состав основной массы собираемых 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 (т. е. в данном случае эти виды имеют очень близкий пищевой вещественный спектр).

Приведенные результаты указывают на определенную избирательность голотурий в отношении выбора местообитаний: она наиболее выражена у видов, использующих преимущественно мелкие частицы. В пределах же участков питания какая-либо избирательность 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 главным образом в способности захватывать более крупные частицы.

### 5.1.3. МЕХАНИЗМ ОБЕСПЕЧЕНИЯ ИЗБИРАТЕЛЬНОСТИ

Приведенные в предыдущем разделе данные противоречат выводам ряда исследователей (табл. 5.2) о наличии у голотурий пищевой избирательности. Такое несоответствие можно объяснить, помимо объективных межвидовых различий и использования не во всех случаях удовлетворительных экспериментальных методик, 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: 1) последовательность, этапность; 2) параметры избирательности.

По мнению Г. Тагона (Taghon, 1982), питание депозитофагов включает отбор пищевых объектов, манипуляцию, заглатывание, переваривание и усвоение. Следовательно, по этой схеме отбор предшествует остальным элементам. Я считаю, что отбор объектов по тем или иным параметрам — многоэтапный процесс, осуществляемый на всех стадиях процесса питания. В рамках общей схемы питания голотурий-депозитофагов (рис. 5.1) можно выделить последовательные этапы отбора, соответствующие следующим этапам питания: выбору пищевого пятна<sup>1</sup>, выбору объектов в его пределах, захвату объектов, транспортировке, заглатыванию, перемещению по пищеварительному тракту, перевариванию и всасыванию (Левин, 1988а).

**Рис. 5.1.** Принципиальная схема этапов избирательности при питании голотурий-депозитофагов

Зачерненные стрелки — частицы, отвергнутые на данном этапе

<sup>1</sup> «Patch» — термин, принятый в теоретических работах по пищедобыванию и использованию пищевых ресурсов. В данном случае — участок площади (или часть объема субстрата), однородный по трофическим для голотурий условиям.

Таблица 5.2. Избирательность питания голотурий-депозитофагов

Таксон	Автор, район исследования	Условия отбора осадка	Методы обработки проб	Сравниваемые параметры *	Вывод (как указано в источнике)
<i>Эпибентические шельфовые</i>					
<i>Actinopyga lecanora</i> , <i>Bohadachia bivittata</i> , <i>B. vittensis</i> , 4 вида <i>Holothuria</i> , <i>Stichopus</i> <i>chloronotus</i> , <i>S. variegatus</i>	Yamanouti, 1939, о-ва Палау	Не указаны	Сухой рассев на шесть фракций	Содержание (по массе) размерных фракций	Питание более или менее безвыборочное. <i>H. atra</i> собирает более крупные, <i>S. chloronotus</i> — более мелкие частицы. <i>Actinopyga</i> в аквариуме не селективны, в естественных условиях «реагируют на окружающее ОВ». Воспринимают одновременно химические и механические стимулы
<i>Paraastichopus tremulus</i>	Jespersen, Lützen, 1971, Норвегия	Не указаны	Не указаны	Не указаны	«Несомненно неселективен по своему пищевому поведению». Может агрегироваться на участках благоприятными пищевыми условиями
<i>Paraastichopus parvimensis</i>	Yingst, 1976, Южная Калифорния	«Образцы поверхностного осадка»	Условия не указаны	Гранулометрическое распределение, содержание ОВ и $C_{орг}$	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	Водолаз аккуратно снимал верхние 5 мм грунта	Отдельные фракции < 62 мкм и > 2 мм на ситах, анализ песчаной фракции осадением. Определение ОВ	Гранулометрическое распределение, содержание $C_{орг}$ , $N_{орг}$ , вычисление ИЭИ ** (по массе)	Медианный диаметр частиц и содержание ОВ в осадке и кишечнике не различаются. По индексу селективности Ивлева в кишечнике снижается количество мелких частиц. Имеется селекция слоя осадка, обогащенного ОВ
<i>Holothuria atra</i>	Webb et al., 1977, о. Эниветак, Маршалловы о-ва	«Поверхностный осадок»	Химический анализ	Содержание C, N, P, H	Питание селективное. Заглатывает и выводит в виде фекалий материал, значительно более богатый $C_{орг}$ чем окружающий осадок
<i>Holothuria tubulosa</i>	Massin, 1979, Вильфранш-Сюр-Мер	Только верхние миллиметры	Химический анализ	Содержание общего ОВ, белков, углеводов, липидов	Способны отбирать частицы с повышенным содержанием ОВ

Таксон	Автор, район исследования	Условия отбора осадка	Методы обработки проб	Сравниваемые параметры *	Вывод (как указано в источнике)
10 видов сем. Holothuriidae, <i>S. variegatus</i>	Roberts, 1979, о. Пари, Индонезия	Не собирали	Сухой рассев на восемь фракций	Кумулятивное размерное распределение СК *** разных видов	Видоспецифичная селективность частиц по размеру, обусловленная микроструктурой поверхности щупалец
<i>Parastichopus tremulus</i>	Hauksson, 1979, Ранне-Фьорд, Норвегия	Зайствованные данные о «поверхностном осадке», полученном «в том же районе» несколькими годами ранее	Обработка проб «геологическими методами»	Содержание (по массе) трех основных размерных фракций	Селекция крупных частиц, преимущественно фекальных pellets донных животных и других седиментных агрегатов, более богатых ОВ, чем «общий поверхностный осадок»
<i>Isostichopus badionotus</i>	Sloan и Bondungen, 1980, Бермудские о-ва	Верхние 2,5 см	Мокрый рассев частиц <140 мкм, остальные — сухой рассев на пять фракций	Содержание (по массе) размерных фракций	Неселективен по отношению к размеру частиц. Слабая отрицательная селекция наиболее тонких и наиболее грубых частиц на участке с более тонким осадком
<i>Holothuria forskali</i>	Bouland et al., 1982, зал. Морле, Бретань	Наблюдение за поведением	гистологическое исследование щупалец		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	«Непотревоженный осадок до глубины 10 мм»; с глубины 3 мм; с камней	Химический анализ, учет бактерий	Биомасса бактерий (два метода), содержание $C_{орг}$ , $N_{орг}$	Селективное питание на частицах осадка, содержащих бактерий и обогащенное азотистыми компонентами ОВ. Селективность контролируется хемосенсорными рецепторами. При питании на камнях селективность не обнаружена
<i>Actinopyga echinites</i> , 8 видов р. <i>Holothuria</i>	Roberts и Bryce, 1982, о. Бекон, Зап. Австралия	Соскребание слоя 1 мм	Сухой рассев на восемь фракций	Вычисление ИЭИ (по массе)	Некоторые виды ( <i>Holothuria hartmeyeri</i> , <i>H. cf. pervicax</i> ) могут проявлять размерную селективность, если два или более видов обитают совместно
<i>A. agassizii</i> , <i>H. grisea</i> , <i>H. mexicana</i> , <i>I. badionotus</i> , <i>Euapta lappa</i>	Hammond, 1982b, о. Ямайка	Соскребание верхних нескольких миллиметров	Удаление ОВ, затем сухой рассев	Гранулометрические характеристики	Селекция по размеру частиц отсутствует



Таксон	Автор, район исследования	Условия отбора осадка	Методы обработки проб	Сравниваемые параметры *	Вывод (как указано в источнике)
<i>Holothuria mexicana</i> , <i>I. badionotus</i>	Hammond, 1983, о. Ямайка	Соскребание верх- них нескольких мил- лиметров	Химический ана- лиз, учет мейофау- ны	Содержание $C_{орг}$ , $N_{орг}$ , пигментов, АТФ, состав мейо- фауны	Селекция обогащенных ОБ частиц. Возможно, не отбирает индиви- дуальные гранулы, а выбирает мес- та с повышенным содержанием ОБ
<i>Holothuria atra</i> , <i>H. leucospilota</i>	Massin и Dou- men, 1986, о. Ляинг, Новая Гвинея	Условия не указа- ны	Мокрый отсев ча- стиц < 0,05 мм, ост- альное — сухой рассев на восемь фракций	Кумулятивная кри- вая гранулометри- ческого распределе- ния	Физическая селекция (по размеру) у некоторых видов; ее выражен- ность зависит от условий и трофи- ческих адаптивных возможностей животных
5 видов сем. <i>Holotu- riidae</i> , <i>Stichopus chlo- ronotus</i>	Настоящая работа, зал. Нячанг, Южно- Китайское море	Не собирали	Мокрый рассев, мик- роскопический ана- лиз	Гранулометрические характеристики и качественный со- став СК совместно обитающих видов	Селекция по размеру и составу частиц отсутствует. Имеется оп- ределенная избирательность участ- ков питания
<i>Apostichopus japonicus</i>	Настоящая работа, б. Витязь, Японское море	Всасывание поверх- ностного подвиж- ного микрослоя	Мокрый рассев, мик- роскопический ана- лиз, определение фи- зических свойств и ОБ	Гранулометрические и физические харак- теристики, содержа- ние ОБ	Селекция по размеру и составу частиц отсутствует. Отбирает «пят- на» с питательным слоем боль- шой толщины. Способен разли- чать участки с выеденным слоем
<b>Эпибентические глубоководные</b>					
22 вида отр. <i>Aspidochi- rotida</i> , <i>Dendrochirotida</i> , <i>Elasipodida</i> , <i>Molpadi- ida</i> , <i>Apodida</i>	Соколова, 1958, Сев.-западная Пацифика, Охотское и Берингово моря	Не анализировался (кроме двух стан- ций)	Визуальное опреде- ление в СК компо- нентов, определе- ние $C_{орг}$	Качественный со- став и $C_{орг}$ у разных видов с одной стан- ции	Делятся на питающихся безвыбо- рочно, грубо и тонко сортирую- щих. Избирательность повышается с усложнением строения щупалец. <i>Siscumaria</i> вр. активно отби- рает из поверхностного слоя фор- минифер. Имеется связь между степенью селективности и коли- чеством ОБ на участке обитания
Отр. <i>Aspidochirotida</i> , <i>Elasipodida</i>	Бордовский и др., 1974; Ах- метьева и др., 1982, Юго-Вост. Австралия	Не анализировался	Визуальное опреде- ление компонентов СК, определение $C_{орг}$	Качественный со- став и $C_{орг}$ у разных видов с одной стан- ции	Способны отбирать пищу «опре- деленного химического состава, резко отличного от среднего хими- ческого состава ОБ осадков»

Таксон	Автор, район исследования	Условия отбора осадка	Методы обработки проб	Сравниваемые параметры *	Вывод (как указано в источнике)
<i>Benthogone rosea</i> , <i>Psychropotes longicauda</i> , <i>Parariza pallens</i> , <i>Molpadia blakei</i>	Khripounoff, Sibuet, 1980, Бискайский залив	Условия не указаны	Микроскопический и химический анализ	Содержание частиц разных типов, $N_{орг}$ , $C_{орг}$	Селекция: а) частиц, обогащенных ОВ, органо-минеральных комплексов, фекальных pellets, скелетных материалов; б) мелких частиц; в) отрицательная селекция живых организмов
<i>Delma validum</i> , <i>P. longicauda</i> , <i>B. rosea</i> , <i>Pseudostichopus villosus</i> , <i>P. pallens</i>	Sibuet, 1984, Бискайский залив	Коробчатый дночерпатель	Гранулометрический, микроскопический и химический анализ, учет бактерий и мейофауны	Размерный и качественный состав, содержание липидов, белков, углеводов	Селекция фракций, обогащенных ОВ
<i>Инфауны</i>					
<i>Leptosynapta tenuis</i>	Powell, 1977, Северная Каролина, США	Коробчатый дночерпатель	Гранулометрический, микроскопический и химический анализ, учет бактерий и мейофауны	Размерный и качественный состав, содержание липидов, белков, углеводов	Отрицательная элективность для мелких частиц, обусловленная не предпочитаемостью, а доступностью гранул. В селекции зоны питания явно присутствует компонент предпочитаемости
<i>L. tenuis</i>	Muers, 1977, Род Айленд, США	Верхние 2 см и фекальные конусы (в аквариуме)	Определение основных гранулометрических характеристик	Гранулометрические характеристики СК и фекалий	В основном селективность отсутствует; небольшой дефицит (2-5 %) частиц крупнее 1 мм — «возможно, просто функция размера рта»
<i>Holothuria arenicola</i>	Hammond, 1982b, 1983, о. Ямайка	Верхние 3 см	Удаление ОВ, затем сухой рассев	Гранулометрические характеристики	Селекция по размеру частиц отсутствует
<i>Scoliodotella lindbergi</i>	Левин, 1982b, 6. Витязь, Японское море		Наблюдения в профильном аквариуме		Селекция по размеру и составу частиц не обнаружена

\* Если специально не оговорено — содержимого кишечника и окружающего осадка.

\*\* ИЗИ — индекс элективности Ивлева.

\*\*\* СК — содержимое кишечника.

**Выбор пищевого пятна.** 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 образования воронок и полостей, куда «проваливаются» частицы поверхностного осадка и которые можно рассматривать как своеобразные селективные устройства.

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

У инфаунных голотурий связь между условиями обитания и условиями питания значительно теснее. Требования к физическим характеристикам грунта, необходимым, с одной стороны, для питания, а с другой — для обеспечения оптимальных условий закапывания, у этих животных, по-видимому, совпадают.

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

**Отбор частиц в пределах пятна.** Литературные данные по этому вопросу, по-видимому, отсутствуют. Длительные наблюдения за *Apostichopus japonicus*, рядом тропических эпибентических видов и инфаунными *Scoliodotella lindbergi* и *Paracaudina ransonetii* показали, что голотурии накладывают щупалец на субстрат в случайном порядке, т. е. селективность на данном этапе отсутствует.

**Захват частиц.** В большинстве работ, в которых признается избирательность питания голотурий по размеру или (и) качеству частиц (см. табл. 5.2), подразумевается, что отбор осуществляется именно на этом этапе (см. ниже).

**Транспортирование ко рту.** Падение со щупалец некоторых частиц при транспортировании их к ротовому отверстию у эпибентических голотурий 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 Э. Повелл (Powell, 1977) отмечал «потерю» мелких частиц при питании *Leptosynapta tenuis*.

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

**Продвижение по кишечнику.** Сведения о дифференцировании времени переваривания частиц разного состава отсутствуют. Частным случаем селекции этого типа является обратное движение частиц в переднем отделе пищеварительного тракта, зарегистрированное у некоторых полихет (Self, Jumars, 1978). У голотурий антиперистальтика кишечника не отмечалась, хотя принципиально возможна.

**Переваривание и усвоение.** Финальный акт селекции пищевых частиц в процессе питания голотурий, как и любых других животных, — избирательное переваривание и усвоение определенных форм органического материала (Walker, Vambach, 1974). Имеется довольно обширная литература по

перевариванию и усвоению пищи голотуриями (обзор: Lawrence, 1982), однако сведения о способности переваривать различные компоненты органики противоречивы.

Рассмотрим основные параметры избирательности.

*Размер частиц.* Наибольший объем информации по избирательному питанию голотурий относится к селективности по размеру частиц (см. табл. 4.2), однако эти данные часто трудно сопоставимы из-за недостатка информации об этапах избирательности, обусловленного различиями в методах обработки проб и используемых гранулометрических характеристик.

Минимальный размер захватываемых частиц определяется строением щупалец и характером их функционирования при захвате. Э. Повелл (Powell, 1977) указывает следующие причины уменьшения количества мелких частиц при питании *L. tenuis*: 1) мелкие частицы «проваливаются между пальцами» щупалец; 2) преобладающие в осадке частицы средних размеров как бы маскируют мелкие; 3) при наличии в осадке глинистых частиц и высоком содержании органики мелкие частицы прилипают друг к другу или к крупным гранулам. Однако первое обстоятельство относится к избирательности транспортирования, второе — к дозахватной избирательности, третье же связано с методами обработки проб и при использовании надлежащих методов агрегатного анализа не существенно.

Необходимо отметить, что индекс элективности В. С. Ивлева, которым пользовался Повелл, излишне чувствителен к различиям в «хвостах» гранулометрических распределений, за что неоднократно критиковался<sup>1</sup> (Песенко, 1982; Hammond, 1982b). Тем не менее незначительная отрицательная элективность при питании *L. tenuis* имеет, по-видимому, место, что следует как из выполненной на очень высоком методическом уровне упомянутой работы Повелла, так и из данных А. Майерса (Myers, 1977), относящихся к тому же виду.

Мнение об избираемости мелких частиц при питании *Molpadia oolitica* (Rhoads, Young, 1971) слабо обосновано, поскольку авторы этой работы не проводили гранулометрического анализа, а ограничились просмотром проб. Мною в кишечнике очень близкого по экологии вида *Paracaudina ransonetii* обнаружены довольно крупные, до 3 мм, частицы.

Согласно современным взглядам на процесс добывания пищи депозитофагами (полностью применимым к голотуриям), вероятность вступления в контакт со щупальцами различающихся по размеру частиц неодинакова. Однако опираясь на это, одни авторы обосновывают преимущественный захват мелких частиц (Baumfalk, 1979), тогда как другие — крупных (Jumars et al., 1982). Несомненно, что у голотурий есть избирательность частиц по размеру, 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.* Неоднократно отмеченные в литературе различия в содержании ОВ или отдельных его компонентов в кишечнике голотурий и окружающем осадке (см. табл. 5.2) авторы объяс-

<sup>1</sup> Величины этого индекса, вычисленные по результатам не счета частиц, а взвешивания фракций, как это делают некоторые авторы (Yingst, 1982; Roberts, Bryce, 1982), вообще лишены смысла.

няют химической селективностью, т. е. способностью голотурий обнаруживать и активно отбирать частицы определенного химического состава. Однако знакомство с методами, которыми пользовались исследователи, приведшие к указанному выводу, вынуждает усомниться в его обоснованности. Толщина слоя осадка, отбираемого исследователем для анализа (в тех случаях, когда она указана), значительно превышает толщину поверхностного микрослоя, реально 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; Khri pounoff, Sibuet, 1980; Ахметьева и др., 1982; Sibuet, 1984; Ахметьева, 1987), такое «разбавление» еще выше.

Тем более совершенно не обосновано заключение Э. Хаукссона (Hauksson, 1979), широко цитируемое как «доказательство» хемоселективности голотурий: этот автор сравнивал состав содержимого кишечника *Parastichopus tremulus* с «заимствованными» данными о «поверхностном осадке», полученными несколькими годами ранее (!) «в том же районе» (!). В работе же К. Буланд с соавторами (Bouland et al., 1982), в которой утверждается, что *Holothuria forskali* способна опознавать наиболее богатые органическим веществом участки поверхностного осадка с помощью хемосенсорных рецепторов, состав осадка и содержимого кишечника вообще не оценивались, а столь ответственный экологический вывод был сделан на основании ... гистологического исследования щупалец!

У голотурий с пальцевидными щупальцами (Molpadiida, многие Apodida), приспособленными к манипулированию индивидуальными частицами осадка, такая избирательность, хотя она и не доказана, принципиально возможна. Иная ситуация у Aspidochirotida и видов Apodida с перистыми щупальцами. Хотя их щупальца способны увлекать крупные объекты, основной способ их работы — одновременный захват слоя мелких частиц.

Принимая обоснованную в п. 4.1.2 механико-адгезионную модель захвата пищевых частиц щупальцами, можно показать, что, для того чтобы частица была захвачена, необходимо и достаточно, чтобы все или некоторые ее физические характеристики (размер, плотность, форма, текстура поверхности и др.) лежали в определенных пределах, на которые настроен пицедобывательный аппарат. При этом, если химические свойства частицы «сцеплены» с физическими, лежащими в указанных пределах, частица будет захвачена и без предварительного выявления; если же ее 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 отмеченные в ряде работ (Bordovsky et al., 1974; Powell, 1977; Webb et al., 1977; Hauksson, 1979; Roberts, 1979; Bouland et al., 1982; Hammond, 1983; Massin & Doumen, 1986; Ong Che, 1990 —

см. табл. 5.2) различия в содержании органического вещества в содержимом кишечника и в «окружающем осадке»? В состав поверхностного микрослоя входят органо-минеральные комплексы, фекальные материалы, остатки животных и растений (см. п. 3.1.2). Частицы этих типов по многим физическим параметрам отличаются от минеральных. У них значительно ниже плотность (и, следовательно, остаточный вес), выше удельная поверхность, более сложная микротопография поверхности (Rhoads, Young, 1971; Johnson, 1974, 1977; Bienfang, 1980; Cammen, 1982; Taghon et al., 1984). Это как раз те особенности, которые увеличивают вероятность удержания частиц щупальцами посредством защемления и адгезии.

Хемоселекцию обычно трактуют как активный процесс. Мне 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 соответствующих поисковому образу частиц, тогда как пассивный отбор 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 их иногда определяют, 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 этих моделях 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, т. е. отбора индивидуальных частиц с использованием специальных хемочувствительных 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.

А. Баукот (Boucot, 1981) делит избирательно питающихся депозитофагов на показывающих поведенческое предпочтение одному типу 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 избирательного питания. В то же время очень

ценной представляется мысль этого автора о поведенческом характере селективности на дозахватном этапе.

Анализ активности голотурий-депозитофагов в процессе добывания пищи показывает, что первая ее фаза (поиск пищевого пятна и движения в его пределах) — поведенческая. На этой фазе подвижность животного способствует повышению вероятности контакта его щупалец с частицами, обогащенными ОВ. В процессе питания как эпибентических, так и инфузорных голотурий при этом участвуют в е ш н и е, способствующие повышению избирательности особенности среды. Для первых они связаны с поверхностью границы раздела вода—дно, для вторых — с полостями в грунте. Однако между эпибентическими и инфузорными видами в этом отношении имеется различие принципиального характера: первые и с п о л ь з у ю т естественные особенности, тогда как вторые — сами с о з д а ю т их. На второй фазе (начиная с захвата частиц) избирательность осуществляется только за счет функционирования морфологических структур самих животных. При этом никакого активного отбора частиц не происходит. Результирующая же избирательность оказывается следствием физических (взаимодействие пищедобывательных органов с пищевыми объектами) и физиологических (переваривание и всасывание) процессов.

Таким образом, избирательность питания в рассматриваемой группе животных проявляется относительно слабо. По-видимому, она не поднимается выше III порядка (по терминологии Д. Джонсона, см. п. 4.1), т. е. включает использование кормовых участков. Активно отбирать определенные компоненты из числа представленных на участке голотурии не способны.

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

#### 5.1.4. ЯВЛЯЮТСЯ ЛИ ГОЛОТУРИИ «ОПТИМАЛЬНЫМИ ПОТРЕБИТЕЛЯМИ»?

Ответить на поставленный в заголовке этого раздела вопрос нелегко уже потому, что так называемая теория оптимального добывания пищи (ТОДП), являющаяся, как часто указывается (например, Hughes, 1980), общепринятой концепцией, не располагает в настоящее время системой постулатов, позволяющих однозначно решить, соответствует ли трофическое поведение конкретного животного этой теории или же противоречит ей (Левин, 1990).

Для оценки соответствия кормодобывательной деятельности животных ТОДП прежде всего необходимо установить, обладают ли эти животные способностью ранжировать пищевые объекты по энергетической ценности и отбирать объекты более высокого ранга. Применительно к голотуриям сама постановка вопроса о таком ранжировании некорректна: фундаментальная особенность их питания состоит в том, что «негодные» (не обладающие пищевым качеством и, соответственно, не имеющие энергетической ценности) частицы облигатно включаются в их диету (подробнее см. п. 5.3).

Для щупальцевых микрофагов предложена уже упоминавшаяся модель оптимального питания, согласно которой должны избирательно поглощаться

мелкие пищевые частицы (Taghon et al., 1978). Как было показано, пищевое поведение голотурий-депозитофагов не согласуется с упомянутой моделью. Более того, именно наиболее массовые в тропиках *Holothuria atra* и *H. leucospilota*, а также немногочисленные виды стихоподид, сумевшие продвинуться в северную Пацифику, — *Apostichopus japonicus*, *Parastichopus parvulus*, *S. californicus* — способны использовать очень крупные пищевые частицы.

Предложены две концепции, противоположно трактующие влияние качества пищи на скорость ее поглощения: согласно одной скорость питания находится в обратной зависимости от качества пищи, согласно второй — в прямой зависимости (Taghon, 1981). Приведенные в гл. 3 сведения о пищевом поведении голотурий-депозитофагов не согласуются ни с одной из упомянутых концепций. Кормодобывательную стратегию этих животных можно определить как поддержание на стабильном максимально возможном уровне общего количества пропускаемого через кишечник пищевого материала. Иными словами, пищевое поведение голотурий в общем инвариантно к качеству (а значит, и к энергетической ценности) используемой пищи (разумеется, необходимо учитывать, что при использовании более калорийного материала при относительной стабильности общего его количества суммарное энергосодержание пищи возрастает).

При выявлении закономерностей перемещения животных обычно анализируют направленность и (реже) скорость движения; однако критерии оптимальности этих показателей в различных трофических ситуациях не разработаны и их количественное тестирование невозможно. Странниками ТОДП неоднократно предпринимались попытки выяснить, как должен быть организован маршрут животного, чтобы оптимизировать процесс добывания пищи. Однако «единственный единодушный вывод» (Hughes, 1980) состоит в том, что направленные маршруты более эффективны, чем случайные. Поисковое поведение исследованных мною видов голотурий в основном соответствовало модели случайных перемещений (см. п. 3.3.3), какой-либо тенденции к упорядочению маршрута в пределах пищевого пятна обнаружено не было. Напротив, при значительной толщине питательного слоя направление движения животных становится менее предсказуемым, чем при питании на участках со средней обеспеченностью пищей. На участках дна, лишенных пищевого слоя, движение исследованных голотурий было более направленным, чем при интенсивном питании. Такие направленные поисковые перемещения иглокожих иногда трактуются как оптимальные (McClintock, Lawrence, 1985), однако это мнение экспериментально не обосновано и представляется весьма сомнительным.

«Неоптимальная» организация маршрутов при различной обеспеченности пищей отмечена и в других группах иглокожих. Так, отклонение реальных параметров пищедобывательной деятельности морских ежей *Strongylocentrotus nudus* от предусматриваемых моделью регулярных перемещений показано японскими авторами (Hayakawa, Kittaka, 1984). Ненаправленные движения зарегистрированы и у некоторых видов морских звезд (Paine, 1976; Campbell, 1984; Levin et al., 1987).

Таким образом, процесс питания исследованных голотурий не согласуется с положениями «общепринятой» ТОДП. Проведенный мною анализ процесса добывания пищи двумя видами морских ежей и шестью видами морских звезд и привлечение многочисленных литературных данных пока-



зывает, что питание представителей других групп иглокожих также субоптимально в отношении энергетической ценности пищевых объектов. Представляется, что ряд биологических особенностей иглокожих — слабое развитие дистантных рецепторов; своеобразие протекания биохимических процессов в организме; примитивность и инертность нервной системы; наличие гидравлической амбулакральной системы, опосредованной к затратам мышечной энергии; способность гибко адаптироваться к недостаточному питанию нулевым и даже обратным ростом; способность к экстраоральному пищеварению (у морских звезд) — все это ослабляет влияние энергетического содержания пищи на эволюцию пищедобывательного поведения этих животных. Иглокожих в целом можно квалифицировать как «несовершенных консументов» (*sensu* Ott, 1981), оптимальность пищевой стратегии которых проявляется на экосистемном уровне.

## 5.2. ТРОФИЧЕСКАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ ГОЛОТУРИЙ

Трофическая специализация — один из важных путей повышения эффективности использования пищевых ресурсов разного типа. В большинстве современных концепций трофической специализации ширина пищевого спектра организмов связывается с обилием используемой ими пищи. Наибольшее распространение получила гипотеза Р. Мак-Артура (MacArthur, 1972), согласно которой по мере уменьшения доступности пищевого ресурса возрастает ширина трофической ниши. Таким образом, избыток пищи ведет к появлению трофических специалистов, в условиях же ее недостатка преимущества имеют полифаги. По Мак-Артуру, связь между обилием пищевого ресурса и трофической специализацией имеет неоднозначный характер, и основной механизм, определяющий пищевой спектр организмов, — конкуренция.

По мнению Н. Стенсета (Stenseth, 1981), специализация при избытке пищи высокого качества возникает и при отсутствии конкуренции — важно только, чтобы время поиска пищевых объектов было небольшим. Дж. Глассер (Glasser, 1984) помимо оси относительного обилия ресурса (как в двух рассмотренных выше моделях) ввел еще одну ось — степень изменчивости этого показателя. Для стабильного ресурса характерны облигатные стратегии его потребления — облигатная специализация (при избытке пищи) и межфенотипическая генерализация (при ее недостатке). В условиях неустойчивости ресурса возникает стратегия третьего типа — факультативная, предусматривающая проявление характеристик специалистов или генералистов в зависимости от относительного обилия пищи.

Обилие ресурса — не единственная причина выработки специализации или генерализации питания. К числу существенных факторов могут быть отнесены энергетические потребности консумента, скорость его кормовых перемещений, относительные размеры потребителя и объекта питания. Показано (Steneck, 1982), что в разных группах фитофагов трофическая специализация возрастает со снижением энергетических потребностей и скорости движения потребителя при пастбые. В то же время нетрудно убедиться, что указанные условия соответствуют хорошей обеспеченности животных пищей; таким образом, подтверждается общая закономерность: связь трофической специализации с высоким обилием имеющегося ресурса.

Как уже отмечалось, в связи с особенностями питания голотурий анализ как размерного, так и вещественного состава заглатываемых этими животными объектов не дает полной характеристики их спектра питания. Поэтому для суждения о трофической специализации в рассматриваемой группе помимо данных по составу содержимого кишечника необходимо привлекать информацию о распределении и поведении животных.

Анализ содержимого кишечника эписибентических представителей *Aspidochirotida* и *Apodida* показывает, что в пределах пятна состав отбираемых разными видами частиц принципиально сходен. Более того, во многих случаях сходна даже обитая совместно представителей разных отрядов. Наименее изменчив в пределах семейства состав пищи синапид, однако и эти голотурии отбирают все доступные пищевые частицы в местах их обитания; отмеченная однородность — следствие выраженной стенотопности данной группы.

Представители аспидохиротид, аподид и мольпадиид в подавляющем большинстве случаев питаются осажженным на поверхности дна или захороненным ОВ независимо от его состава и свойств. Другой основной ресурс дисперсного ОВ, представленный в океане, — взвешенное ОВ — освоен дендрохиротидами; эти животные обычно собирают суммарный сестон, не отдавая предпочтения отдельным его компонентам. Таким образом, основное направление использования трофического ресурса голотуриями — трофическая генерализация.

Во всех отрядах голотурий прослеживается линия, ведущая к использованию ОВ, захороненного в толще осадка. Наиболее эта линия выражена у мольпадиид. Закапываются многие аподиды, некоторые аспидохиротиды и единичные дендрохиротиды (см. п. 2.3). Я придерживаюсь мнения, что адаптацию к инфаунному образу жизни и использованию ОВ из толщи осадка нельзя считать настоящей трофической специализацией, поскольку и морфология кормодобывательных структур таких видов, и сам способ питания принципиально не отличаются от таковых эписибентических представителей указанных отрядов.

Определенные трудности представляет решение вопроса о том, какой из двух основных типов использования голотуриями ОВ — депозитофагия или сестонофагия — более специализирован. Д. Робертс (Roberts, 1982) полагает, что голотурии-депозитофаги — трофические генералисты, тогда как сестонофаги — специализированные группы. По-видимому, такое мнение связано с развиваемой этим исследователем концепцией эволюционной первичности щитовидных щупалец голотурий.

В то же время хорошо обоснованы данные о более высокой степени изменчивости и непредсказуемости сестона как источника пищевого материала по сравнению с ОВ, связанным с донными осадками; поэтому сестонофаги, как правило, трофически менее специализированы, чем депозитофаги (Levinton, 1972; Olafsson, 1986).

На основании анализа комплекса трофологических, морфологических и палеонтологических данных я не могу принять концепцию Робертса; напротив, я полагаю, что уровень трофической специализации аспидохиротид значительно выше, чем таковой дендрохиротид.

Среди *Aspidochirotida* выделяются представители двух подродов рода *Holothuria*: *Selenkothuria* и *Semperothuria* с псевдодревовидными щупальцами и *Pearsonothuria graeffei* с щупальцами типичного для аспидохиротид

строения, но резко увеличенными в размерах (Левин, 1980а; Левин и др., 1984). Несомненно, селенкотурии, семперотурии и пирсонотурии — специализированные виды.

Возникает важный вопрос: в условиях избытка или недостатка пищевого ресурса возникла рассмотренная специализация? Углубленное изучение питания животных разного систематического уровня показывает, что представление об избытке в природе пищи того или иного типа, как правило, ошибочно: пищи всегда не хватает (Шварц, 1980; Мина, 1986). Я полностью разделяю эту точку зрения в отношении аспидохиротид; по-видимому, в указанной группе отсутствуют виды, специализация которых проходила в условиях избыточного пищевого ресурса.

Согласно «классическим» представлениям (например, Пианка, 1981), специализация, увеличивая эффективность потребления ресурса определенного типа, вместе с тем сужает пищевой спектр организма. Однако в последние годы на целом ряде групп беспозвоночных и позвоночных показано, что даже крайняя морфологическая специализация пищедобывательного аппарата не сужает, а расширяет трофические возможности организма (Glasser, 1984; Мина, 1986). Это полностью справедливо в отношении рассматриваемых голотурий. Как показывают мои наблюдения, селенкотурии и семперотурии приобрели способность потреблять взвешенные частицы не в зависимости от условий тот или иной способ. Поэтому вещественный состав содержимого их кишечника — один из наиболее широких среди аспидохиротид (Левин, 1979б).

Расширение трофического спектра демонстрирует и пирсонотурия. Этот вид отмечен мною преимущественно на двух типах участков, резко различающихся по условиям. Первый — относительно глубоководные (20–30 м) субстраты из кораллита и коралловых обломков; в этих условиях могут обитать и другие виды голотурий. Второй тип — мощные заросли кораллов на глубине 0,5–3 м по внешнему краю рифов; здесь пирсонотурия питается непосредственно на живых коралловых колониях, тогда как ни один другой вид голотурий такой способностью не обладает. Размерный состав заглатываемых в обоих случаях частиц весьма сходен: очень мелкие зерна, обычно не крупнее 0,3 мм. Мы не знаем, условия какого из перечисленных типов участков являются для этого вида эволюционно первичными. Однако ясно, что специализация пирсонотурий на сборе мелких частиц позволила им освоить пищевой ресурс разнотипных местообитаний, в которых такие частицы находятся в изобилии.

### 5.3. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГОЛОТУРИЯМИ ПИЩЕВЫХ ОБЪЕКТОВ: СРАВНИТЕЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ

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 организованных и последовательных действий самого животного и специальных пищедобывательных органов, направленных на «доставку» обладающих пищевой ценностью объек-

тов. Для выяснения наиболее общих закономерностей потребления голотуриями пищевого материала необходимо попытаться определить, в чем заключается трофическая специфичность класса Holothurioidea среди прочих Echinodermata.

Типы пищевых объектов, используемых разными группами иглокожих, и конкретные способы питания бесконечно разнообразны; тем не менее на основании собственных и литературных данных можно попытаться выполнить их обобщенное описание.

Пищевые объекты могут быть охарактеризованы по следующим параметрам.

1. Тип объекта: а) целые животные и растения; б) части животных и растений; в) части растений, не участвующие в метаболизме; г) трупы животных и остатки растений; д) детрит с ассоциированными микроорганизмами; е) неорганические частицы с ассоциированными микроорганизмами.

Имеется принципиальное различие в динамике потребления и восстановления запасов пищевых объектов разных типов. Потребление объектов типа а) и б) непосредственно влияет на состояние их популяций. Восстановление запасов осуществляется естественным воспроизводством, на что обычно требуется не менее года. При использовании вегетирующих частей растений и частей животных (обычно колониальных) влияние потребителя на пищевые объекты также значительно, но запасы восстанавливаются быстрее, обычно за счет не размножения, а роста и регенерации отторгнутых частей; влияние потребителя на восстановление запасов не так дифференцировано, как в первом случае. Для объектов остальных типов влияние потребителя на состояние популяции продуцентов обычно незначительно или полностью отсутствует; восстановление запасов потребителем не контролируется.

2. Относительный размер объекта.

3. Степень дискретности. Объект может быть сплошным, непрерывным (крупный колониальный организм, участок поверхности дна с пленкой детрита) или дискретным (отдельное животное, растение).

4. Структура времени, затрачиваемого на добычу объекта. Период между последовательными захватами можно разделить на время поиска очередного объекта и время непосредственного его потребления; по-видимому, первым на это обстоятельство обратил внимание Н. Рашевский (Тен, 1967).

Разные потребители используют пищевые объекты даже одного типа различающимися приемами, зачастую весьма специфичными. Представляется, что наиболее важные, принципиальные особенности питания иглокожих могут быть определены терминами «макро-» и «микрофагия» (Yonge, 1928) и предлагаемым мною термином «мегафагия». Эти названия нельзя, к сожалению, считать вполне удачными, поскольку они акцентируют внимание только на размере объектов — одной, и притом не самой важной, их характеристике. Однако термины «макро-» и «микрофагия» уже достаточно прочно вошли в трофологическую литературу и их замена вряд ли целесообразна. Обобщенная характеристика основных способов использования отдельными группами иглокожих пищевых объектов приведена в табл. 5.3.

**М а к р о ф а г и я** — основной способ питания многих видов морских звезд, правильных морских ежей и многих офиур. Используются дискретные объекты — животные или растения, имеющие средние или большие (относительно размера хищника) размеры. И на поиск, и на поедание добычи уходит довольно значительное время. У морских звезд последнее

Таблица 5.3. Характеристика основных способов использования иглокожими пищевых объектов

Способ питания	Группа иглокожих	Пищевые объекты					Доля непищевых объектов	Время, затрачиваемое на один объект	
		Тип *	Относительный размер	Дискретность	Подвижность	Возможность индивидуально-го отбора		Поиск	Обработка
Микрофагия	Голотурии	д, е	Очень мелкие	Дискретные	Неподвижные	Невозможен (у депозитофагов) Ограничен (у сестонофагов)	Очень большая Малая	Очень малое (совмещены)	Очень малое
	Нехищные морские звезды			»	»				
	Неправильные морские ежи			»	»				
	Офиуры			»	»				
	Морские лилии			»	»				
Макрофагия	Хищные морские звезды	а, б, в, г	Крупные Средние	Дискретные	Подвижные Неподвижные	Возможен » »	Мало » »	Большое Среднее »	Большое Среднее »
	Правильные морские ежи			»	»				
	Офиуры			»	»				
Мегафагия	Хищные морские звезды	а, б, д	Очень крупные Средние	Сплошные	Неподвижные	Невозможен » »	Мало » »	Нет » Нет	Очень большое То же Очень большое
	Правильные морские ежи			Дискретные	»				
				Очень крупные	Сплошные				

\* Значения типов пищевых объектов см. в тексте.

обстоятельство определяется трудностью преодоления сопротивления и длительностью переваривания крупной добычи, у морских ежей — небольшим объемом «откусываемой» порции пищи. Важная отличительная особенность этого способа — индивидуальная обработка пищевых объектов, которая делает потенциально возможной оценку их качества, поэтому доля несъедобных объектов в рационе невелика.

**Мегафагия** наблюдается у морских звезд и правильных морских ежей, способных питаться не только организмами, размеры которых соизмеримы с их собственными размерами, но и значительно более крупными объектами — колониальными животными, сплошными поселениями одноразмерных одиночных животных, извествковыми водорослями и др. Реализация питания этого типа у морских звезд и морских ежей существенно различается. У первых оно осуществляется с использованием специального способа — экстраорального пищеварения, у вторых способы использования макро- и мегаципи одинаковы.

Общий и наиболее важный признак мегафагии, проявляющийся у обеих групп, — невозможность индивидуального различения и обработки отдельных объектов или их компонентов. В этом мегафагия принципиально сходна с микрофагией (см. ниже). Весьма характерна структура времени между захватами: на поиск каждого отдельного объекта время вообще не тратится, но продолжительность обработки пищи, как правило, весьма значительна.

**Микрофагия** — способ питания мелкими частицами, захватываемыми совместно, без индивидуальной обработки каждого компонента (Taghon, 1981). Естественно, в этом случае в кишечник попадает и значительное (иногда — преобладающее) количество частиц, не имеющих пищевой ценности. Строгими микрофагами являются голотурии (как сестоно-, так и депозитофаги), морские лилии, неправильные морские ежи, некоторые морские звезды и офиуры. Время поиска и захвата каждого объекта пренебрежимо мало, при этом поиск и обработка совершаются одновременно (Hughes, 1980).

Наиболее трофически генерализованный класс — морские звезды; они сумели освоить, хотя и в разной степени, практически все типы пищевых ресурсов, имеющих на морском дне. При этом особенно интенсивно звезды используют энергетически наиболее выигранный ресурс — зоомакробентос. Выработка экстраорального пищеварения позволила им включить в рацион объекты, совершенно недоступные для других морских организмов, в том числе и для представителей второго по уровню трофической генерализации класса иглокожих — офиур. Очень широко генерализовано и питание морских ежей, но здесь наиболее активно используется растительный ресурс.

По сравнению с этими тремя группами голотурии, способные использовать только ОВ, взвешенное в наддонной воде, осажденное на поверхности или захороненное в толще грунта, — узко специализированная группа. Учитывая высокое видовое разнообразие голотурий, их обилие и большие размеры, можно только удивляться, насколько эффективно эти животные освоили столь энергетически невыгодный тип ресурса. И наконец, наиболее специализировано питание морских лилий — эти животные потребляют только взвешенную органику.

С учетом отмеченной разницы в объеме рассматриваемых понятий в применении к разным классам Echinodermata можно констатировать, что

ведущее направление использования иглокожими пищевого ресурса — трофическая генерализация. Иглокожие демонстрируют богатый репертуар конкретных способов потребления разнообразной пищи, но все это в основном «вариации на одну тему». Специализированных видов в этом типе немного, их экологическая специализация относительно неглубока и, что еще важнее, не сопровождается сколь-нибудь существенной морфологической. Это еще раз подтверждает правильность характеристики, данной иглокожим В. Н. Беклемишевым (1964, с. 393): «...мы видим неисчерпаемые преобразования, непрерывную перестройку, громадное разнообразие направлений развития и почти полное отсутствие прогресса».

В целом иглокожих можно характеризовать как группу, успешно захватившую и удерживающую трофические ниши с мощным и устойчивым притоком энергии; они освоили практически все виды органического вещества, присутствующие на морском дне. Голотуриям принадлежит ведущая среди иглокожих роль в потреблении одного из наиболее стабильных энергетических источников у границы вода—дно — взвешенного, осажденного и захороненного органического материала.

## **Глава 6. БИОДИФФЕРЕНЦИОННАЯ И СРЕДООБРАЗУЮЩАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ МЕЛКОВОДНЫХ ГОЛОТУРИЙ**

Одна из важнейших функций живых организмов в биосфере — средообразующая, выражающаяся в непосредственном воздействии их жизнедеятельности, и прежде всего питания, на физико-химические параметры среды. Основную роль в понимании масштабов такого воздействия сыграла работа Ч. Дарвина о дождевых червях (1881), а современная концепция биосферной роли живых организмов выработана в 30-х годах В. И. Вернадским (1954–1960).

Сам факт воздействия живых организмов на среду обитания в настоящее время общепризнан, однако оценка средообразующей роли конкретных организмов в конкретных экосистемах — вопрос чрезвычайной сложности. Он вплотную смыкается с одной из наиболее значительных и в то же время наименее разработанных в экологии проблем — оценкой «важности» вида в сообществе (Hulbert, 1971).

Получивший в настоящее время в гидробиологии широкое распространение продукционный подход (Davis, 1963; Crisp, 1975; Greze, 1978; Винберг, 1983) не позволяет во многих случаях даже ориентировочно оценить экологическую роль в сообществе того ли иного организма. В первую очередь это касается крупных подвижных представителей бентоса. Их влияние на мощность и направление потоков энергии в экосистемах значительно существеннее, чем можно ожидать исходя из энергетического баланса (The ecology..., 1981).

В последние годы все большее внимание уделяется участию живых организмов в биодифференциации осадочного вещества, под которой понимаются «...все виды деятельности биоса, находящие отражение в количественном распределении, минеральном, химическом и изотопном составе донных осадков» (Лисицын, 1986, с. 53). В настоящее время можно считать установленной колоссальную роль населения океанов, как планктона, так и бентоса, в процессах седиментации (Биогеохимия океана, 1983; Лисицын, 1986; Кузнецов, Сагайдачный, 1987). Деятельное участие в функционировании биодифференционной системы бентоса, получающей в прибрежной зоне наибольшее развитие, принимают голотурии.

### **6.1. ОСНОВНЫЕ ВИДЫ ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ДОННЫЕ ОСАДКИ**

Мощное модифицирующее воздействие бентоса проявляется как на мягких, так и на твердых грунтах, но в подавляющей массе посвященных этой проблеме публикаций рассматриваются только рыхлые осадки. К сожалению, сколь-нибудь полная классификация типов средообразующей деятельности бентоса не разработана, и в многочисленных работах внимание уделяется в основном частным аспектам этой проблемы (Powell, 1977; Aller, 1982; Rhoads, Boyer, 1982; Probert, 1984; Akhmetieva, 1987).



Рассматривая механическое воздействие детритофагов на донные осадки, М. Н. Соколова (1986б) выделяет следующие типы такого воздействия: нарушение ровной поверхности дна (фекальные шнуры, борозды, норы); перераспределение частиц осадка; разрушение поверхностного слоя путем образования фекальных комочков и псевдофекалий. В работе Г. А. Тарасова с соавторами (1979) указаны такие формы воздействия: преобразующее и эрозионное; биофиксация; транспортирование каменного материала водорослями; накопление биогенного карбонатного материала. Довольно интенсивно исследуются следы, оставляемые на поверхности и в толще осадка различными животными (Вялов и др., 1976, 1977; Рейнек, Сингх, 1981; Зейболт, Бергер, 1984).

К числу наиболее полных и в то же время продуманных схем можно отнести классификацию Ч. Таера (Thayer, 1983). Этот автор выделяет следующие формы воздействия на осадок: перемещение частиц осадка, обусловленное движением животных (различные группы бентоса); заглатывание и дефекация частиц осадка (только депозитофаги, по определению); выделение псевдофекалий (депозитофаги); биосождение, включающее выделение фекалий и псевдофекалий (только сестонофаги, по определению); биотическое ресуспендирование (главным образом депозитофаги); флуидизация (депозитофаги и, возможно, другие подвижные животные).

Большое число работ посвящено исследованию влияния бентоса на физические и химические свойства осадков (Rowe, 1974; Aller, 1982; Matisoff, 1982; Richardson, 1983; Krantzberg, 1985; Meadows, Tait, 1985; Meadows, 1986; Meadows, Tufail, 1986). Рассматриваются преимущественно такие характеристики, как размер частиц, сортировка, текстура, плотность, влажность, проницаемость, прочностные свойства.

Можно выделить исследования, касающиеся специального аспекта этой проблемы — воздействия бентоса на седиментацию, эрозионные свойства, стабильность осадка (Sanders, 1958; Rhoads, Young, 1970; Jumars et al., 1981; Nowell et al., 1981; Yingst, Aller, 1982; Grant, 1983; Jumars, Nowell, 1984; Probert, 1984; Taghon et al., 1984; Luckenbach, 1986; Syvitski et al., 1987). В них анализируются процессы, повышающие и понижающие адгезию частиц осадка и изменяющие гидродинамические свойства его поверхности. К таким процессам относится прижизненное выделение животными слизи, способствующей агломерации минеральных частиц; поступление фекального материала, образующего высокопористые текстуры; строительство трубок, образование воронок, холмиков, канавок и др., изменяющих микро топографию дна и увеличивающих его «шероховатость» и физическую поверхность. Эти процессы в одних условиях приводят к повышению критической сдвигающей скорости потока над поверхностью осадка (к его стабилизации), в других — к снижению этой скорости (к дестабилизации осадка).

Ниже рассматриваются два аспекта трофического воздействия мелководных голотурий на донные осадки, представляющихся наиболее значимыми: перемещение осадка и изменение его физических и гидродинамических свойств.

## 6.2. ПЕРЕМЕЩЕНИЕ ПИЩЕВОГО МАТЕРИАЛА

Специфическая трофическая функция голотурий как консументов состоит в потреблении ОВ из донных осадков и прилежащих слоев воды. Однако питание этих животных приводит, помимо снижения содержания ОВ у гра-

ницы раздела вода—дно, к перемещению огромных масс осадочного материала. Характер такого перемещения непосредственно определяется особенностями кормодобывательной деятельности отдельных групп голотурий.

При трофическом классифицировании донных гидробионтов (Blegvad, 1914; Hunt, 1925; Yonge, 1928; Зернов, 1949; Турпаева, 1948, 1954; Соколова, 1958, 1986а; Савилов, 1957, 1961; Jorgensen, 1966; Newell, 1970; Кузнецов, 1980; Цихон-Луканина, 1987 и др.) за основание деления обычно принимают источник пищи; голотурий согласно таким классификациям характеризуют как сестоно- и детритофагов. Однако для оценки биоценотической роли голотурий установление только источника ОВ (детрит, сестон, и др.) недостаточно. В значительной степени средообразующая роль этих животных определяется их биологическими особенностями — образом жизни, подвижностью, характером выделения фекалий (см. п. 2.3).

В очень продуманной классификации К. Уокера и Р. Бамбача (Walker, Vambach, 1974) сделан весьма важный шаг: отдельно рассматриваются зона обитания и зона питания животных. Однако в ней отсутствует информация о направлении перемещения потребляемого материала. В непрямой форме такая информация содержится в классификации Д. Роудза (Rhoads, 1974), разделившего депозитофагов на три группы: питающихся на поверхности [surface feeders], конвейерных [conveyor—belt feeders] и воронкостроящих [funnel feeders]; эта схема была применена и к питанию голотурий (Powell, 1977).

Ч. Таер (Thayer, 1983), используя классификацию Роудза и данные Повелла (op. cit.), уже совершенно определенно характеризует эти направления: у конвейерных — захват пищи на глубине осадка, дефекация на его поверхности; у воронкостроящих — захват опустившегося в воронку поверхностного осадка, дефекация — в толще осадка и на его поверхности. Данная схема, несмотря на ее принципиальные достоинства, недостаточно полна. Она не отражает некоторых очень важных для оценки средообразующего воздействия трофических характеристик голотурий (см. табл. 2.1); естественно, в нее не включен впервые выделенный мною туннельный тип питания. И наконец, в схеме Таера рассмотрены только голотурии-депозитофаги.

В приведенной ниже и представленной на рис. 6.1 схеме транспорта пищевого материала голотуриями в качестве основных классификационных

Рис. 6.1. Схема транспорта пищевого материала в процессе питания голотурий

признаков приняты локализация используемого ОВ, направление транспорта пищевых частиц, зона обитания животных, характер выделяемых фекалий.

Классификация голотурий по преимущественному направлению транспорта пищевого материала такова.

**А.** ОВ локализуется на границе раздела вода—дно.

Только эпибентические виды. Пищевой материал перемещается в горизонтальной плоскости и откладывается на поверхности субстрата в виде оформленных фекалий.

Все *Stichopodidae*, большинство видов сем. *Holothuriidae*

**Б.** ОВ локализуется на поверхности осадка до глуболежащих слоев.

Только закапывающиеся виды

**B1.** Пищевой материал перемещается из глубоких слоев осадка к его поверхности и откладывается здесь в виде оформленных фекалий.

Небольшое число видов сем. *Holothuriidae* и *Cucumariidae* (возможно, факультативно)

**B2.** Пищевой материал перемещается из глубоких слоев осадка к его поверхности и в составе неоформленных фекалий поступает в наддонный слой воды или (и) осаждается на поверхности дна.

Все *Molpadiida*

**B3.** Пищевой материал перемещается в толще осадка в горизонтальной плоскости и откладывается в составе неоформленных фекалий в горизонтальных норах.

*Scoliodotella lindbergi*, возможно, другие закапывающиеся *Chiridotidae*

**B4.** Пищевой материал захватывается на разных горизонтах осадка, перемещается по вертикали в разные горизонты и откладывается в составе неоформленных фекалий на поверхность осадка в фекальные конусы или в толще осадка в вертикальных и горизонтальных норах.

*Leptosynapta tenuis*, *L. galliennei*, по-видимому, другие закапывающиеся *Synaptidae*

**V.** ОВ локализуется в наддонном слое воды.

Эпибентические и закапывающиеся виды

**V1.** Пищевой материал откладывается на поверхность дна в виде неоформленных фекалий.

**V1.1.** Эпибентические голотурии.

Многие виды сем. *Cucumariidae* (в том числе весь род *Cucumaria*) и *Phyllophoridae*

**V1.2.** Закапывающиеся голотурии.

Многие виды сем. *Cucumariidae* и *Phyllophoridae*

**V2.** Пищевой материал поступает в наддонный слой воды в виде неоформленных фекалий, в некоторых случаях поднимается к поверхности воды.

**V2.1.** Эпибентические голотурии.

Некоторые виды отр. *Dendrochirotida*

**V2.2.** Закапывающиеся голотурии.

*Neopentadactyla mixta*, возможно другие виды отр. *Dendrochirotida*

Количество пропускаемого через кишечник голотурий материала зависит от множества факторов: размера животных, характера осадка, температуры воды и многих других. Кроме того, результаты во многом определяются используемой методикой определения времени нахождения пищи в кишечнике. Поэтому неудивительно, что информация о времени переваривания пищи даже таким хорошо изученным видом голотурий, как дальневосточный трепанг, противоречива. Так, указывается, что время пребывания в кишечнике трепанга пищи составляет 30 ч (Tanaka, 1958), 21 ч (Choe, 1963), 12 ч (Isono, 1925), 24 ч (Yamanouchi, 1929). Для *Holothuria leucospilota* это время определено в 18 ч (Ong Che, 1990).

Однако время пребывания пищи в кишечнике после прекращения питания далеко не всегда соответствует времени пищеварения. Более достоверные результаты дает прямое определение скорости прохождения пищи через кишечник. Измерения объема содержимого кишечника дальневосточного трепанга и часового объема выделенных фекалий показали (см. табл. 3.8),

что продолжительность переваривания пищи у этого вида значительно ниже, чем указано в литературе, и составляет 2–3,5 ч. В тех же условиях прямой метод (по скорости прохождения окрашенного песка) дал величину около 2 ч. Поэтому приводимые в литературе отрывочные данные о времени переваривания пищи у голотурии скорее всего завышены.

Активнее идет процесс переваривания у аподид. Так, у *Euapta lappa* время прохождения пищи составляет 0,5–1 ч (Hammond, 1982a). При прямых наблюдениях за *Scoliodotella lindbergi* в профильном аквариуме частицы проходили через кишечник за  $14,1 \pm 2,3$  мин.

Таблица 6.1. Количество донного осадка (сухая масса), пропускаемого через кишечник голотурий-депозитофагов

Таксон	Район	Масса, г·сут <sup>-1</sup> ·кг·м <sup>-2</sup> ·год <sup>-1</sup>	Источник
<b>Отряд Aspidochirotida</b>			
<i>Bohadschia bivittata</i>	о-ва Палау	124	Yamanouti, 1939
<i>B. vittensis</i>		3 [1,9]	
<i>Holothuria atra</i>	Мальдивские о-ва	44	Gardiner, 1931
	о-ва Палау	86 [13,7]	Yamanouti, 1939
	о. Ронгелап	144–288	Bonham, Held, 1963
	о. Эниветак	82	Webb et al., 1977
	о. Лизард	67	Uthicke, 1994
<i>H. arenicola</i>	Багамские о-ва	105 [47]	Mosher, 1980
	Ямайка	58	Hammond, 1981
<i>H. difficilis</i>	о. Эниветак	[>1]	Bakus, 1968
<i>H. edulis</i>	о-ва Палау	59	Yamanouti, 1939
<i>H. flavomaculata</i>		24	
<i>H. floridana</i>	о. Тортугас	72–94	Mayer, 1917
<i>H. leucospilota</i>	Гонконг	441,0–594,8	Ong Che, 1990
<i>H. mexicana</i>	Ямайка	116	Hammond, 1981
<i>H. scabra</i>	о-ва Палау	197	Yamanouti, 1939
<i>Apostichopus japonicus</i>	зал. Петра Великого	49–120	собств. данные
<i>Isostichopus badionotus</i>	Бермудские о-ва	38 [6,8–13,6]	Crozier, 1918
	Ямайка	107	Hammond, 1981
<i>Parastichopus</i>	о. Санта-Каталина	0,5–3,6 (октябрь)	Muscat, 1983
<i>parvimensis</i>		4,8–3,6 (апрель)	
		2,3 (январь, камни)	Yingst, 1982
		1,7 (январь, песок)	
<i>P. tremulus</i>	Ранне-фьорд	1,6 [0,02]	Hauksson, 1979
<i>S. chloronotus</i>	о. Лизард	59	Uthicke, 1994
<i>S. variegatus</i>	о-ва Палау	50	Yamanouti, 1939
<b>Отряд Apodida</b>			
<i>Synapta maculata</i>	зал. Нячанг	130–980*	Собств. данные
<i>Leptosynapta tenuis</i>	зал. Наррагансет	19,5 *	Myers, 1977
		[1700–8400*]	
	прол. Боке	7,9–15,0	Powell, 1977
<i>Scoliodotella lindbergi</i>	зал. Петра Великого	16,0–72,3	Собств. данные
<b>Отряд Molpadiida</b>			
<i>Molpadia oolitica</i>	зал. Кейп-Код	158	Rhoads & Young, 1970
<i>Paracaudina ransonetti</i>	Асамуси,	158	Yamanouti, 1927
	о. Хонсю		
	зал. Петра Великого	56,4–103,2	Собств. данные

\* Результаты измерения объема, см<sup>3</sup>.

По указанным выше причинам приводимые разными авторами величины, характеризующие количество перерабатываемого голотуриями-депозитофагами осадка, различаются (табл. 6.1). Однако очевидно, что во всех случаях количество пропускаемого через кишечник материала весьма значительно.

Информации о количестве пищевого материала, перерабатываемого голотуриями-сестонофагами, в литературе обнаружить не удалось. Проведенное мною измерение объема фекалий, выделяемых двумя видами дендрохиротид из зал. Петра Великого, дало следующие результаты: *Cucumaria japonica* (масса тела  $285 \pm 36$  г, число экспериментов  $n = 37$ , температура воды  $t = 2-16$  °C)  $13-110$  см<sup>3</sup>·сут<sup>-1</sup>; *Eupentacta fraudatrix* ( $2,1 \pm 0,4$  г,  $n = 116$ ,  $t = 6-18$  °C)  $0,1-1,8$  см<sup>3</sup>·сут<sup>-1</sup>.

Пищедобывательная активность многих видов голотурий в течение года резко меняется. Наиболее полно такая сезонная изменчивость прослежена у дальневосточного трепанга. В определенный период года (на большей части ареала вида — летом) эти животные перестают питаться и их внутренние органы претерпевают характерные морфологические изменения (см. п. 2.3). Для обозначения такого состояния голотурий предложено использовать термины «гипобиоз» и «эстивация» (Левин, 1982а).

Годовой цикл активности дальневосточного трепанга можно разделить на четыре периода: активный, преэстивации, эстивации, восстановительный. Сроки наступления и продолжительность эстивации в популяциях из разных районов значительно варьируются. Сроки и характер эстивации молодых особей этого вида отличаются от таковых взрослых животных. Период начала массового гипобиоза может быть растянут на несколько месяцев; активные, нормально питающиеся особи встречаются в течение всего лета. Зимой двигательная и пищевая активность трепанга снижалась незначительно.

В соответствии с изменением активности варьируется и количество грунта в кишечнике трепанга. В зал. Петра Великого максимальный индекс наполнения кишечника отмечен в апреле—начале марта и составляет 20–45 % от массы кожно-мышечного мешка. По мере повышения температуры воды наполнение кишечника снижается (в мае — 15–30 %, в июне — 5–20 %). Минимальная величина (0–10 %) отмечена в августе.

Сезонная изменчивость интенсивности питания отмечена и у других видов стихоподид из умеренных вод — *P. californicus* (Fankboner, Cameron, 1985). У *P. parvimensis* в Калифорнии потеря внутренних органов и прекращение питания наблюдаются с августа по ноябрь (Muscat, 1982, 1983).

Очень сильно выражено это явление у дендрохиротид. *Leptopentacta elongata* у берегов Англии питается только в теплые месяцы, а зимой находится в неактивном состоянии (Fish, 1967). *Neopentadactyla mixta* у западной Ирландии 6–8 мес. (с осени до весны), также неактивна и закапывается в грунт, укрываясь от усиливающегося зимой волнового воздействия (Costelloe, Keegan, 1984; Smith, Keegan, 1984). Меняется внутригодовая интенсивность питания и у *Eupentacta quinquesemita* в Британской Колумбии (Byrne, 1982).

Изменение температурных и гидродинамических условий в течение года сказывается не только на интенсивности, но и на ритме питания дендрохиротид. Изменение ритма зарегистрировано у *Thyone fusus* (Hunter-Rowe et al., 1976) и *Aslia lefevrei* (Costelloe, Keegan, 1984) у берегов Ирландии.

Пищедобывательная активность у голотурий в тропиках также меняется в течение года. *H. leucospilota* в зал. Нячанг в зимний период (ноябрь—январь) несмотря на высокую температуру воды (25 °С) значительно снизила пищедобывательную активность. Наиболее выражены такие изменения у *S. chloronotus* и *P. graeffei*. Кишечник у особей этих видов был наполнен лишь частично, содержимое не образовывало сплошного шнура. Особи *S. chloronotus* часто неподвижно располагались в укрытиях, что весьма напоминает поведение дальневосточного трепанга в период летнего гипобиоза. Снижение интенсивности выделения фекалий *H. arenicola* на Багамских островах в феврале по сравнению с таковой в августе зарегистрировано К. Мوشер (Mosher, 1980).

Таким образом, в тропической зоне интенсивность питания голотурий в течение года также меняется. Предварительные наблюдения показывают, что динамика такой изменчивости сопряжена с гонадным циклом животных, как это установлено для калифорнийского *P. parvimensis* (Muscat, 1983), однако это предположение нуждается в экспериментальном подтверждении.

### 6.3. ИЗМЕНЕНИЕ ФИЗИКО-МЕХАНИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК ОСАДКА

Донные морские осадки — сложная динамическая система, находящаяся в постоянном взаимодействии с располагающейся над ними толщей воды. Условия обитания всех связанных с дном животных в той или иной степени зависят от микроструктуры осадков и их физико-механических характеристик. Размеры частиц осадка, их форма, вещественный состав и взаимное расположение, относительный объем и конфигурация порового пространства, количество воды в осадке, его способность сопротивляться механическому воздействию («прочность»), проницаемость для воды и газов — эти и другие параметры имеют огромное значение для донных и придонных животных, воздействуя на них прямо или косвенно. В свою очередь, сами животные в процессе жизнедеятельности интенсивно изменяют все эти характеристики.

К числу наиболее важных механических характеристик осадка относятся прочностные свойства, о которых обычно судят по сопротивлению осадка сдвигу. Как видно из табл. 6.2, сопротивление сдвигу морских осадков, определяемое пенетрацией и вращательным срезом, варьируется в пределах 0,25—370 кПа. Верхние значения этого показателя для мелководных осадков, определяемые *in situ*, не превышают 10 кПа.

Детальное исследование влияния жизнедеятельности организмов на свойства среды возможны только в условиях длительного эксперимента с использованием садков или аквариумов. Применительно к голотуриям такие эксперименты проводились в аквариумах с *Parastichopus californicus* (Brenchley, 1981) и в донных садках с *P. parvimensis* (Muscat, 1983). В обоих случаях изучали влияние питания голотурий на сопутствующие виды бентоса; физико-механические параметры не регистрировались.

Методы измерения физико-механических характеристик осадка хорошо разработаны в целом ряде дисциплин. Однако информация о свойствах осадка, требуемая биологу, качественно отличается от используемой, например, геологом, литологом или инженером. Эти различия определяются прежде всего тем, что биологу зачастую необходимо регистрировать изменения в свойствах осадков в масштабе сантиметров или даже миллиметров. Не-

Таблица 6.2. Сопротивление сдвигу некоторых морских донных осадков

Зона, тип осадка	Условия опробования	Способ опробования	Сопротивление сдвигу, кПа	Источник
Литораль, песок	?	<i>In situ</i>	64,8–94,4	Chapman и Newell, 1949
Сублитораль, песчаного ила илистого песка	Вращательный срез	<i>In situ</i> , водолаз	0,96–1,6, до 10	Moore, 1962
Сублитораль	То же	<i>In situ</i> , водолаз	1,4–7,6	Dill, Moore, 1965
Осадок разной консистенции	Статическая пенетрация	Лаборатория	< 7,6 до >190	
Шельф	То же	<i>In situ</i> , спускаемое устройство	До 10	Rhoads, 1973
Глубоководный ил	Вращательный срез	<i>In situ</i> , подводный аппарат	0,7–90,7	Monney, 1974
Сублитораль, ил	То же	<i>In situ</i> , водолаз	0,98	Rowe, 1984
То же вблизи цериантарий			1,83	
Шельф:				
ил	»	Лаборатория	1–9	Lomtadze, 1990
песок			8–370	
Ил	?	»	17–35	Солодухин, Архангельский, 1982
Сублитораль	Динамическая пенетрация	»	6,4	Deans et al., 1982
Глубоководный ил:				
1–2 см	Вращательный срез	»	0,68–0,82	Richardson, 1983
10–20 см	То же	»	5,0–12,5	
Сублитораль, ил	То же	»	0,59–10,10	Okusa et al., 1983
Глубоководный ил	Динамическая пенетрация	»	0,25–25	Meadows & Tait, 1985
Литораль:				
без инфавуны	То же	»	0,3–0,4	Meadows & Tufail, 1986
с инфавуной	»	»	0,5–0,6	
Литораль	Вращательный срез	<i>In situ</i>	1–6	Meadows & Tufail, 1986
Сублитораль, ил	Статическая пенетрация	Лаборатория	10–30	Rubinshtein, 1986

сравненно более высоки и требования к точности оценки параметров, поскольку обусловленные жизнедеятельностью организмов изменения свойств осадка выражаются, как правило, очень небольшими величинами. В связи со сказанным для выполнения работы возникла необходимость в использовании ряда специальных устройств и нетрадиционных приемов обработки результатов измерений (Левин, 1987а).

### 6.3.1. МЕТОДИКА ЭКСПЕРИМЕНТОВ

Влияние жизнедеятельности голотурий на свойства осадка в полевых условиях изучали в 1980–1986 гг. в б. Витязь и в 1985 и 1987–1988 гг. в зал. Нянчанг. В качестве экспериментальных животных использованы семь видов

голотурий: *Holothuria atra*, *H. leucospilota*, *Apostichopus japonicus* (отр. Aspidochirotida), *Cucumaria japonica*, *Eupentacta fraudatrix* (отр. Dendrochirotida), *Paracaudina ransonetii* (отр. Molpadonia) и *Scoliodotella lindbergi* (отр. Apodida). В б. Витязь использовали садки с пневмоограждением размером в плане 0,5 × 1, 1 × 1 и 2 × 3 м (рис. 6.2), установленные на глубине 3–5 м, и контрольные площадки 20 × 20 м на глубине 4–6 м. В зал. Нячанг контрольные площадки 30 × 30 м располагали на глубине 4–8 м. Продолжительность полевых экспериментов 24–410 сут (табл. 6.3).

Рис. 6.2. Садок с пневмоограждением

Лабораторные эксперименты выполнялись на МЭБ «Витязь». Использовали аквариумы емкостью 120 л со слоем грунта толщиной около 20 см, размещенным на гравийном основании. Продолжительность экспериментов 60–150 сут (табл. 6.3).

В экспериментах измеряли следующие характеристики: плотность натурального осадка ( $\rho$ ), абсолютную влажность ( $W$ ), проницаемость ( $q$ ), сопротивление сдвигу ( $\tau$ ), угол внутреннего трения ( $\varphi$ ), а также степень развития (толщину) подвижного поверхностного слоя ( $h$ ) (табл. 6.4).

Таблица 6.3. Условия проведения экспериментов

№ эксперимента	Вид	Характер эксперимента	Сроки проведения, мес.	Продолжительность, сут	Начальная масса тела, г	Плотность посадки*, экз·м <sup>-2</sup>
1	<i>Holothuria atra</i>	КП	VI–VII	26	84±7	10
2			XI–I	37	81±8	10
3	<i>H. leucospilota</i>	•	VI–VII	24	99±7	10
4			XI–I	39	98±6	10
5	<i>Apostichopus japonicus</i>	Сад	V–VII	410	96	1
6			V–VII	87	102±6	10
7			IV–VII	106	194	1
8			IX–V	231	202±8	10
9		Акв	IV–IX	141	107	1
10			V–X	150	97±6	10
11			V–VIII	82	205	1
12			VII–IX	60	202±5	10
13	<i>Cucumaria japonica</i>	КП	VI–VII	393	361±15	10
14		Акв	V–VI	49	342±7	10
15	<i>Eupentacta fraudatrix</i>	КП	VI–VII	392	10,1±0,8	150
16		Акв	V–VI	47	9,6±1,3	100
17	<i>Paracaudina ransonetii</i>	•	VIII–IX	32	30±3	10
18			VI–VIII	46	26±2	10
19	<i>Scoliodotella lindbergi</i>	•	VIII–IX	51	1,8±0,2	200
20			VIII	24	1,6±0,2	200

Примечание. КП — контрольная площадка, Сад — садок, Акв — аквариум. Контроли в опытах 1–3, 2–4, 13–15 и 14–16 совмещены.

\* Для аквариума — расчетная величина.



Таблица 6.4. Количество измерений в экспериментах (число повторов в начале опыта или контроля/число повторов в конце опыта или контроля)

Показатель	Горизонт, см	Аквариум			Садок или контрольная площадка		
		Опыт	Контроль	Всего*	Опыт	Контроль	Всего*
Плотность	0	3/3	3/3	342	5/5	5/5	510
	5	3/3	3/3		5/5	5/5	
	10	3/3	3/3		5/5	5/5	
Влажность	0	3/3	3/3	342	5/5	5/5	510
	5	3/3	3/3		5/5	5/5	
	10	3/3	3/3		5/5	5/5	
Сопротивление сдвигу	0	3/3	3/3	342	5/5	5/5	510
	5	3/3	3/3		5/5	5/5	
	10	3/3	3/3		5/5	5/5	
Проницаемость	0-10	3/3	3/3	114	5/5	5/5	170
Угол внутреннего трения	0	2/2	2/2	76	3/3	3/3	102
Толщина подвижного слоя	0	3/3	3/3	114	5/5	5/5	170
Всего				1330			1972

\* Учитывая совмещение контроля в четырех экспериментах.

Плотность и влажность осадка определяли стандартными методами, используемыми в грунтоведении и океанологии в пробах, отобранных на горизонтах 0, 5 и 10 см. Остальные параметры определяли *in situ* специальными устройствами (Левин, 1987а; см. п. 3.1.1). Проницаемость характеризовали временем подъема воды в погруженном в осадок до глубины 5 см стандартном колоколе (см. рис. 3.2). Сопротивление сдвигу измеряли ручной крыльчаткой с размером лопастей 19 мм. Угол внутреннего трения поверхностного слоя осадка определяли подводным эклиметром, выраженность подвижного слоя — фракционирующим всасывающим пробоотборником.

### 6.3.2. РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТОВ

В большинстве экспериментов, выполненных *in situ* и в аквариальных условиях, зарегистрированы существенные изменения физических характеристик осадка (табл. 6.5). Эти характеристики варьировались в следующих пределах: плотность  $\rho = 1,05 \div 1,83 \text{ г}\cdot\text{см}^{-3}$ , абсолютная влажность  $W = 30 \div 480 \%$ , проницаемость  $q = 365 \div 10 \text{ с}$ , сопротивление сдвигу  $\tau = 0,2 \div 9,3 \text{ кПа}$ , угол внутреннего трения  $\varphi = 40 \div 85^\circ$ , толщина подвижного слоя  $h = 0 \div 5$  условных единиц.

Воздействие эпибентических депозитофагов в обоих исследованных регионах (*H. atra* и *H. leucospilota* в зал. Нячанг и *A. japonicus* в зал. Петра Великого) сказалось только на поверхностном слое и выразилось преимущественно в увеличении размаха показателей, т. е. в увеличении степени гетерогенности физических свойств осадка по площади.

Проницаемость осадков на полигонах во Вьетнаме была в общем выше, чем этот показатель в осадках Японского моря, что соответствует имею-

Таблица 6.5. Изменение физико-механических характеристик осадка в экспериментах с голотуриями

Вид	№ эксперимента*	Горизонт, см	Опыт		Контроль	
			Начало	Конец	Начало	Конец
<b>Плотность, г·м<sup>-3</sup></b>						
<i>Holothuria atra</i> ,	1, 3	0	1,35-1,42	1,24-1,47	1,31-1,37	1,24-1,33
<i>H. leucospilota</i>		5	1,37-1,40	1,32-1,47	1,35-1,36	1,31-1,43
		10	1,34-1,45	1,33-1,44	1,39-1,51	1,40-1,52
<i>Holothuria atra</i> ,	2, 4	0	1,25-1,33	1,7-1,7	1,23-1,31	1,26-1,30
<i>H. leucospilota</i>		5	1,47-1,61	1,6-1,4	1,37-1,52	1,42-1,51
		10	1,44-1,51	1,7-1,2	1,48-1,53	1,44-1,54
<i>Apostichopus japonicus</i>	6-12	0	1,51-1,66	1,47-1,72	1,45-1,60	1,54-1,61
		5	1,46-1,70	1,49-1,70	1,48-1,68	1,51-1,68
		10	1,49-1,75	1,50-1,73	1,51-1,74	1,58-1,75
<i>Cucumaria japonica</i>	13, 14	0	1,63-1,70	1,16-1,44	1,64-1,68	1,65-1,68
		5	1,73	1,58-1,70	1,69-1,73	1,68-1,76
		10	1,72-1,75	1,81-1,83	1,71-1,73	1,72-1,74
<i>Eupentacta fraudatrix</i>	15, 16	0	1,61-1,70	1,19-1,52	1,63-1,68	1,63-1,69
		5	1,72	1,58-1,68	1,67-1,72	1,68-1,71
		10	1,69-1,72	1,67-1,71	1,68-1,73	1,69-1,75
<i>Paracaudina ransonetii</i>	17, 18	0	1,40-1,48	1,16-1,47	1,47-1,54	1,51-1,58
		5	1,47-1,54	1,26-1,55	1,46-1,52	1,47-1,59
		10	1,51-1,61	1,12-1,65	1,46-1,53	1,47-1,58
<i>Scoliodotella lindbergi</i>	19, 20	0	1,40-1,51	1,30-1,61	1,45-1,50	1,44-1,54
		5	1,51-1,63	1,05-1,40	1,56-1,64	1,61-1,66
		10	1,53-1,65	1,35-1,52	1,58-1,65	1,60-1,68
<b>Влажность, %</b>						
<i>H. atra</i> ,	1, 3	0	296-337	211-420	322-357	312-355
<i>H. leucospilota</i>		5	295-338	312-350	301-311	300-314
		10	316-348	299-340	339-351	310-323
<i>H. atra</i> ,	2, 4	0	290-319	291-417	321-330	318-351
<i>H. leucospilota</i>		5	237-254	223-256	210-249	238-248
		10	260-262	236-270	231-297	259-260
<i>A. japonicus</i>	6-12	0	274-365	233-352	240-353	231-358
		5	226-336	183-326	172-332	144-312
		10	234-338	238-322	229-334	212-328
<i>C. japonica</i>	13, 14	0	224-278	395-480	231-279	232-280
		5	149-212	194-196	173-216	191-220
		10	112-130	30-129	101-140	92-144
<i>E. fraudatrix</i>	15, 16	0	212-273	355-460	235-275	223-270
		5	154-233	190-194	170-215	192-237
		10	110-130	71-134	92-108	68-106
<i>P. ransonetii</i>	17, 18	0	255-356	270-459	294-361	290-330
		5	287-337	271-396	291-353	274-318
		10	250-312	230-460	292-328	232-298
<i>S. lindbergi</i>	19, 20	0	275-316	235-357	310-347	286-345
		5	296-337	265-439	294-331	245-296
		10	286-340	275-408	306-388	290-310
<b>Сопротивление сдвигу, кПа</b>						
<i>H. atra</i> ,	1, 3	0	3,1-3,7	2,3-4,3	2,7-3,2	1,8-3,0
<i>H. leucospilota</i>		5	3,9-4,9	4,0-4,8	4,4-5,1	4,2-5,0
		10	4,3-4,7	4,8	3,9-4,7	3,7-4,3
<i>H. atra</i> ,	2, 4	0	2,5-3,1	1,0-3,4	1,8-2,3	1,7-2,7
<i>H. leucospilota</i>		5	3,9-4,7	4,2-4,6	3,7-4,2	4,1-4,3
		10	3,5-4,3	3,4-4,5	4,0-4,4	3,9-4,5

Продолжение табл. 6.5

Вид	№ эксперимента*	Горизонт, см	Опыт		Контроль	
			Начало	Конец	Начало	Конец
<i>A. japonicus</i>	6-12	0	3,9-6,1	3,7-6,4	3,5-6,5	4,4-6,4
		5	3,8-6,6	4,9-7,2	4,3-7,9	5,2-8,0
		10	4,7-7,4	5,1-7,1	4,8-7,3	4,8-7,4
<i>C. japonica</i>	13, 14	0	7,2	3,9	6,6-7,0	6,4-6,9
		5	7,1-7,6	7,3-8,6	7,2-7,9	7,5-8,0
		10	7,1-7,5	7,4-7,5	6,9-7,8	7,2-7,6
<i>E. fraudatrix</i>	15, 16	0	6,1-7,2	3,5-4,5	6,4-6,8	6,3-6,9
		5	6,6-6,7	6,7-8,0	7,2-7,6	7,3-7,7
		10	6,5-7,1	6,7-7,2	6,6-7,3	6,8-7,3
<i>P. ransonetii</i>	17, 18	0	4,3-5,9	1,8-6,5	4,6-5,2	5,1-5,8
		5	4,7-6,0	3,1-6,8	4,8-5,1	5,2-5,5
		10	5,1-6,4	1,0-4,8	4,7-5,2	4,6-5,6
<i>S. lindbergi</i>	19, 20	0	4,9-5,9	3,5-9,3	3,9-4,7	4,4-5,6
		5	3,8-5,5	0,2-2,3	4,3-5,1	4,2-5,6
		10	5,3-6,7	1,4-6,8	5,4-5,8	5,3-6,7

## Проницаемость, с

<i>H. atra</i> ,	1, 3	0-5	200-159	281-10	205-173	227-176
<i>H. leucospilota</i>	2, 4	0-5	308-279	305-202	268-241	283-220
<i>A. japonicus</i>	6-12	0-5	497-294	551-251	524-265	493-254
<i>C. japonica</i>	13, 14	0-5	389-335	605-387	362-331	443-380
<i>E. fraudatrix</i>	15, 16	0-5	440-360	578-412	405-367	439-382
<i>P. ransonetii</i>	17, 18	0-5	333-250	370-27	304-249	338-256
<i>S. lindbergi</i>	19, 20	0-5	331-247	389-65	287-232	360-280

## Угол внутреннего трения, ...°

<i>H. atra</i> ,	1, 3	0	52-58	47-61	49-53	46-51
<i>H. leucospilota</i>	2, 4	0	54-56	48-58	53-57	52-57
<i>A. japonicus</i>	6-12	0	58-67	56-66	55-69	57-68
<i>C. japonica</i>	13, 14	0	60-67	85	62-64	62-65
<i>E. fraudatrix</i>	15, 16	0	58-68	79	62-64	61-64
<i>P. ransonetii</i>	17, 18	0	58	40-52	54-58	57
<i>S. lindbergi</i>	19, 20	0	60-62	61-63	58	56-60

## Толщина подвижного слоя, условные единицы

<i>H. atra</i> ,	1, 3	0	2-3	5	2	2
<i>H. leucospilota</i>	2, 4	0	4	4	4	4
<i>A. japonicus</i>	6-12	0	3	1-4	3	2-3
<i>C. japonica</i>	13, 14	0	2-3	5	2	2
<i>E. fraudatrix</i>	15, 16	0	3	5	2	2
<i>P. ransonetii</i>	17, 18	0	2-3	5	2-3	2-3
<i>S. lindbergi</i>	19, 20	0	2	2-3	2-3	3

\* Номера соответствуют таковым в табл. 6.3.

щимся в литературе сведениям о соотношении величин проницаемости осадков в тропиках и в умеренных широтах (Webb, 1969). Подвижный поверхностный слой осадка (ППС) в зал. Нячанг зимой был выражен значительно сильнее, чем летом. Во всех опытах осадок у границы раздела вода—дно был более рыхлым, влажным и имел меньшее сопротивление сдвигу, чем нижележащие слои.

Очень интересны различия в ходе изменения толщины ППС, зарегистрированные в зал. Нячанг в летних и зимних опытах. Ее можно объяснить значительно большим количеством взвеси в воде в период почти непрерывных зимних штормов; в этих условиях «выеденный» слой очень быстро восстанавливался. Уменьшение влияния воздействия *H. atra* и *H. leucospilota* на осадок зимой прослеживается и по другим показателям.

Питание сестонофагов *C. japonica* и *E. fraudatrix* привело к увеличению толщины ППС, что сопровождалось снижением плотности, проницаемости и прочностных свойств. Обращает на себя внимание резкое повышение (особенно в опытах с *C. japonica*) связности этого слоя, о чем свидетельствует увеличение до 85° угла внутреннего трения.

В отличие от упомянутых видов, воздействие на осадок инфаунных депозитофагов *P. ransonetii* и *S. lindbergi* затрагивает не только поверхностный слой, но и толщу осадка. Различия между этими видами проявляются в том, что первый модифицирует свойства преимущественно нижнего слоя, тогда как второй — среднего. Различается и их влияние на поверхность осадка. Питание сколиодотеллы практически не изменило толщину ППС, хотя и повлияло на свойства осадка у поверхности, приведя, в частности, к некоторому его уплотнению. Питание паракаудины привело к резкому увеличению степени гетерогенности ППС.

Инструментальные исследования воздействия голотурий на свойства донных осадков ограничиваются, по-видимому, работой А. Майерса (Myers, 1977), в которой определялось влияние воронкостроящей аподы *Leptosynapta tenuis* на «вязкость» поверхностного слоя; качественная информация имеется еще по одному виду — *Molpadia oolítica* (Rhoads, Young, 1971). Поэтому отмеченные в эксперименте изменения физических свойств осадка почти не с чем сравнивать; в сравнительном плане можно рассматривать только результаты, относящиеся к *P. ransonetii* — виду, экологически весьма сходному с *M. oolítica*.

В экспериментах с паракаудиной зарегистрировано повышение влажности в глубоких слоях населенного голотуриями осадка, отмеченное и американскими исследователями при наблюдениях мольпадии. Подтверждаются сведения о накоплении большого количества рыхлого фекального материала в понижениях грунта. Однако заселения поверхности конусов седентарными полихетами в моих опытах не происходило (возможно, из-за относительной их непродолжительности), и осадок у границы раздела вода—дно по всей площади экспериментального аквариума имел меньшую связность и прочность, чем более глубокие слои.

В опытах с паракаудиной (а также со сколиодотеллой) подтвердилось интересное наблюдение американских авторов (Rhoads, Young, 1970, 1971) о том, что толщина перемешанного животными слоя осадка может влиять на свойства глубже расположенных слоев: при высоком уровне биотурбации поверхностного слоя влажность в толще осадка снижается на меньшую величину, чем в непереработанных осадках.

Резюмируя результаты проведенных экспериментов и учитывая литературные данные, можно выделить следующие основные пути воздействия отдельных трофических категорий голотурий на свойства донных осадков (упомянуты только виды, по которым имеется полученная инструментальным путем информация).

## А. Депозитофаги

### А1. Эпибентические (*Holothuria atra*, *H.leucospilota*, *A. japonicus*)

Увеличивают гетерогенность свойств поверхностного слоя осадка. При относительно низкой скорости восстановления ППС снижают толщину последнего.

### А2. Инфаунные

#### А2.1. Конвейерные (*Paracaudina ransonetii*)

Снижают плотность и сопротивление сдвигу, повышают влажность глубоких слоев, увеличивают гетерогенность толщины ППС, снижают связность и повышают проницаемость поверхностного слоя.

#### А2.2. Воронкостроящие (*Leptosynapta tenuis* — по данным: Powell, 1977; Myers, 1977)

Снижают плотность осадка на глубине 2–10 см, увеличивают или не изменяют плотность поверхностного слоя.

#### А2.3. Туннельные (*Scoliodotella lindbergi*)

Снижают плотность и сопротивление сдвигу, повышают влажность и проницаемость преимущественно среднего слоя, могут несколько повышать плотность поверхностного слоя.

## Б. Сестонофаги (*Cucumaria japonica*, *Eupentacta fraudatrix*)

Существенно увеличивают толщину ППС, несколько снижают плотность, сопротивление сдвигу и проницаемость поверхностного слоя, повышают его влажность и связность.

## 6.4. ШИРОТНО-ЗОНАЛЬНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СРЕДООБРАЗУЮЩЕЙ И БИОДИФФЕРЕНЦИОННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

### 6.4.1. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ ГРУППИРОВОК МЕЛКОВОДНЫХ ГОЛОТУРИЙ

Планетарная широтная зональность в распределении океанических характеристик сказывается на всем населении шельфов (Нейман, 1988). Это положение в полной мере относится к распределению голотурий, обитающих в прибрежной зоне.

К сожалению, обобщающих заключений о закономерностях географического распределения крупных таксонов голотурий очень немного. В основном они сводятся к тому, что *Dendrochirotida* более обычны в умеренных водах, чем в тропических (Pawson, 1970; Bakus, 1973). Каких-либо количественных данных, подтверждающих высказанное положение, обнаружить в литературе не удалось. Для выяснения широтных закономерностей распределения этих животных я проанализировал 29 региональных списков голотурий из различных районов Мирового океана. В списках приведены три отряда голотурий, представляющих основные трофические группы: *Dendrochirotida* (сестонофаги), *Aspidochirotida* (эпибентические депозитофаги) и *Molpadiiida* (инфаунные депозитофаги).

Было выявлено очень четкое закономерное изменение видового состава в меридиональном направлении (табл. 6.6, рис. 6.3). Хорошо прослеживается последовательное повышение при движении от экватора к полюсам доли дендрохиротид и, особенно, снижение величины отношения числа видов аспидохиротид к таковому дендрохиротид; первый показатель варьи-

Таблица 6.6. Таксономический состав мелководных голотурий в разных районах Мирового океана

Район	Широта	Общее число видов *	Aspidochirofida	Dendrochirofida	Molpadiida	Источник
Земля Франца-Иосифа	80–85° с. ш.	8	0	2	3	Баранова, 1972
Баренцево море	70–80° с. ш.	11	0	7	0	Анисимова, 1984
Охотское море	50–60° с. ш.	18	1	11	0	Ушаков, 1953
Брит. Колумбия	47–85° с. ш.	30	3	22	2	Lambert, 1984
Ирландия	50–55° с. ш.	23	2	15	0	O'Connor et al., 1985
Зап. Сахалин	46–51° с. ш.	17	1	11	3	Фадеев, 1988
Южный Сахалин, Южные Курилы	45° с. ш.	31	1	19	6	Дьяконов и др., 1958
Зал. Петра Великого	43° с. ш.	21	1	11	3	Климова и др., 1987
Восток США	40–48° с. ш.	21	0	14	2	Pawson, 1977
Италия	35–45° с. ш.	26	8	12	1	Tortonese, 1965
Мексиканский зал.	25–30° с. ш.	46	17	21	2	Miller, Pawson, 1984
Канарские о-ва	28° с. ш.	17	10	4	1	Baccalado et al., 1985
Флорида	23–25° с. ш.	40	15	15	1	Hendler et al., 1995
Гонконг	22° с. ш.	20	7	9	1	Clark, 1980
Центр.-восточная Пацифика	32° с. ш.– –10° ю. ш.	97	25	61	4	Maluf, 1988
Куба	20–23° с. ш.	16	12	3	0	Левин, Гомес, 1975
Красное море	14–28° с. ш.	47	33	8	0	Cherbonnier, 1955
Мавритания	20° с. ш.	11	2	9	0	Massin, 1993
Антильские о-ва	18–20° с. ш.	26	20	4	0	Deichmann, 1963
о. Хайнань	18–20° с. ш.	19	5	2	0	Liao, 1983
Белиз	17° с. ш.	12	6	0	0	Pawson, 1976
Гуам	13° с. ш.	30	23	2	0	Rowe и Doty, 1977
Южный Вьетнам	12° с. ш.	55	29	10	1	Собств. наблюдения
Сомали	0–10° ю. ш.	18	16	1	0	Tortonese, 1980
о. Асценсьон	8° ю. ш.	5	4	0	0	Pawson, 1978
о. Альдабра	9° ю. ш.	35	27	2	0	Sloan et al., 1979
о. Кокос	11° ю. ш.	36	25	5	0	Marsh, 1994b
Северная Австралия	10–20° ю. ш.	90	38	32	5	Cannon и Silver, 1986
Северо-Западная Австралия	14–17° ю. ш.	28	24	2	0	Marsh, 1986
Таити	17° ю. ш.	20	17	0	0	Cherbonnier, 1954
Мадагаскар	13–25° ю. ш.	122	65	40	0	Cherbonnier, 1988
Новая Каледония	20–23° ю. ш.	58	48	4	0	Féral и Cherbonnier, 1986
о. Хаутман Аброллюс	28° ю. ш.	33	23	7	1	Marsh, 1994a
Чили	20–50° ю. ш.	18	0	9	4	Pawson, 1969
Зап. Австралия	35° ю. ш.	12	3	7	1	Marsh, 1986
Новая Зеландия	35–42° ю. ш.	31	1	18	4	Pawson, 1970
Прол. Кука	40° ю. ш.	12	1	7	0	Pawson, 1963
Земля Адели	66° ю. ш.	18	0	17	0	Cherbonnier, 1973
Море Уэдделла	65–85° ю. ш.	37	2	30	2	Gutt, 1988

\* Учитывались только виды, отмеченные на глубине до 100 м.

**Рис. 6.3.** Представленность числа видов трех отрядов мелководных голотурий на разных широтах:

*A* — отношение числа видов *Aspidochirotida* к числу видов *Dendrochirotida*, (шкала на оси абсцисс логарифмическая); *B* — доля (%) числа видов *Dendrochirotida* от общего числа видов в списке; *C* — то же *Molpadiida*

руется в пределах двух, второй — трех порядков. В тропическо-субтропической зоне доля видов дендрохиротид не превышает 25 % от общего числа видов голотурий, тогда как в умеренных водах она поднимается до 70 %. Необходимо, однако, иметь в виду, что можно говорить только об относительной видовой бедности дендрохиротид в тропиках; общее число видов этого отряда здесь весьма значительно. Так, в Индо-Вест-Пацифике отмечено около 150 видов *Dendrochirotida* при 125 видах *Aspidochirotida* (Clark, Rowe, 1971, с дополнениями).

Очень характерно и широтное распределение мелководных *Molpadiida*. В приэкваториальной и в приполярных зонах они практически отсутствуют и наиболее хорошо представлены между 30 и 50° как северного, так и южного полушарий.

Не менее значительна разница и в численном обилии представителей рассматриваемых групп. Дендрохиротиды в умеренных водах образуют обширные поселения с очень высокой плотностью. Так, у берегов Ирландии обилие *Aslia lefevrei* достигает 70 экз.м<sup>-2</sup>, *Thyone fusus* — 100, *Neopentadactyla mixta* — 420 экз.м<sup>-2</sup> (Keegan et al., 1985). У атлантического побережья США *Pseudocnus lubricus* образует поселения плотностью 4000–6000 экз.м<sup>-2</sup> (Birkeland et al., 1982), обилие *Eupentacta fraudatrix* в зал. Петра Великого превышает 100 экз.м<sup>-2</sup> (собств. данные), а у западного Сахалина — 400 экз.м<sup>-2</sup> (Фадеев, 1988).

В тропиках же скопления дендрохиротид очень локальны и их плотность в среднем значительно ниже. Так, в хорошо исследованном мною зал. Нячанг в подавляющем большинстве случаев эти голотурии представлены единичными особями. Анализ литературных данных по распределению голотурий в Индо-Вестпацифике (Clark, Rowe, 1971) показал, что средний размер видового ареала (определяемый как отношение числа упоминаний видов данного отряда во всех районах к числу этих видов) *Dendrochirotida* в 2,4 раза меньше, чем таковой *Aspidochirotida*. Подтверждением низкой численности представителей этой группы является полное их отсутствие в списке промысловых тропических голотурий (Sloan, 1985; Conand, 1986).

В то же время и в тропической зоне встречаются хотя и ограниченные по площади, но плотные скопления дендрохиротид. Так, на атолле Эниветак зарегистрирована плотность поселения *Afrocucumis africana* 546 экз.м<sup>-2</sup> (Lawrence, 1980). Небольшое по площади скопление *Semperiella sp.* (до 30 экз.м<sup>-2</sup>) найдено мною на литорали о. Там зал. Нячанг.

Плотность поселения аспидохиротид в тропиках значительно ниже, чем плотность дендрохиротид как в тропиках, так и тем более в умеренных водах. Максимальные ее величины зарегистрированы на атолле Эниветак: *Holothuria hilla* — 324 экз.м<sup>-2</sup>, *H. atra* — 52, *H. leucospilota* — 24, *Stichopus chloronotus* — 15, *Actinopyga mauritiana* — 12 экз.м<sup>-2</sup> (Lawrence, 1980). Однако такие скопления — явление скорее исключительное; как собственные

наблюдения (табл. 6.7), так и литературные данные свидетельствуют о том, что обычно обилие аспидохиротид в тропиках не превышает одного экземпляра на несколько квадратных метров.

Таблица 6.7. Средняя плотность поселения и биомасса голотурий-депозитофагов на коралловых рифах

Таксон	N*	Обилие, экз·10 <sup>-4</sup> м <sup>-2</sup>	Биомасса, 10 <sup>4</sup> г·10 <sup>-4</sup> м <sup>-2</sup>
<b>Индो-Вестпацифика</b>			
Род <i>Actinopyga</i>	30	56,4-213,6	26,2-96,3
Род <i>Bohadschia</i>	14	331,8-537,2	90,4-162,7
<i>Holothuria nobilis</i>	9	19,1-28,8	8,6-9,9
<i>H. atra</i>	8	446,6-630,6	54,0-82,8
<i>H. leucospilota</i>			
Другие Holothuriidae	39	13 953,7-79 982	96,1-425,4
Сем. Stichopodidae	8	39,5-46,6	9,5-13,1
Род <i>Synapta</i> , <i>Euapta</i>	19	23,2-43,2	6,3-14,9
Другие Synaptidae	21	51,4-96,5	2,1-6,9
Сем. Chiridotidae	27	23,2-85,6	0,04-0,11
<b>Куба</b>			
<i>Actinopyga agassizi</i>	4	23,5-23,7	4,0-4,1
<i>Holothuria mexicana</i>	5	19,0-39,6	4,2-8,3
Другие Holothuriidae	12	4 605,3-15 245	33,4-121,7
Сем. Stichopodidae	4	69,5-73,8	27,2-43,6
<i>Euapta lappa</i>	11	6,3-9,7	1,4-2,1

\* Число учетных площадок размером 10<sup>4</sup> м<sup>2</sup>.

Таким образом, по плотности поселения в скоплениях рассматриваемые организмы можно расположить в следующий ряд: Dendrochirotida в высоких широтах > Dendrochirotida в тропиках > Aspidochirotida в тропиках > > Aspidochirotida в высоких широтах.

Иная картина наблюдается при переходе к биомассе. Все виды дендохиротид, для которых отмечены скопления в тропиках и в умеренных широтах, — мелкие или очень мелкие животные. Вследствие очень высокой плотности поселения в некоторых районах они способны давать значительную биомассу. Максимальные величины зарегистрированы для *P. lubricus* у западного побережья США — около 9000 г·м<sup>-2</sup> (Birkeland et al., 1982), однако это скорее исключение, чем правило. Обычно же эти величины на 1-2 порядка ниже: например, в Беринговом море *Psolus phantapus* — 180 г·м<sup>-2</sup>, у западного Сахалина *Cucumaria japonica* — 164,6 г·м<sup>-2</sup>, *E. fraudatrix* — 398,2 г·м<sup>-2</sup> (Фадеев, 1988). Близкие величины максимальной биомассы отмечены у этой группы и в тропиках, например *A. africana* — 491,4 г·м<sup>-2</sup> (Lawrence, 1980).

Биомасса тропических аспидохиротид из-за больших (часто у очень больших) размеров этих животных может быть значительно выше. Так, на атолле Эниветак зарегистрированы величины (г·м<sup>-2</sup>): *H. atra* — 2550, *H. leucospilota* — 1180, *S. chloronotus* — 2180, *A. mauritiana* — 7880 (Lawrence, 1980). Для этих животных в тропиках характерны устойчиво высокие биомассы на значительных площадях (см. табл. 6.7). Единичные виды мелководных аспидохиротид, проникшие в умеренные воды, на не-



которых участках могут образовывать значительную биомассу (в первую очередь дальневосточный трепанг), но в среднем биомасса этой группы здесь очень невелика.

Поэтому в ряду биомасс рассматриваемые группы выстроятся в ином порядке, чем в ряду обилия, а именно: *Aspidochirotida* в тропиках > > *Dendrochirotida* в высоких широтах > *Dendrochirotida* в тропиках > > *Aspidochirotida* в высоких широтах.

Рассмотренные количественные закономерности относятся к показателям обилия голотурий в скоплениях. Средние значения этих величин в пересчете на общую площадь района (и, следовательно, показатели общей численности и биомассы) распределены иначе, что обусловлено отмеченными выше различиями в размере тела и характере распределения животных.

Для количественной оценки распределения отдельных таксономических групп голотурий были проанализированы соответствующие данные по двум расположенным в разных широтах районам (см. рис. 1.1) с примерно одинаковой степенью изученности — зал. Петра Великого (43° с. ш.) и зал. Нячанг (12° с. ш.). В обоих случаях рассматривали полосу прибрежного мелководья, ограниченную изобатой 20 м. В зал. Петра Великого исследовали район площадью 40 км<sup>2</sup> в северо-восточной части зал. Посета, включая бухты Витязь и Троицы (свыше 500 подолазных и литоральных станций), в зал. Нячанг — западную часть залива той же площади (около 140 станций).

Полученные на этих участках результаты (табл. 6.8), а также собственные и литературные данные по другим районам океана показывают, что соотношение средних по площади района показателей численного обилия и биомассы (а также общей численности и биомассы) двух отрядов голотурий в разных широтных зонах может быть представлено следующим образом: [*Aspidochirotida* в тропиках ≈ *Dendrochirotida* в высоких широтах] >> >> [*Aspidochirotida* в высоких широтах ≈ *Dendrochirotida* в тропиках].

Суммируя данные по широтно-географическому распределению мелководных *Aspidochirotida* и *Dendrochirotida*, следует обратить внимание, что изменение видового богатства и обилия имеет в этих группах противоположную направленность: в первой указанные показатели от экватора к высоким широтам снижаются, а во второй — повышаются. Однако напомним, что дендрохиротиды в «пессимальной» для этой группы зоне (тропиках) только относительно беднее в видовом отношении и малочисленнее, чем аспидохиротиды, тогда как аспидохиротиды в умеренных зонах практически отсутствуют.

Географическое распространение еще одной группы голотурий-депозитофагов — эпибентических аподид — довольно сходно с распределением аспидохиротид. Крупные синапиды в тропиках очень многочисленны и образуют высокую биомассу (см. табл. 6.7 и 6.8), в высоких же широтах эти животные отсутствуют. Характер распространения инфаунных аподид несколько напоминает таковой мольпадиид: в умеренных водах они имеют относительно высокую численность и биомассу, тогда как в тропиках их очень мало.

Анализ трофической структуры шельфовых голотурий показал, что она подчиняется закономерностям, сформулированным А. А. Нейман (1988) для шельфового бентоса в целом, но выявляет очень существенные различия (рис. 6.4).

Рис. 6.4. Соотношение биомасс трофических группировок мелководных голотурий

1. На шельфах теплых морей общая биомасса всех трофических групп бентоса значительно ниже, чем в холодных и умеренных водах; для мелководных же голотурий эти показатели близки.

2. На шельфах в тропиках относительная доля биомассы сестонофагов значительно выше, чем эпибентических депозитофагов; в умеренных широтах биомассы этих двух трофических категорий примерно равны, а биомасса инфаунных депозитофагов очень мала. У мелководных голотурий картина принципиально иная: в тропиках сестонофаги и депозитофаги находятся в обратной (по сравнению с зарегистрированной для всего шельфа) зависимости; в умеренных же широтах сестонофаги составляют основную долю

Таблица 6.8. Интенсивность переработки голотуриями осажденного материала в зал. Петра Великого и Нячанг (расчетная площадь 40 км<sup>2</sup>)

Трофическая группа	Семейство	Число видов		Обилие, экз·м <sup>-2</sup>	Биомасса		Объем переработанного осадка			
		N	%		г·м <sup>-2</sup>	%	см <sup>3</sup> ·г <sup>-1</sup> ·м <sup>-2</sup>	см <sup>3</sup> ·г <sup>-2</sup> ·сут <sup>-1</sup>	%	
<b>Зал. Петра Великого (43° с. ш.)</b>										
Эпибентические депозитофаги	Holothuriidae	0		0	0		0		0	
	Stichopodidae	1		0,011*	1,590*		0,3		0,477	
	Synaptidae	0		0	0		0		0	
Итого		1	4,8		1,590	32,4		0,477	23,5	
Инфаунные депозитофаги	Chiridotidae	6		0,019	0,019		5,9		0,112	
	Molpadiidae	3		0,009	0,270		3,1		0,837	
Итого		9	42,9		0,289	5,9		0,949	46,7	
Сестонофаги	Cucumariidae	10		0,020	3,030		0,2		0,606	
	Phyllophoridae	0		0	0		0		0	
	Psolidae	1		+	+		0,2		+	
Итого		11	52,3		3,030	61,7		0,606	29,8	
Всего		21	100		4,906	100		2,032	100	
<b>Зал. Нячанг (12° с. ш.)</b>										
Эпибентические депозитофаги	Holothuriidae	20		0,023	2,490		0,5		1,250	
	Stichopodidae	4		+	0,101		0,4		0,040	
	Synaptidae	6		+	0,023		6,1		0,140	
Итого		30	75,0		2,614	99,9		7,0	1,430	99,5
Инфаунные депозитофаги	Chiridotidae	2		+	+		7,4		0,306	
	Molpadiidae	1		+	+		3,4		+	
Итого		3	7,5		+	+	10,8		0,006	0,4
Сестонофаги	Cucumariidae	1		+	0,001		0,3		+	
	Phyllophoridae	6		+	0,002		0,3		+	
	Psolidae	0		0	0		0		0	
Итого		7	17,5		0,003	0,1		0,6	+	0,1
Всего		40	100		2,618	100		18,4	1,437	100

\* По результатам учета 1968–1969 гг. (до падения численности дальневосточного трепанга — см. Левин, 1982а).

биомассы, на втором месте — «безвыборочные», тогда как собирающих депозитофагов в высоких широтах, как правило, почти нет.

Отмеченные специфические особенности трофической структуры голотурий прибрежной зоны имеют четкую таксономическую основу. Преобладание на мелководье тропическо-субтропической зоны голотурий-депозитофагов — следствие процветания здесь представителей двух семейств отряда *Aspidochirotida*: *Holothuriidae* и *Stichopodidae* и сем. *Synaptidae* отряда *Apodida*. Подавляющее большинство видов этих групп не опускается глубже 50–100 м и не учитывается при анализе трофической структуры бентоса основной части шельфа. Резкий же «дефицит» указанной трофической категории в прибрежье умеренных зон связан с отсутствием здесь характернейшего для нижних горизонтов шельфа сем. *Synallactidae* (отр. *Aspidochirotida*).

Чем можно объяснить рассматриваемый характер широтно-зонального распределения мелководных голотурий? В литературе (Pawson, 1970; Bakus, 1973) он связывается только с изменением в меридиональном направлении количества и качества пищевого материала. Однако, как представляется, это не единственный, а в некоторых случаях и не главный фактор.

По моим данным, зональные градиенты обилия пищи наиболее существенно сказываются на распределении *Molpadiida* и закапывающихся *Apodida*. Имеющийся материал полностью согласуется с результатами, полученными А. А. Нейман (1988) для животных с аналогичным типом питания. Я согласен с Нейман и в том, что такое распределение объясняется низким содержанием и низким пищевым достоинством органического вещества в тропических осадках. Содержание ОВ в осадке должно в наибольшей по сравнению с другими голотуриями степени сказываться на мольпадидах — малоподвижных животных, облигатно питающихся в толще осадка.

Зональным варьированием обилия пищи объясняют в литературе и распределение *Aspidochirotida* и *Dendrochirotida*. Д. Посон (Pawson, 1970) связывает обилие дендрохиротид в умеренной зоне с преимущественной представленностью там взвешенной пищи. Дж. Бакус (Bakus, 1973) приводит в сущности то же, но более развернутое объяснение. Он полагает, что причина такого распределения голотурий — низкое обилие фитопланктона в тропических водах и высокое обилие планктона и взвешенных частиц детрита в умеренных.

Однако, как указывает Ю. И. Сорокин (1986, с. 8), в последние годы «...положение о бедности планктона в водах коралловых рифов было полностью пересмотрено. Установлено, что эти воды характеризуются обилием взвешенной пищи, включая планктон». Поскольку коралловые рифы — основное местообитание тропических голотурий, исходя из современных концепций продукционного процесса в тропических водах объяснение американских авторов не может быть принято. Подтверждением того, что взвешенной пищи в тропиках много, является тот факт, что тропические *Aspidochirotida* «выделили из своих рядов» селенкотурий и семперотурий, приспособившихся к потреблению такой пищи.

Безусловно, обилие и состав планктона на разных широтах не одинаковы, что сказывается на условиях питания голотурий, но имеются и другие факторы, определяющие зональное распределение этих животных.

В последние годы накапливается информация (Legendre et al., 1986) о том, что продукция сестонофагов контролируется не столько биологическими, сколько физическими факторами и что в обеспечении таких животных пи-

щей критическим звеном является не наличие пищевого материала, а активность гидродинамических процессов. Как уже упоминалось в п. 3.3, характерная особенность прибрежной зоны — ведущая роль гидродинамического фактора. Поэтому вариабельность степени подвижности воды и характера осадконакопления играет существенную роль в распределении мелководных организмов с разным типом питания. В связи с этим кратко рассмотрим характерные гидродинамические и седиментологические черты природных (климатических) зон Мирового океана (Лисицын, 1974).

**Ледовые зоны.** Волновое воздействие на берег, абразия и волновая переработка осадочного материала минимальны. Господствуют обломочные осадки. Накопление биогенных отложений практически отсутствует.

**Умеренные зоны.** Средняя интенсивность волнения более 5 баллов, волновое воздействие на берег, абразия и переработка материала максимальны. Преобладают разнообразные обломочные и глинистые осадки, к ним часто примешиваются биогенные (прежде всего ракушечные). Скорость седиментации повышена.

**Аридные зоны.** Средняя интенсивность волнения 3–5 баллов, абразия берегов и переработка осадочного материала ослаблены. Поступление терригенного материала незначительно. Биогенная седиментация незначительна, но карбонатные отложения господствуют в связи с недостатком терригенного материала. Скорость седиментации очень низкая.

**Экваториальная зона.** Преобладают штиль или волнение ниже 3 баллов, абразия берегов и волновая переработка слабы. Поступление терригенного материала максимальное и сочетается с высокой продукцией биогенного материала. Скорость седиментации выше таковой в аридных зонах в 3–10 раз.

Таким образом, одна из характерных гидродинамических особенностей тропическо-субтропической зоны — низкая интенсивность волнового воздействия, что может сказываться на обеднении состава и снижении обилия в тропиках голотурий-сестонофагов.

Широтные изменения в распределении голотурий могут быть прямо связаны с составом и механическими свойствами грунтов. Для высоких широт наиболее характерны обломочные породы, для низких — илы; осадки первого типа имеют большую несущую способность. Установлено (Boucot, 1981), что на менее «прочных» осадках обитают преимущественно подвижные сестонофаги, а на стабильных — сессильные сестонофаги. Рыхлость тропических мягких грунтов может препятствовать развитию здесь дендрохиротид, нуждающихся в надежной опоре для закрепления. От физических свойств осадка в значительной степени зависит легкость эродирования поверхности дна волнами, интенсивность процессов взмучивания и ресуспендирования осадка, влияющих на трофические свойства придонного слоя воды, а в мелких участках водоема — и всей ее толщи.

Еще один фактор, могущий влиять на распределение голотурий, — прямые биотические отношения между животными. Речь идет о явлении, которое описавшие его авторы (Rhoads, Young, 1970) назвали «аменсализмом трофических групп»; позже его было предложено рассматривать (Thayer, 1983) как частный случай более общего феномена — «биологической расчистки» [bulldozing].

Согласно этой гипотезе, подтверждаемой солидным фактическим материалом, на неконсолидированных грунтах происходит прямое угнетение депозитофагами неподвижных сестонофагов (аменсализм) либо неподвижных

организмов вообще, включая и растения. Наблюдающаяся четкая обратная зависимость между числом видов (и, менее выраженная, числом особей) *Aspidochirotida* и *Dendrochirotida* полностью согласуется с гипотезой аменсализма.

Несомненно, существуют и причины физиологическо-биохимического характера. Так, ранее мы показали (Краснов и др., 1976), что в меридиональном направлении меняется характер кальцификации скелетных элементов голотурий, а именно: от экватора к высоким широтам в них повышается отношение  $Ca/Mg$ .

Таким образом, широтно-зональные изменения распределения голотурий могут объясняться целым комплексом факторов; при этом наборы факторов, объясняющих «положительные» и «отрицательные» черты распределения, могут не совпадать. Например, относительная видовая бедность и снижение численного обилия дендрохиротид в тропиках обусловлены, по моему мнению, следующим комплексом: а) слабым волновым воздействием, затрудняющим восстановление «выеденного» сестонофагами ОВ из придонного слоя воды; б) слабой консолидированностью осадка, препятствующей закреплению как эпибентических, так и закапывающихся животных; в) прямым угнетающим воздействием разнообразных и многочисленных здесь аспидохиротид. Препятствием к обитанию в тропиках групп голотурий, питающихся в толще грунта (мольпадииды и закапывающиеся аподиды), может быть, помимо рассмотренного выше ведущего фактора — содержания в грунте ОВ, — слабая несущая способность грунта, затрудняющая устройство нор.

#### 6.4.2. ШИРОТНАЯ ЗОНАЛЬНОСТЬ ХАРАКТЕРА И ИНТЕНСИВНОСТИ ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ДОННЫЕ ОСАДКИ

Из рассмотренной в предыдущих разделах схемы транспорта пищевого материала голотуриями и результатов экспериментального исследования влияния этих животных на физико-механические свойства донных осадков следует, что отдельные таксоны голотурий весьма существенно различаются характером воздействия на субстрат. Поскольку, как было показано выше, наблюдаются очень четкие широтные закономерности распределения отдельных видов и обилия их представителей, в меридиональном направлении меняется и общая интенсивность воздействия голотурий на осажденное вещество, а также конкретный характер такого воздействия. Наиболее существенны различия в воздействии на субстрат жизнедеятельности *Aspidochirotida*, эпибентических *Apodida* и всех *Dendrochirotida*, с одной стороны, и *Molpadiida* и закапывающихся *Apodida* — с другой: в первом случае оно сказывается только на самых верхних слоях осадка или поверхности твердых грунтов, во втором — на всей толще осадка.

Аспидохиротиды и эпибентические аподиды увеличивают гетерогенность свойств поверхностного слоя, тем самым снижая его стабильность. Дендрохиротиды чаще способствуют накоплению на поверхности осадка слоя связанного ОВ, увеличивая стабильность и снижая проницаемость осадка; видов дендрохиротид, питание которых не приводит к осадению взвеси, немного. Закапывающиеся голотурии-депозитофаги увеличивают вертикальную гетерогенность физических свойств осадка. Мольпадииды и закапывающиеся

аподиды усложняют микро- и мезорельеф поверхности дна (стабильность осадка при этом может как возрастать, так и снижаться); однако первая группа энергично ресуспендирует осажженный материал, тогда как вторая накапливает его в фекалиях. Жизнедеятельность «туннельных» Chiridotidae, активно влияя на свойства глубинных слоев осадка, не меняет рельефа поверхности, но может несколько повышать ее стабильность.

При анализе широтно-географических аспектов средообразующей и биодифференционной роли голотурий рассматривалось пять широтных зон: тропическо-субтропическая (экваториальная + две аридные)<sup>1</sup>, две умеренные и две ледовые (рис. 6.5).

Рис. 6.5. Основные виды воздействия голотурий на донные осадки прибрежной зоны на разных широтах  
Цифры в круге — средняя суммарная интенсивность волнового воздействия (Лисицын, 1974)

В тропическо-субтропической зоне, где наиболее широко представлены Aspidochirotida и эпибентические Apodida, осадок практически не биотурбирован, и влияние голотурий сказывается только на свойствах поверхностного слоя.

Небольшая общая численность Dendrochirotida обуславливает их значительное участие в осаднении ОВ в этой зоне.

В умеренных зонах, где практически отсутствуют Holothuriidae и представлено только несколько видов Stichopodidae, преобладающее развитие получают Dendrochirotida и Molpadiida, а также закапывающиеся Apodida. В соответствии с таким распределением голотурий их воздействие на осадок в этих зонах наиболее интенсивно и многообразно и затрагивает как поверхность осадка (биоосаждение и горизонтальное перемещение), так и его толщу (биотурбирование).

В ледовых зонах основным видом воздействия голотурий на среду является, по-видимому, биоосаждение; горизонтальное перемещение пищевого материала полностью отсутствует.

В меридиональном направлении меняется и интенсивность биодифференционной деятельности мелководных голотурий. Имеющиеся в литературе сведения касаются только количества осадка, перерабатываемого отдельными видами (см. табл. 5.1); информация об общем количестве материала, перерабатываемого голотуриями, населяющими определенный участок, отсутствует.

Многу были выполнены расчеты интенсивности биопереработки голотуриями осажженного материала на участках одинаковой площади (по 40 км<sup>2</sup>) в заливах Нячанг и Петра Великого (см. табл. 6.8).

<sup>1</sup> Мне не удалось выявить четких градиентов в представленности голотурий между экваториальной и аридной зонами, которых можно было ожидать, учитывая принципиальные различия указанных зон по характеру седиментогенеза. Пока неясно, является это следствием относительного сходства температурных и гидродинамических условий или же просто недостатка данных по распределению голотурий.

Основной вклад в биопереработку осадка в зал. Нячанг вносят эпибентические депозитофаги. В зал. Петра Великого осажденный материал наиболее интенсивно перерабатывается сестонофагами, существенен и вклад инфавунных депозитофагов. Наблюдаемые здесь очень высокие показатели интенсивности питания эпибентического депозитофага (дальневосточного трепанга) — явление для умеренных вод уникальное.

Приведенные данные показывают, что общая интенсивность биопереработки голотуриями осажденного материала в прибрежье умеренных вод выше, чем в тропиках. Одна из причин этого — различия в температуре воды, под влиянием которых средняя индивидуальная скорость переработки грунта депозитофагами в тропических водах может в четыре с лишним раза превышать таковую в умеренных (Thayer, 1983). Однако к у м у л я т и в н а я интенсивность биопереработки голотуриями осадка в умеренных водах — зонах с высоким содержанием ОВ — несмотря на низкую индивидуальную скорость, выше, чем в обедненных ОВ районах.

Вторая причина различий в интенсивности биопереработки осадка заключается в особенностях самого этого процесса, присущих представителям разных функциональных групп мелководных голотурий. Так, конвейерные в 2–3 раза эффективнее воронкостроящих в отношении перемещения всей колонки осадка. В то же время если первые, поглощая порцию осадка, совершают только один акт биотурбации, вторые в тех же условиях осуществляют два таких акта. Поэтому суммарная интенсивность воздействия голотурий на осадок в значительной степени обусловлена соотношением функциональных групп, т. е. таксономическим составом этих животных в данном районе.

Имеющиеся данные позволяют оценить общую интенсивность биопереработки мелководными голотуриями осажденного материала в основном биотопе тропической зоны — коралловых рифах. Приняв следующие расчетные параметры: площадь коралловых рифов Индо-Вестпацифики (ИВП) —  $520 \cdot 10^9$ , Вест Индии (ВИ) —  $97 \cdot 10^9$  м<sup>2</sup> (Smith, 1978); средняя биомасса голотурий на рифах ИВП —  $29,3$  г·м<sup>-2</sup> на рифах ВИ —  $7,0$  г·м<sup>-2</sup> (см. табл. 6.7); средняя индивидуальная интенсивность питания представителей всех групп голотурий —  $0,52$  см<sup>3</sup>·г<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>, получим, что общий суточный объем перерабатываемого голотуриями на коралловых рифах материала составляет огромную величину —  $8,3 \cdot 10^6$  м<sup>3</sup>.

В пересчете на единицу площади рифов это дает  $13,5$  см<sup>3</sup>·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup>, или  $4860$  см<sup>3</sup>·м<sup>-2</sup>·год<sup>-1</sup>. Последние величины очень хорошо согласуются с литературными данными по интенсивности питания отдельных видов тропических голотурий (Thayer, 1983), что подтверждает реальность приведенной величины общей интенсивности биопереработки.

Информация об общих масштабах переработки осадка мелководными голотуриями за пределами тропической зоны ограничивается только одним видом — дальневосточным трепангом; данные по численности других видов (как депозито-, так и сестонофагов) слишком отрывочны для ответственных заключений. Общая биомасса дальневосточного трепанга по всему ареалу определена мною в 200–260 тыс. т (Левин, 1982а). Приняв для средней индивидуальной скорости биопереработки минимальную величину  $0,3$  см<sup>3</sup>·г<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>, получим, что эти голотурии перерабатывают в сутки  $(0,06–0,08) \cdot 10^6$  м<sup>3</sup> осадка.

Голотурии составляют существеннейший элемент биодифференционной системы бентоса прибрежной зоны и деятельно участвуют в процессе седиментации. Голотурии-сестонофаги принимают участие в биоосаждении взвешенного вещества, эпибентические депозитофаги транспортируют осевшую на поверхность грунта и живых организмов взвесь, инфаунные депозитофаги участвуют в разделении осадочного материала. Все трофические группы изменяют гидродинамические качества влекомого материала.

Голотурии (наряду с такими группами беспозвоночных, как спатангоидные морские ежи, калианассиды, арениколиды) являются самыми интенсивными современными переработчиками осадка, «чемпионами биотурбации» (Thayer, 1983). Палеонтологические данные регистрируют биоперерабатывающую деятельность голотурий с (раннего?) девона, т. е. эта группа относится к числу наиболее древних интенсивных биопереработчиков. Было показано (Thayer, 1983), что эволюционно биопереработка осадка возникла на мелководье, откуда начала продвигаться на большие глубины. Таким образом, именно мелководные голотурии являются не только наиболее интенсивными, но и эволюционно наиболее ранними участниками процесса биодифференциации бентосными организмами органического вещества в прибрежной зоне Мирового океана.



## ВЫВОДЫ

1. Голотурии прибрежной зоны шельфа характеризуются общими морфоэкологическими особенностями и способами питания. На основании анализа строения щупалец, характера использования животными субстрата и направлений транспорта пищевого материала выделены следующие основные трофические группы мелководных голотурий: эпибентические депозитофаги, инфаунные депозитофаги (конвейерные, воронкостроющие и туннельные) и сестонофаги.

2. Размерный состав частиц, отбираемых эпибентическими голотуриями на грунтах разного типа, относительно стабилен и характеризуется распределением с медианным диаметром 0,13–0,19 мм. Эффективность захвата мелких частиц осадка у всех видов сходна, а межвидовые различия проявляются преимущественно в способности захватывать частицы крупнее 2 мм. Сходные гранулометрические распределения используемых частиц обеспечиваются на разнотипных участках материалом различного вещественно-генетического состава.

3. Общий уровень избирательности питания голотурий-депозитофагов невысок. Дозахватная избирательность определяется поведенческими адаптациями, направленными на использование «внешних» селективных устройств: границы раздела вода—дно у эпибентических видов; воронок и полостей в грунте — у инфаунных. Избирательность при захвате определяется физическим взаимодействием щупалец с пищевыми частицами. Хеморецепция обогащенного органическим веществом материала отсутствует; распространённое представление о хемоселективности питания этих животных — результат неадекватности используемых методов отбора проб осадка.

4. Трофическая специализация в отрядах *Aspidochirotida* и *Dendrochirotida* обусловлена морфоэкологическими преобразованиями разного типа: у первой группы — преимущественно варьированием формы и размера щупалец, у второй — формы тела. Специализация наиболее выражена в сем. *Holothuriidae*, где она осуществлялась усилением ветвления щупалец (приобретением ими «древовидности») и увеличением размеров щупалец типичной формы.

5. Параметры движения эпибентических голотурий при добывании пищи не отклоняются от предусматриваемых моделью случайных перемещений. Кормодобывательная стратегия этих животных состоит в поддержании на стабильном максимально возможном уровне количества пропускаемого через кишечник материала инвариантно к его составу и, таким образом, не согласуется с положениями теории оптимального добывания пищи. Стабильность моментного объема пропускаемого через кишечник материала обеспечивается обратной зависимостью скорости движения животных от толщины пищевого слоя.

6. Интенсивность потребления эпибентическими голотуриями пищи определяется параметрами движения животных, скоростью восстановления и пространственным распределением пищевого материала. Характер-

ная трофическая (для голотурий) особенность прибрежной зоны — высокая скорость восстановления пищевых запасов по сравнению со скоростью их выедания; восстановление осуществляется преимущественно латеральным переносом пищевого материала.

7. Основные виды воздействия эпибентических и инфаунных голотурий на среду обитания в прибрежной зоне — направленный транспорт пищевого материала и увеличение горизонтальной и вертикальной гетерогенности физических (плотность, влажность, проницаемость) и механических (сопротивление сдвигу, угол внутреннего трения) характеристик осадка.

8. На мелководье тропической зоны средняя биомасса голотурий-депозитофагов значительно выше, чем сестонофагов; в умеренных водах в прибрежье основную долю биомассы составляют сестонофаги, на втором месте — инфаунные депозитофаги; эпибентических депозитофагов очень мало, а в высоких широтах они в этой зоне отсутствуют. Специфика трофической структуры таксона голотурий прибрежной зоны обусловлена широтными изменениями обилия и состава пищевого материала, гидродинамическими и седиментологическими градиентами, а также непосредственными биотическими взаимодействиями представителей разных трофических групп.

9. В характере средообразующей деятельности мелководных голотурий и биодифференциации ими осадочного материала проявляется отчетливая широтно-географическая зональность. В тропическо-субтропической зоне основной вид воздействия — интенсивное горизонтальное перемещение материала, биотурбация практически отсутствует; в умеренных широтах воздействие наиболее интенсивно и многообразно, включает биотурбацию толщи осадка и биоосаждение; в ледовых зонах — преимущественно биоосаждение.

- Абатуров Б. Д.** Биопродукционный процесс в наземных экосистемах (на примере экосистем пастбищных типов). — М.: Наука, 1979. — 130 с.
- Агафонов В. А.** Суточная активность зайца-беляка и факторы, ее определяющие // Промысловая териология. — М.: Наука, 1982. — С. 231-238.
- Андреева Н. М., Агапова А. И.** Биогеохимическая характеристика органического вещества поверхностно-активного слоя донных осадков Каспийского и Японского морей // Условия среды и биопродуктивность моря. — М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1982. — С. 25-33.
- Анисимова Н. А.** К фауне и количественному распределению иглокожих Баренцева моря // Бентос Баренцева моря. Распределение, экология и структура популяций. — Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1984. — С. 32-44.
- Арзамасцев И. С., Мурахверн А. М.** Типология мелководных ландшафтов Японского моря на примере бухты риасового типа // Донные ландшафты Японского моря. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. — С. 129-145.
- Ахметьева Е. А.** Трансформация органического вещества осадков донными детритофагами (на примере сем. Holothurioidea) // Питание морских беспозвоночных и его роль в формировании сообществ. — М.: ИО АН СССР, 1987. — С. 46-54.
- Ахметьева Е. А., Смирнов Б. А., Бордовский О. К.** О некоторых особенностях состава органического вещества содержимого кишечника донных детритоедов голотурий // Океанология. 1982. — Т. 22, вып. 6. — С. 1021-1024.
- Баранова З. И.** Иглокожие земли Франца-Иосифа и сопредельных вод // Биоденосы шельфа земли Франца Иосифа и фауна сопредельных акваторий. — Л.: Наука, 1977. — С. 435-465. (Исслед. фауны морей, вып. 14 (22)).
- Беклемишев В. Н.** Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т.1. Проморфология. — М.: Наука, 1964. — 432 с.
- Берлянт А. М.** Образ пространства: карта и информация. — М.: Мысль, 1986. — 240 с.
- Биогеохимия океана.** — М.: Наука, 1983. — 368 с.
- Бодяну Н.** Микрофитобентос // Основы биологической продуктивности Черного моря. — Киев: Наук. думка, 1979. — С. 109-122.
- Бордовский О. К., Соколова М. Н., Смирнов Б. А.** и др. К оценке роли донного населения в преобразовании состава органического вещества осадков (на примере глубоководных донных детритоедов Курило-Камчатского желоба) // Океанология. — 1974. — Т. 14, вып. 1. — С. 161-166.
- Вернадский В. И.** Биосфера. — М.: Мысль, 1971. — 376 с.
- Викторов А. С.** Рисунок ландшафта. — М.: Мысль, 1986. — 179 с.
- Винберг Г. Г.** Биологическая продуктивность водоемов // Экология. 1983. — Т. 3. — С. 3-12.
- Вялов О. С., Гаврилишин В. И., Даныш В. В.** О следах медуз и способах их образования // Палеонтол. журн. 1977. № 4. — С. 123-124.
- Гебрук А. В.** Проблема понятия жизненная форма на примере типа иглокожих // Успехи соврем. биологии. 1992. — Т. 112. — С. 176-185.
- Гершанович Д. Е., Грундульс З. С.** Взвешенные вещества в водах Северного Каспия // Тр. ВНИРО. 1969. — Т. 65. — С. 57-84.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А.** Продукция бентоса // Биологические ресурсы океана. — М.: Агропромиздат, 1985. — С. 107-112.
- Дао Тан Хо, Левин В. С.** Распределение и биология голотурий верхней сублиторали бухты Нячанг // III Сов.-Вьетнам. симпозиум по мор. биологии: Тез. докл. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. — С. 6-7.

Дьяконов А. М., Баранова З. И., Савельева Т. С. Заметка о голотуриях (Holothurioidea) района Южного Сахалина и Южных Курильских островов // Исследования дальневосточных морей СССР. 1958. Вып. 5. — С. 358–380.

Еляков Г. Б., Стоник В. А. Терпеноиды морских организмов. — М.: Наука, 1986. — 271 с.

Зейбольд Е., Бергер В. Дно океана. Введение в морскую геологию. — М.: Мир, 1984. — 320 с.

Зернов С. А. Общая гидробиология. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. — 587 с.

Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Иглокожие и полухордовые. — М.: Наука, 1978. — 166 с.

Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. — М.: Пищепромиздат, 1955. — 252 с.

Ионин А. С., Медведев В. С., Павлидис Ю. А. Шельф: рельеф, осадки и их формирование. — М.: Мысль, 1987. — 205 с.

Калинин В. И., Левин В. С., Стоник В. А. Химическая морфология: тритерпеновые гликозиды голотурий (Holothurioidea, Echinodermata). — Владивосток: Дальнаука, 1994. — 234 с.

Кашкаров Д. Н. Среда и сообщество (Основы синэкологии). — М.: Гос. мед. изд-во, 1933. — 244 с.

Климова В. Л., Левин В. С., Маркова И. В. Видовой состав и распределение голотурий залива Петра Великого Японского моря // Исследования иглокожих дальневосточных морей. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. — С. 21–30.

Кочемасов Ю. В., Поярко Б. В. Классификация терригенных осадков при ландшафтном картировании шельфа // Методы комплексного картирования экосистем шельфа. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. — С. 37–50.

Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия. — М.: Наука, 1977. — 256 с.

Краснов Е. В., Левин В. С., Позднякова Л. А. Зависимость химического состава голотурий от географической широты их обитания // Экспериментальная экология морских беспозвоночных: Материалы симпозиума. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. — С. 101–103.

Кузнецов А. П. Экология донных сообществ Мирового океана (Трофическая структура морской донной фауны). — М.: Наука, 1980. — 244 с.

Кузнецов А. П. Трофическая структура морского донного населения как система экологической организации // Первичная и вторичная продукция морских организмов. — Киев: Наук. думка, 1982. — С. 169–180.

Кузнецов А. П., Сагайдачный А. Ю. О биогеохимической роли двустворчатых моллюсков-фильтраторов Охотского моря // Докл. АН СССР. 1987. Т. 297, № 3. С. 751–754.

Левин В. С. Приспособление для количественного подсчета донных организмов. А.с. 271936 // Открытия. Изобретения. 1970. — № 18.

Левин В. С. Обнаружение дальневосточного трепанга на литорали и некоторые особенности его экологии // Биология моря. 1979а. — № 3. — С. 90–91.

Левин В. С. Видовой состав и распределение щитовиднощупальцевых голотурий верхней sublittoralis Индо-Вестпафики // Биология моря. 1979б. — № 5. — С. 17–23.

Левин В. С. Состав пищевых частиц щитовиднощупальцевых голотурий верхней sublittoralis Индо-Вестпафики // Биология моря. 1979в. — № 6. — С. 20–27.

Левин В. С. Сравнительное изучение степени развития щупалец и спикул щитовиднощупальцевых голотурий верхней sublittoralis Индо-Вестпафики // Биология моря. 1980. — № 3. — С. 50–55.

Левин В. С. О методике сопоставления морфологических признаков и пространственного распределения на примере голотурий коралловых рифов // Биология моря. 1981. — № 3. — С. 84–89.

Левин В. С. Дальневосточный трепанг. — Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1982а. — 192 с.

Левин В. С. Новые данные о голотурии *Scoliodotella lindbergi* (Apoda, Chiridotidae) // Зоол. журн. 1982б. — Т. 61, вып. 12. — С. 1916–1920.

Левин В. С. Препграда для водных организмов, передвигающихся по дну. А.с. 982615 // Открытия. Изобретения. 1982в. — № 47.

Левин В. С. *Duasmodyctyla kurilensis* — новый вид голотурий из района острова Онекотан (Курильские острова) // Биология моря. 1984б. — № 4. — С. 69–72.

Левин В. С. Методы анализа состава и физических свойств морских донных осадков в экологических исследованиях. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1987а. — 88 с.

Левин В. С. Жизненные формы сублиторальных *Aspidochirota* и их эволюционное значение // Проблемы филогении и систематики иглокожих: Тез. докл. VI Всесоюз. симпозиум по иглокожим. — Таллин: АН ЭССР, 1987б. — С. 47–49.

Левин В. С. Жизненные формы и экологическая эволюция мелководных *Aspidochirota* (Holothurioidea) // Зоол. журн. 1987в. — Т. 66, вып. 11. — С. 1706–1715.

Левин В. С. Избирательность питания голотурий-депозитофагов // Биология моря. 1988а. — № 1. — С. 3–13.

Левин В. С. Пенетрометр. А.с. 1373123 // Открытия. Изобретения. 1988б. — № 6.

Левин В. С. Подводный пробоотборник. А.с. 1375981 // Открытия. Изобретения. 1988в. — № 7.

Левин В. С. Придерживаются ли иглокожие оптимальной тактики добывания пищи? // Распространение и экология современных и ископаемых морских организмов. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. — С. 79–88.

Левин В. С., Воронова Е. И. Усвоение бактериальной пищи дальневосточным трепангом // Материалы Всесоюз. коллоквиума по иглокожим. — Тбилиси, 1979. — С. 121–123.

Левин В. С., Гомес О. Голотурии верхней сублиторали Кубы // Биология моря. 1975. — № 6. — С. 55–62.

Левин В. С., Гочаков В. М. Устройство для регистрации частоты дыхания водных животных. А.с. 643137 // Открытия. Изобретения. 1979. — № 3.

Левин В. С., Дао Тан Хо. Голотурии верхней сублиторали прибрежных вод провинции Фукуань // Биология прибрежных вод Вьетнама: Донные беспозвоночные южного Вьетнама. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. — С. 54–60.

Левин В. С., Калинин В. И., Стожик В. А. Опыт использования химических признаков при пересмотре таксономического статуса голотурии *Bohadtschia graeffei* с выделением нового рода // Биология моря. 1984. — № 3. — С. 33–38.

Левин В. С., Калинин В. И., Мальцев И. И. и др. Строение тритерпеновых гликозидов и систематика щитовиднощупальцевых голотурий // Биология моря. 1985. — № 2. — С. 3–11.

Левин В. С., Калинин В. И., Федоров С. Н. и др. Структура тритерпеновых гликозидов и систематическое положение двух видов голотурий семейства *Stichopodidae* // Биология моря. 1986. — № 4. — С. 72–77.

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

Левин В. С., Скалецкая Е. И. Метод определения рациона дальневосточных трепангов на подводной плантации // Динамические модели и экология популяций. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981б. С. 3–21.

Левин В. С., Харламенко В. И., Рябушко Л. И. Распределение бактерий и диатомовых водорослей в поверхностной пленке осадков в бухте Витязь Японского моря // Экосистемные исследования: Прибрежные сообщества залива Петра Великого. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. — С. 31–39.

Левин В. С., Хмель А. В. Новый метод регистрации дыхательных движений голотурий // Биология моря. 1988. — № 2. — С. 72–74.

Левин В. С., Шендеров Е. М. Некоторые вопросы методики количественного учета макробентоса с применением вололазной техники // Биология моря. 1975. — № 2. — С. 64–70.

Левин В. С., Шапклов А. В. Подводные исследования динамики питания дальневосточного трепанга // Подводные гидробиологические исследования. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. — С. 105–107.

Лейбсон Н. Л. Об источниках регенерации кишечного эпителия при его сезонном обновлении у дальневосточного трепанга. Препр. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. — 28 с.

Лисицын А. П. Осадкообразование в океанах. — М.: Наука, 1974. — 438 с.

Лисицын А. П. Биодифференциация вещества в океане и осадочный процесс // Биодифференциация осадочного вещества в морях и океанах. — Ростов н/Д: Изд-во Ростов. ун-та, 1986. — С. 3–66.

Ломтадзе В. Д. Физико-механические свойства горных пород. — Л.: Недра, 1990. — 328 с.

Методы палеогеографических реконструкций (при поисках залежей нефти и газа). — Л.: Недра, 1984. — 271 с.

Миловидова Н. Ю., Кирюхина Л. Н. Распределение макрозообентоса в связи со свойствами донных осадков в районе Карадага (Черное море) // Экология моря. 1981. — Вып. 7. — С. 34–40.

Миша М. В. Микроэволюция рыб: Эволюционные аспекты фенетического разнообразия. — М.: Наука, 1986. — 207 с.

Найденко В. П., Левин В. С. Опыт выращивания голотурии *Cicumaria japonica* в лабораторных условиях // Биология моря. 1983. — № 4. — С. 61–65.

Нейман А. А. Количественное распределение и трофическая структура бентоса шельфов Мирового океана. Науч. отчет. — М.: ВНИРО, 1988. — 101 с.

Несис К. Н. Океанические головоногие моллюски: Распространение, жизненные формы, эволюция. — М.: Наука, 1985. — 286 с.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. — М.: Наука, 1982. — 281 с.

Пианка Э. Эволюционная экология. — М.: Мир, 1981. — 399 с.

Пропп М. В. Экология прибрежных донных сообществ Мурманского побережья Баренцева моря. — Л.: Наука, 1971. — 128 с.

Рейнек Г.-Э., Смигх И. Б. Обстановка терригенного осадконакопления (с рассмотрением терригенных кластических осадков). — М.: Недра, 1981. — 439 с.

Романовский С. И. Седиментологические основы литологии. — Л.: Недра, 1977. — 408 с.

Рубинштейн А. Я. Биогенные грунты. — М.: Наука, 1986. — 89 с.

Савилов А. И. Биологический облик группировок донной фауны северной части Охотского моря // Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1957. — Т. 20. — С. 88–170.

Савилов А. И. Экологическая характеристика донных сообществ беспозвоночных Охотского моря // Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1961. — Т. 46. — С. 3–84.

Соколова М. Н. Питание глубоководных донных беспозвоночных детритоядов // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1958. — Т. 27. — С. 123–153.

Соколова М. Н. Приспособления донных животных к использованию органического вещества грунтов // Океанология. Биология океана. — М.: Наука, 1977. — Т.1.: Биологическая структура океана. — С. 53–57.

Соколова М. Н. Питание и трофическая структура глубоководного макробентоса. — М.: Наука, 1986а. — 208 с.

Соколова М. Н. Зональность распределения и воздействия макробентоса на осадки ложа океана // Биодифференциация осадочного вещества в морях и океанах. — Ростов н/Д: Изд-во Ростов. ун-та, 1986б. — С. 85–94.

Сорокин Ю. И. Сообщества коралловых рифов // Биология океана. — М.: Наука, 1977. — Т. 2. — С. 133–154.

Солодухин М. А., Архагельский И. В. Справочник техника-геолога по инженерно-геологическим и гидрогеологическим работам. — М.: Недра, 1982. — 288 с.

Сорокин Ю. И. Вопросы продуктивности, трофологии и энергетического баланса экосистемы кораллового рифа // Биология моря. 1986. — № 6. — С. 3–14.

Тарасов Г. А., Алексеев В. В., Хасанкаев В. Б. и др. Некоторые вопросы биогенного воздействия на донные осадки в прибрежной зоне Баренцева моря // Подводные методы в морских биологических исследованиях. Апатиты: КФ АН СССР, 1979. — С. 50–59.

Туршаева Е. П. Питание некоторых донных беспозвоночных Баренцева моря // Зоол. журн. 1948. — Т. 27, вып. 6. — С. 503–512.

Туршаева Е. П. Типы морских донных биоценозов и зависимость их распределения от абiotических факторов среды // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1954. — Т. 11. — С. 36–55.

Ушаков П. В. Фауна Охотского моря и условия ее существования. — М.: Изд-во АН СССР, 1953. — 459 с.

Фадеев В. И. Сообщества макробентоса шельфа Западного Сахалина: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1988. — 22 с.

Цихон-Луканина Е. А. Трофология водных моллюсков. — М.: Наука, 1987. — 176 с.

Цихон-Луканина Е. А., Солдатова И. Н. Усвоение пищи водными беспозвоночными // Трофология водных животных. — М.: Наука, 1973. — С. 108-121.

Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. — М.: Мысль, 1975. — 222 с.

Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. — М.: Наука, 1980. — 278 с.

Шепард Ф. П. Морская геология. — Л.: Недра, 1976. — 488 с.

Яблонская Е. А. Водная взвесь как пищевой материал для организмов бентоса Каспийского моря // Тр. ВНИРО. 1969. — Т. 65. — С. 85-147.

## УКАЗАТЕЛЬ ТАКСОНОВ ГОЛОТУРИЙ

### A

acanthotrapeza 139, 145  
Actinocucumis 140  
Actinopyga 139, 141, 145, 146, 154, 174, 177, 178,  
199, 201, 193, 235, 236  
actinopyga 236  
africana 140, 235, 236  
Afrocucumis 140, 235  
agassizi 139, 146, 236  
ananas 140, 194  
anax 140

### APODIDA 141, 142

Apodida 139, 143, 144, 148, 149, 150, 152, 153,  
154, 209, 214, 224, 228, 239, 241, 242  
Apostichopus 136, 140, 141, 142, 145, 151, 156,  
159, 207, 212, 182, 187, 190, 224, 228, 230  
arenicola 140, 146, 155, 161, 162, 175, 224, 226  
argus 139, 145, 174, 175

### ASPIDOCHIROTIDA 139, 141

Aspidochirotida 139, 141, 143, 144, 145, 150, 152,  
153, 154, 156, 157, 158, 159, 163, 174  
Astichopus 140, 141, 145  
atra 139, 160, 161, 162, 174, 175, 177, 178, 198,  
199, 201, 212, 183, 187, 190, 193, 194, 224, 228, 229,  
230, 231, 232, 233, 235, 236

### B

basionotus 140, 155, 163, 224  
bivittata 146, 175, 224  
Bohadschia 139, 141, 145, 146, 175, 224, 236

### C

calcigera 140  
californicus 138, 140, 141, 142, 156, 163  
cebuenses 140  
chilensis 141  
Chiridota 141, 149  
Chiridotidae 141, 149, 150, 236, 238  
chloronotus 140, 141, 146, 157, 163, 177, 178, 224  
cinerascens 140, 151, 152, 159, 160, 175, 176  
Cladolabes 140  
coluber 139, 175  
cubana 139  
Cucumaria 140, 154, 159, 230  
Cucumariidae 140, 147, 148, 150, 238  
Cystipus 139, 146, 161

### D

Dactylochirotida 143, 144, 149, 152, 153  
DENDROCHIROTIDA 140, 142

Dendrochirotida 139, 143, 144, 147, 150, 152, 153,  
154, 158, 163, 223, 233, 235, 236, 237, 239, 241,  
242, 245  
difficilis 140, 146, 161, 224  
discrepans 140  
Duasmodactyla 140, 142

### E

echinites 139, 145, 174  
Echinodermata 143  
edulis 139, 145, 160, 175, 177, 178, 181, 201, 224  
Elasiopodida 158  
elongata 148, 225  
Eostichopus 140, 141, 145, 163  
erinaceus 140, 176  
Euapta 141, 149, 224, 236  
Eupentacta 140, 151, 153, 156, 225, 228, 230, 233,  
235

### F

fabricii 152  
flavomaculata 140, 161, 175, 176, 224  
floridana 139, 224  
forskali 161, 209  
fraudatrix 140, 151, 153, 225, 228, 230, 231, 232,  
233, 235, 236  
fuscocinerea 139, 146, 161, 175, 193  
fusus 225, 235

### G

galliennei 156, 223  
glaberrima 140  
glacialis 140  
graeffeii 139, 141, 145, 151, 154, 162, 174, 175,  
177, 178, 199, 201, 214, 226  
grisea 139, 141  
gyrifer 161

### H

Halodeima 139, 145, 161  
Heterothyonidae 148  
hilla 140, 161, 162, 175, 176, 194, 235  
Holothuria 139, 141, 145, 146, 147, 151, 155, 159,  
160, 161, 162, 174, 175, 176, 177, 178, 198, 201, 209,  
212, 214, 187, 188, 190, 193, 196, 223, 224, 228, 230,  
233, 235, 236  
Holothuriidae 139, 141, 143, 159, 161, 162, 163,  
174, 193, 222, 223, 236, 238, 239, 242, 245  
Holothuriodea 139, 143, 152, 158, 216  
horrens 140, 146, 190, 194



## I

*impatiens* 140, 161, 162, 175, 194  
*inhabilis* 161  
*intercedens* 140  
*Irenothuria* 146  
*Isostichopus* 140, 141, 145, 155, 163, 188, 190, 224

## J

*japonica* 140, 154, 159, 225, 228, 230, 231, 232, 233, 236  
*japonicus* 136, 140, 141, 142, 151, 159, 163, 207, 212, 182, 183, 187, 190, 224, 228, 229, 230, 231, 233

## K

*kurilensis* 140, 142

## L

*Labidodemas* 139, 141, 146, 162, 163, 174, 175, 194  
*lappa* 141, 224, 236  
*lecanora* 139, 174, 177, 178, 199, 201, 193  
*lefevrei* 225, 235  
*Leptopentacta* 148, 149, 225  
*Leptoeynapta* 156, 207, 223, 224, 232, 233  
*Lessonothuria* 139, 146, 161  
*leucospilota* 139, 145, 161, 175, 176, 178, 198, 199, 201, 202, 212, 183, 193, 194, 196, 223, 224, 226, 228, 229, 230, 231, 232, 233, 235, 236  
*lindbergi* 141, 142, 156, 207, 183, 185, 223, 224, 228, 230, 231, 232, 233  
*Loisettea* 148  
*longicauda* 140

## M

*macra* 141  
*maculata* 141, 224  
*magnum* 140, 150, 153, 155  
*marmorata* 139  
*martensi* 139  
*mauritiana* 139, 145, 174, 235, 236  
*Mensamaria* 140  
*Mertensiothuria* 139, 145, 146, 161  
*Metriatyta* 139, 146  
*mexicana* 139, 188, 190, 224, 236  
*Microthele* 140, 145  
*miliaris* 139  
*mixta* 155, 223, 225, 235  
*mollis* 163  
*Molpadia* 208, 224, 232  
**MOLPADIDA** 141  
*Molpadiida* 139, 143, 144, 149, 150, 152, 153, 154, 158, 209, 223, 224, 233, 235, 239, 241, 242  
*Molpadiidae* 238  
*multifidus* 140, 190

## N

*Neopentadactyla* 148, 155, 223, 225, 235  
*Neostichopus* 141  
*Neothyonidium* 140, 148, 150, 153, 163  
*nhatrangensis* 140, 142  
*nigripunctatus* 142  
*nobilis* 140, 236

## O

*obesa* 139  
*Ocnus* 140  
*ocnus* 235  
*Ohshimella* 140, 142  
*oolitica* 208, 224, 232  
*Opheodesoma* 136, 141, 149

## P

*Panningothuria* 161  
*Paracaudina* 141, 207, 208, 183, 224, 228, 230, 233  
*paradoxa* 139  
*Parastichopus* 140, 141, 142, 156, 163, 209, 212, 188, 190, 224, 226  
*pardalis* 139, 161, 175  
*Parvimensis* 175  
*parvimensis* 141, 156, 212  
*Pearsonothuria* 139, 141, 145, 151, 162  
*Pentacta* 140, 148, 163  
*Pentacta sp.* 140  
*Pentamera* 140  
*pervicax* 146, 175  
*phantapus* 236  
*Phyllophoridae* 140, 147, 148, 150, 223, 238  
*Phyllophorus* 140  
*Placothuriidae* 148  
*Platyperona* 140, 146, 161  
*plebeja* 139  
*Polycheira* 141  
*pseudofossor* 139  
*Psolidae* 140, 147, 163, 238  
*Psolus* 140, 152, 236  
*pulla* 139  
*pyxis* 139, 175

## Q

*quinquesemita* 156, 225

## R

*ransonetii* 141, 207, 208, 183, 224, 228, 230, 231, 232, 233  
*recta* 141  
*regalis* 140, 156, 163  
*rigida* 141, 146, 161  
*rufescens* 141  
*rugosum* 139, 174, 175

## S

- scabra 140, 224  
Scoliodotella 141, 142, 149, 156, 207, 183, 185,  
223, 224, 228, 230, 233  
semperianum 139, 175  
Semperiella 140, 235  
Semperiella sp. 140, 235  
Semperothuria 140, 147, 151, 154, 159, 160, 161  
serratidens 139  
spectabilis 136, 141  
spinifera 140  
Stauropora 140, 146  
Stichopodidae 140, 141, 143, 163, 222, 236, 238,  
239, 242  
Stichopus 138, 140, 141, 142, 145, 146, 156, 163,  
177, 178, 198, 201, 190, 235  
Stolus 140  
strigosa 140, 174, 175, 193  
surinamensis 140, 147, 160  
Synallactidae 239  
Synapta 141, 149, 224, 236

Synaptidae 141, 149, 150, 152, 154, 223, 236, 238,  
239

## T

- tenuis 156, 207, 208, 223, 224, 232, 233  
tenuissima 139, 146, 175  
Theelothuria 140, 145, 146  
Thelenota 140, 141, 145, 194  
thomasi 145, 162, 190  
Thyone 225, 235  
tremulus 142, 156, 163, 209, 224

## U

uschidae 142

## V

- Vaneyothuria 146  
variegatus 140, 174, 190, 194, 224  
vegae 140  
vitiensis 139, 146, 175, 224