

СОСТАВ ПИЩЕВЫХ ЧАСТИЦ ЩИТОВИДНОЩУПАЛЬЦЕВЫХ ГОЛОТУРИЙ ВЕРХНЕЙ СУБЛИТОРАЛИ ИНДОВЕСТИПАЦИФИКИ

В. С. ЛЕВИН

*Лаборатория хорологии Института биологии моря ДВНЦ АН СССР,
Владивосток 690022*

Исследовали содержимое кишечника у 32 видов голотурий (*Aspidochirota*), собранных на коралловых рифах различных типов. Вещественно-генетический состав, медианный диаметр и степень сортированности макрочастиц в большинстве групп голотурий значительно варьируют у разных видов и у особей одного вида из разных биотопов. По средней величине и размаху варьирования размеров пищевых частиц все исследованные виды можно объединить в группы, характеризующиеся широким, средним или узким гранулометрическим спектром.

A composition of feeding particles of aspidochirote holothurians from the upper sublittoral zone of Indo-West Pacific. V. S. Levin (Laboratory of Chorology, Institute of Marine Biology, Far East Science Center, Academy of Sciences of the USSR, Vladivostok 690022)

The gut content of 32 species of holothurians collected on coral reefs of different types was investigated. The physical-genetical composition, median diameter and coefficient of sorting of macroparticles in different species and in individuals of the same species from different biotopes show a considerable variability. According to the mean size and size limits of feeding particles, the studied holothurian species can be united into the groups with wide, middle and narrow feeding granulometric spectra.

Особенности питания массовых видов голотурий изучены очень слабо. Имеется небольшое число работ (Crozier, 1918; Yamapouchi, 1939; 1956; Glynn, 1965; Bakus, 1968, 1973), посвященных исследованию питания отдельных видов тропических голотурий.

Нами исследован состав пищевых частиц массовых видов *Aspidochirota* в ряде районов тропической Индовестпацифики на коралловых рифах разных типов. Вслед за зарубежными авторами (например, Bakus, 1973) мы используем термин «пищевые частицы», хотя основную долю содержимого кишечника *Aspidochirota* составляет неорганический материал.

Материал и методика

Было исследовано содержимое кишечника у 32 видов *Aspidochirota*, по 1—8 особей одного вида из разных районов. Кишечник свежееотловленных или фиксированных голотурий вскрывали, содержимое заливали метанолом. После отстаивания пипеткой собирали верхний слой осевших частиц, пропитывали ксилолом и заключали в полистирол. Препараты просматривали под микроскопом и фотографировали. Районы проведения работ и методика сбора голотурий описаны ранее (Левин, 1979).

Основную часть содержимого кишечника после высушивания в термостате подвергали гранулометрическому ситовому анализу. В связи с тем, что большинство исследований механического состава коралловых осадков выполнялось зарубежными авторами, для облегчения сопоставления данных мы использовали не наиболее употребительную в СССР десятичную шкалу фракций (Леонтьев, 1963), а шкалу Уэнтворса с основанием 1 мм и модулем 2 (Holme, McIntyre, 1971).

При обработке данных гранулометрического анализа использовали известные методы, применяемые при анализе осадков (Holme, McIntyre, 1971). Для каждой пробы строили кумулятивную кривую механического состава, с нее снимали значения медианного диаметра (M_d), а также первый и третий квартильные диаметры

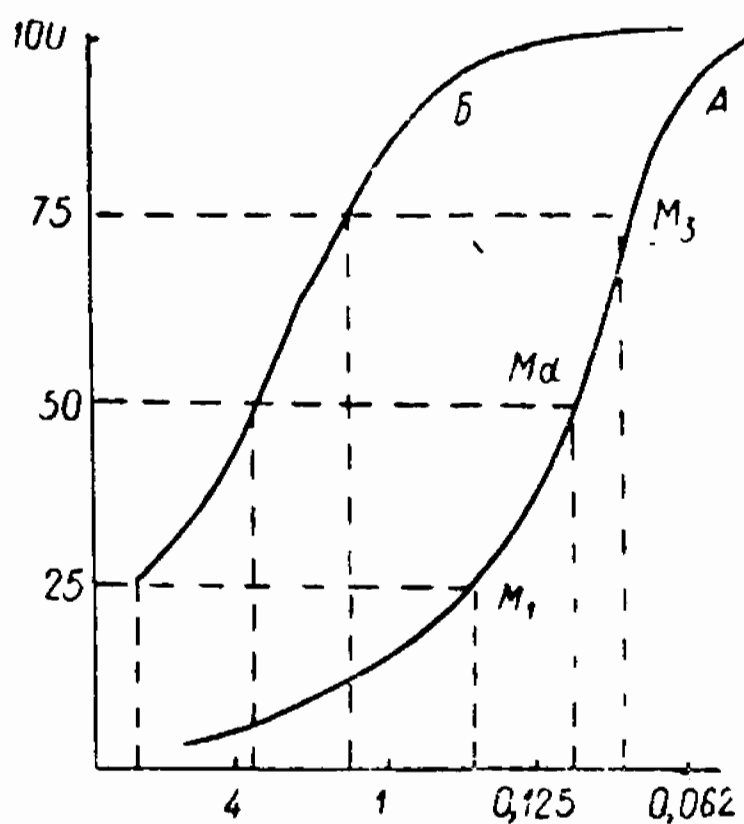


Рис. 1. Примеры кумулятивных кривых механического состава пищевых частиц *Holothuria edulis* (А) и *H. leucospilota* (Б).

По оси абсцисс — медианный диаметр, мм; по оси ординат — относительное содержание, %

(M_1 и M_3) (рис. 1). Для оценки степени сортированности частиц вычисляли коэффициент сортированности S_0 :

$$S_0 = \sqrt{\frac{M_1}{M_3}}$$

По результатам отдельных измерений для каждого вида рассчитывали среднюю (M) и среднеквадратическую ошибку средней (m). Средние значения показателей, характерных для видов и надвидовых таксонов (подродов и родов), определяли методами объединения выборок (Урбах, 1964). Если показатель какого-либо вида и средняя для соответствующего надвидового таксона попадали при классификации в разные группы, вычисляли также средние показатели для группы «оставшихся» видов.

При анализе размерного состава преобладающих фракций пищевых частиц использовали треугольные диаграммы, углы которых соответствуют содержанию 100% частиц размером свыше 2 мм, 2 — 0,125 и менее 0,125 мм (соответственно гравий, песок и ил по шкале Уэнтворса). На диаграммы наносили точки, отвечающие среднему процентному соотношению трех указанных фракций, и значения среднеквадратических ошибок средних. При построении поля среднеквадратических ошибок за его границы принимали линии, соответствующие двум максимальным абсолютным значениям из трех.

Результаты и обсуждение

Наибольшая относительная масса содержимого кишечника зарегистрирована у *Labidodemas rugosum* и *Holothuria atra*: соответственно 243% и 105% массы кожно-мышечного мешка. У других видов голотурий эта величина значительно меньше — от 10 до 80%. Основную долю пищевых частиц голотурий, обитающих на рифах, составляют обломки кораллов, коралловый песок, членики известковых водорослей, раковины брюхоногих моллюсков, фрагменты панцирей и иглы морских ежей (табл. 1). Реже встречаются терригенные частицы, фрагменты известковых водорослей и другие компоненты. При микроскопическом исследовании тонких фракций в большинстве проб были обнаружены спикулы губок и голотурий, фораминиферы, частицы детрита.

Наши данные показывают, что вещественный состав и генезис макрочастиц в большинстве групп голотурий значительно варьируют не только у разных видов, но и у особей одного вида из разных местобитаний. 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 *Holothuria cinerascens*, *H. flavomaculata*, *H. leucospilota* встречаются крупные терригенные частицы, различные остатки наземного происхождения. В кишечнике *M. eginaseus*

Характеристика пищевых частиц в кишечниках голотурий

Вид	Число исследованных особей	Параметры		Состав
		Md	S ₀	
<i>Actinopyga mauritiana</i>	8	0,3±0	2,1±0,2	К, П, Д, М, Т, Х
<i>A. lecanora</i>	2	0,4±0,1	2,0±0,1	П, Х, Р
<i>A. echinites</i>	2	0,6±0,3	1,5±0,1	М, Д, К, П
<i>A. plebeja</i>	1	1,5	0,5	К, Р, П, Т
<i>A. serratidens</i>	1	1,4	1,5	К, Х, П
<i>Actinopyga</i> sp.	1	0,2	1,3	П, К, Р
Род Actinopyga		0,5±0,1	1,9±0,1	
<i>Bohadschia graeffei</i>	2	0,2±0	1,6	Д
<i>B. tenuissima</i>	5	0,8±0,1	2,0±0,2	Р, П, И, Х, Кк
<i>B. vitiensis</i>	1	0,3	1,4	П
Род Bohadschia		0,7±0,1	2,0±0,3	
<i>Labidodemas semperianum</i>	1	0,3	1,4	П
<i>L. rugosum</i>	1	6,0	1,2	Кк, Х
Род Labidodemas		3,2±2,5	1,3±0,1	
<i>Holothuria (Acanthotrachea) pyxis</i>	2	1,1±0,8	1,6±0,2	Х, П
<i>H. (Halodeima) edulis</i>	4	0,9±0,3	2,0±0,1	Р, М, Х, Км
<i>H. (H.) atra</i>	13	1,9±0,6	2,0±0,2	Кс, П, Кк, Р, Х, М
Подрод H. (Halodeima)		1,1±0,3	2,0±0,2	
<i>H. (Lessonothuria) pardalis</i>	3	0,3±0,1	2,0±0,4	П
<i>H. (Mertensiothuria) leucospilota</i>	4	1,4±0,6	1,8±0,3	Кк, П, Км, М, Д
<i>H. (M.) pervicax</i>	4	0,5±0,1	1,8±0,2	Х, П, М
<i>H. (M.) fuscocinerea</i>	1	0,7	1,7	Х, П
Подрод H. (Mertensiothuria)		0,9±0,2	1,8±0,2	
<i>H. (Microthele) nobilis</i>	2	0,7±0,1	1,8	Х, П
<i>H. (Platyperona) difficilis</i>	2	0,1±0	—	М, Д
<i>H. (Selenkothuria) erinaceus</i>	2	0,6±0,1	2,0	Х, К, М, Вз
<i>H. (Semperothuria) cinerascens</i>	4	2,4±0,6	2,1±0,4	Р, Кк, М, Ток, И, Вк
<i>H. (S.) flavomaculata</i>	1	0,2	1,3	М
Подрод H. (Semperothuria)		2,0±0,7	1,7±0,5	
<i>H. (Stauropora) sp.</i>	1	0,2	1,9	М
<i>H. (S.) discrepans</i>	1	0,8	2,5	Х, М
Подрод H. (Stauropora)		0,5±0,3	2,2±0,3	
<i>H. (Thymiosycia) impatiens</i>	1	0,4	2,1	Х, П
<i>H. (T.) strigosa</i>	2	0,6±0,1	1,9±0,1	Р, П
<i>H. (T.) hilla</i>	10	1,1±0,2	1,8±0,1	Р, М, Т, К, Х, П
Подрод H. (Thymiosycia)		0,7±0,1	1,9±0	
<i>Stichopus variegatus</i>	1	0,1	1,0	Д
<i>S. chloronotus</i>	2	0,4±0,1	2,0±0,3	П, К
<i>S. horrens</i>	1	0,1	1,0	Д
Род Stichopus		0,3±0,1	1,6±0,2	
<i>Thelenota ananas</i>	4	0,3±0,1	1,0	Д

Примечание. К — обломки кораллов (Км — наибольший размер 2—4 мм; Кс — 4—8; Кк — свыше 8 мм); П — песок; Т — терригенные частицы; Д — детрит; М — неидентифицированные частицы; Р — раковины моллюсков; И — иглы морских ежей; В — известковые водоросли (Вк — красные, Вз — зеленые); Х — известковые водоросли *Xalimeda*. Индексы расположены в порядке убывания относительного содержания соответствующих частиц.

с защищенного каменистого пляжа о-ва Эфате (Новые Гебриды) найдены крупные (12×2 мм) фрагменты зеленых водорослей.

Состав пищевых частиц *Holothuria hilli* разных размерных групп

Сухая масса тела, г	Параметры				Содержание (%) частиц размером:			Состав
	Md	M ₁	M ₃	S ₀	>2 мм	2-0,125 мм	<0,125 мм	
О-в Уполу, Западное Самоа								
2,5	0,7	1,1	0,4	1,7	9,4	89,5	1,1	P, M, T
6,2	1,3	2,2	0,7	1,9	30,1	69,9	0	T, M
13,4	0,8	1,2	0,5	1,6	13,7	86,0	0,3	X, K
18,2	0,6	1,0	0,4	1,7	10,1	89,4	0,5	K, X, П
18,9	0,9	1,2	0,6	1,4	5,8	94,2	0	K, П
19,1	1,7	3,2	0,9	1,9	41,0	58,8	0,2	X, П
В среднем	1,0±0,1	1,7±0,4	0,6±0,1	1,7±0,1	18,0±5,1	81,3±5,8	0,3±0,1	
О-в Южный Ниланду, Мальдивские о-ва								
6,1	0,5	0,9	0,3	1,7	4,2	95,8	0	X, П
7,5	1,4	2,7	0,7	2,1	39,6	60,4	0	»
10,9	1,7	2,6	0,8	1,8	39,7	60,3	0	»
26,1	1,1	2,0	0,6	2,0	26,5	73,1	0,4	»
В среднем	1,2±0,2	2,1±0,4	0,6±0,1	1,9±0,1	28,0±7,6	72,4±7,5	0,1±0,1	

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 1.

Очень важные параметры, объективно характеризующие набор частиц, содержащихся в кишечнике голотурий, можно получить при гранулометрическом анализе проб. Медианный диаметр (Md) и степень сортированности (S_0) частиц варьируют в широких пределах в зависимости от систематического положения голотурий (табл. 1). В отдельных пробах частицы достигают очень крупных размеров: наиболее крупный коралловый обломок из кишечника *N. leucospilota* составил 1,52 г. В то же время в кишечнике ряда видов — *Bohadschia graeffei*, *N. pardalis*, *N. difficilis* — встречены только мелкие частицы.

При ситовом анализе большинства проб в отдельных интервалах размеров наблюдается повышенная концентрация однородных по генезису частиц. Это явление связано с общими закономерностями «ступенчатого» дробления известковых скелетов организмов при волновом воздействии на рифах (Folk, Robles, 1964).

Для выяснения степени постоянства размерных характеристик и состава пищевых частиц в зависимости от размеров голотурий был проведен анализ содержимого кишечника *N. hilla* (табл. 2). Голотурий собирали в двух районах, резко различающихся по условиям: в прибрежной части зарифовой лагуны окаймляющего рифа о-ва Уполу (Западное Самоа) с высоким содержанием в грунте терригенных частиц и в полузащищенной внутренней лагуне атолла Южный Ниланду (Мальдивские о-ва) с чисто коралловыми осадками. Видно, что на ранних стадиях роста голотурий наблюдается увеличение размеров используемых пищевых частиц, тогда как при дальнейшем росте животных размер пищевых частиц может даже снижаться (табл. 2).

Яманути (Yamanouchi, 1939) исследовал состав пищевых частиц двух видов голотурий разных размеров. Для сравнения с нашими данными результаты, полученные этим исследователем, были приведены к шкале Уэнтворса. Оказалось (табл. 2, 3), что какой-либо отчетливой зависимости между размерами голотурий и размерами заглатываемых ими частиц грунта не наблюдается. Это подтверждает очень незначительную селективность при питании взрослых *Aspidochirota*.

Таблица 3

Зависимость параметров пищевых частиц от систематического положения, размеров голотурий и характера окружающего грунта (по данным: Yamanouchi, 1939)

Параметры	<i>Holothuria atra</i> , длина тела, см		<i>Stichopus va-</i> <i>riegatus</i> , длина тела, см		Грунт
	5—10	20—25	5—10	20—25	
Md	0,8	0,9	0,4	0,9	0,5
S_0	2,1	2,1	2,7	2,1	2,8

Для получения обобщенных характеристик спектров пищевых частиц были объединены данные, относящиеся к отдельным видам (табл. 1). Для наглядности величины относительного содержания основных фракций пищевых частиц представлены на треугольных диаграммах (рис. 2). Положение и размер области механического состава частиц на диаграммах характеризует размах варьирования размеров частиц, используемых голотуриями. Полученные данные (табл. 1, рис. 2) свидетельствуют, что размеры пищевых частиц у разных видов голотурий различаются как по абсолютным показателям, так и по размаху варьирования.

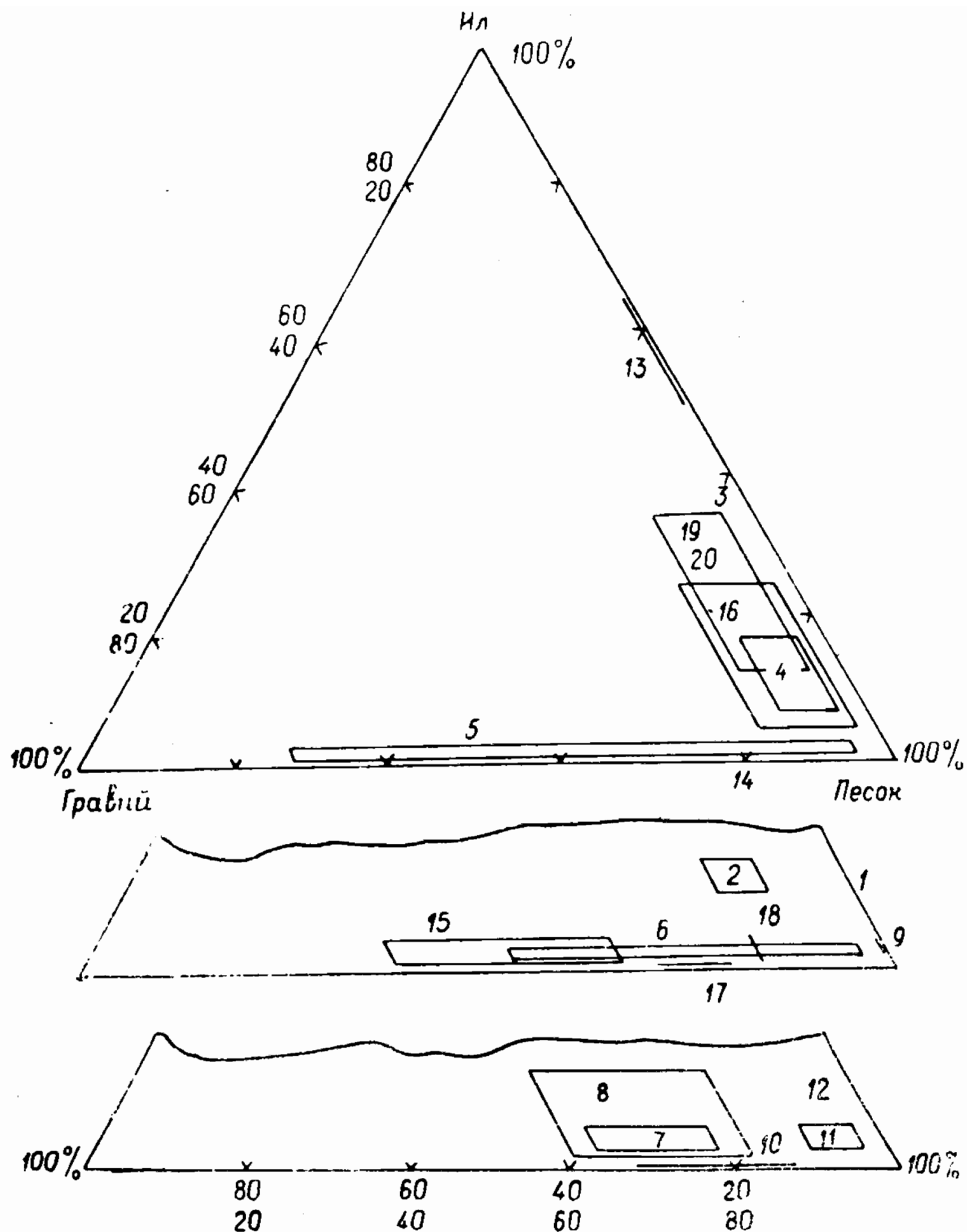


Рис. 2. Пищевые гранулометрические спектры голотурий.

Гравий — частицы с размерами более 2 мм, песок — 2—0,125 мм, ил — менее 0,125 мм, 1 — *Actinopyga* sp., 2 — другие виды рода *Actinopyga*, 3 — *Bohadschia graeffei*, 4 — другие виды рода *Bohadschia*, 5 — род *Labidodemas*, 6 — *Holothuria (Acanthotrapeza) puxis*, 7 — *H. (Halodeima) atra*, 8 — *H. (H.) edulis*, 9 — *H. (Lessonothuria) pardalis*, 10 — *H. (Mertensiothuria) leucospilota*, 11 — другие виды подрода *H. (Mertensiothuria)*, 12 — *H. (Microthele) nobilis*, 13 — *H. (Platyperona) difficilis*. 14 — *H. (Selenkothuria) erinaceus*, 15 — подрод *H. (Semperothuria)*, 16 — подрод *H. (Stauropora)*, 17 — *H. (Thymiosycia) hilla*, 18 — другие виды подрода *H. (Thymiosycia)*

По характерному медианному диаметру Md используемых пищевых частиц все исследованные виды можно объединить в следующие группы¹:

1. Голотурии, использующие мелкие пищевые частицы ($Md < 0,25$ мм, соответствует фракциям мелкий песок и тоньше): *Actinopyga* sp., *Bohadschia graeffei*, *H. (Platyperona) difficilis*, *H. (Semperothuria) flavomaculata*, *H. (Stauropora) sp.*, *Stichopus variegatus*, *S. horrens*.

2. Голотурии, использующие пищевые частицы средних размеров ($Md 0,25—1$ мм, соответствует фракциям средний и крупный песок):

¹ За критерий для отнесения подрода или рода к соответствующей группе принимали значение средней из видовых показателей для данного таксона; виды, характеристики которых существенно отличаются от средних, выделяли в группы, соответствующие этим характеристикам.

роды *Actinopyga*, *Bohadschia* (большинство видов) и *Stichopus* (кроме *S. variegatus* и *S. horrens*); подроды рода *Holothuria* — *Mertensiothuria* (кроме *H. leucospilota*), *Stauropora* (кроме *Holothuria* sp.) *Thymiosycia* (кроме *H. hilla*); виды — *Labidodemas semperianum*, *H. (Halodeima) edulis*, *H. (Lessonothuria) pardalis*, *H. (Microthele) nobilis*, *H. (Selenkothuria) erinaceus*, *Thelenota ananas*.

3. Голотурии, использующие крупные пищевые частицы ($Md > 1$ мм, соответствует фракциям грубый песок и крупнее): род *Labidodemas* (кроме *L. semperianum*): подроды рода *Holothuria* — *Halodeima* (кроме *H. edulis*), *Semperothuria* (кроме *H. flavomaculata*); виды — *Actinopyga plebeja*, *A. serratidens*, *H. (Acanthotrapeza) puxis*, *H. (Mertensiothuria) leucospilota*, *H. (Thymiosycia) hilla*.

Размах варьирования медианного диаметра Md пищевых частиц у отдельных особей (для видов) или отдельных видов (для подрода или рода) назван нами пищевым гранулометрическим спектром. Учитывая этот показатель, среди исследованных видов можно выделить следующие группы:

1. Голотурии с узким пищевым гранулометрическим спектром (размах варьирования Md менее 0,2 мм): роды *Actinopyga* (кроме *A. echinites*), *Bohadschia*, *Stichopus*; подрод *Holothuria* (*Thymiosycia*) (кроме *H. hilla*); виды — *H. (Lessonothuria) pardalis*, *H. (Mertensiothuria) perricax*, *H. (Microthele) nobilis*, *H. (Platyperona) difficilis*, *H. (Selenkothuria) erinaceus*, *Thelenota ananas*.

2. Голотурии с пищевым гранулометрическим спектром средней ширины (размах варьирования Md 0,2—0,5 мм): подроды рода *Holothuria* — *Halodeima* (кроме *H. atra*), *Mertensiothuria* (кроме *H. leucospilota*), *Stauropora*; виды — *Actinopyga echinites*, *H. (Thymiosycia) hilla*.

3. Голотурии с широким пищевым гранулометрическим спектром (размах варьирования Md более 0,5 мм): род *Labidodemas*, подрод *Holothuria* (*Semperothuria*); виды — *H. (Acanthotrapeza) puxis*, *H. (Halodeima) atra*, *H. (Mertensiothuria) leucospilota*.

Сравнение ширины пищевого гранулометрического спектра и характерного медианного диаметра пищевых частиц отдельных видов указывает на положительную корреляцию между этими показателями в пределах отряда *Aspidochirota*. Анализ размерного, вещественно-генетического состава пищевых частиц и ширины пищевого гранулометрического спектра позволяет заключить, что в ряде систематических групп голотурий большинство видов имеют близкие спектры питания, тогда как в других имеются виды, значительно отличающиеся по одной или нескольким из этих характеристик от близкородственных видов — *Actinopyga* sp., *Bohadschia graeffei*, *Holothuria (Halodeima) atra*, *H. (Mertensiothuria) leucospilota*, *H. (Thymiosycia) hilla*.

Первым попытку классификации щитовиднощупальцевых голотурий по величине используемых ими пищевых частиц предпринял Яманути (*Yamanouchi*, 1939). По типу питания он отнес все исследованные им виды к грунтоедом, но подразделил их на две категории: пескоеды — *Bohadschia bivittata*, *B. vitiensis*, *Holothuria atra*, *H. edulis*, *H. scabra*, *Stichopus chloronotus*, *Actinopyga* sp., и илоеды — *Actinopyga lecanora*, *Actinopyga lecanora* var., *H. flavomaculata*.

При сравнении наших данных с результатами, полученными Яманути, обращает на себя внимание значительно меньший размах колебаний размеров пищевых частиц в пробах, полученных этим исследователем (табл. 3). Возможно, это объясняется тем, что все голотурии были собраны им в одной зоне рифа с относительно постоянными условиями. В то же время сравнительные характеристики пищевых спектров отдельных видов довольно близки.

- Левин В. С.** 1979. Видовой состав и распределение щитовидношупальцевых голотурий верхней сублиторали тропической Индовестпацифики. Биол. моря, 5: 17—23.
- Леонтьев О. К.** 1963. Краткий курс морской геологии. М., Изд-во МГУ: 1—464.
- Урбах В. Ю.** 1964. Биометрические методы. М., «Наука»: 1—415.
- Bakus G. J.** 1968. Defensive mechanisms and ecology of some tropical holothurians. Mar. Biol., 2: 23—32.
- Bakus G. J.** 1973. The biology and ecology of tropical holothurians. In: Biology and geology of coral reefs, 2, Biology, 1, N. Y., Acad. Press: 325—367.
- Crozier W. I.** 1918. The amount of bottom material ingested by holothurians. J. Exp. Zool., 26: 379—389.
- Folk R. L., Robles R.** 1964. Carbonate sands of Isla Perez, Alakran reef complex. J. Geol., 1: 255—293.
- Glynn P. W.** 1965. Active movements and other aspects of the biology of *Astichopus* and *Leptosynapta* (Holothuroidea). Biol. Bull., 129, 1: 106—128.
- Holme N. A., McIntyre A. D.** 1971. Methods for the study of marine benthos. Oxford — Edinburg: 1—334.
- Yamanouchi T.** 1939. Ecological and physiological studies on the holothurians in the coral reef on Palao Islands. Stud. Palao Trop. Biol. Sta., 1, 4: 1—64.
- Yamanouchi T.** 1956. The daily activity rhythms of the holothurians in the coral reef of Palao Islands. Publ. Seto Mar. Lab., 5, 3: 347—362.

Поступила 28 VI 1978