

УДК 593.953(265.54)

А.А. Бегун¹, Ю.Н. Елькин², С.О. Максимов³, Л.С. Белогурова¹,
А.А. Артюков^{2*}

¹ Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
690059, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17;

² Тихоокеанский институт биоорганической химии им. Г.Б. Елякова ДВО РАН,
690022, г. Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159;

³ Дальневосточный геологический институт ДВО РАН,
690022, г. Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159

СТРУКТУРА ПИТАНИЯ КЛИПЕСТЕР *ECHINARACHNIUS PARMA* И *SCAPHECHINUS MIRABILIS* (ECHINOIDEA, CLYPEASTEROIDA) В БУХТЕ ТРОИЦЫ ЯПОНСКОГО МОРЯ

Изучена структура питания плоских морских ежей *Echinarachnius parma* и *Scaphechinus mirabilis* (Clypeasteroidea), совместно обитающих на крупнозернистом донном песке в бухте Троицы Японского моря. Установлено, что в местообитании клипестер размерная фракция (< 0,2 мм) минеральных зерен песка составляет всего 3 объемных процента. Минералогический анализ осадочных пород и дивертикул *S. mirabilis* свидетельствует о физиологической особенности избирательного накопления очень редких в песчаном субстрате кристаллов циркона и ильменита (удельный вес 4,7 г/см³). Важнейшей органической составляющей питания клипестер являются диатомовые водоросли, которые в песчаном грунте и фекалиях были представлены соответственно 50 и 27 видами. Для фекалий характерно более низкое видовое разнообразие альгофлоры (27 видов), чем для песчаного субстрата (50), а также преобладание клеток с хлоропластами, что свидетельствует об избирательном характере питания клипестер. Высокое сходство альгофлоры фекалий *S. mirabilis* и *E. parma* (0,97) указывает на сходство в пищевой специализации этих видов клипестер.

Ключевые слова: *Scaphechinus mirabilis*, *Echinarachnius parma*, питание, фекалии, диатомовые водоросли, минералы, циркон, ильменит, бухта Троицы.

Begun A.A., Elkin Y.N., Maximov S.O., Belogurova L.S., Artyukov A.A. Structure of feeding for *Echinarachnius parma* and *Scaphechinus mirabilis* (Echinoidea, Clypeasteroidea) in the Troitsa Bay, Japan Sea // *Izv. TINRO.* — 2014. — Vol. 178. — P. 199–205.

* Бегун Андрей Аркадьевич, кандидат биологических наук, научный сотрудник, e-mail: andrejbegun@yandex.ru; Елькин Юрий Николаевич, кандидат химических наук, старший научный сотрудник, e-mail: yurielkin@list.ru; Максимов Сергей Олегович, кандидат геолого-минералогических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: hangar7@mail.ru; Белогурова Людмила Семеновна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник; Артюков Александр Александрович, доктор биологических наук, заведующий лабораторией, e-mail: artyukova@mail.ru.

Begun Andrey A., Ph.D., researcher, e-mail: andrejbegun@yandex.ru; Elkin Yury N., Ph.D., senior researcher, e-mail: yurielkin@list.ru; Maximov Sergey O., Ph.D., leader researcher, e-mail: hangar7@mail.ru; Belogurova Ludmila S., Ph.D., senior researcher; Artyukov Alexander A., D.Sc., head of laboratory, e-mail: artyukova@mail.ru.

Feeding of sand dollars *Echinarachnius parma* and *Scaphechinus mirabilis* (Clypeasteroidea) in the Troitsa Bay, Japan Sea is investigated. Both species dwell on coarse bottom sand with the percentage of fine fraction (< 0.2 mm) no more than 3 %. Diatoms are the most important component of the sand dollars feeding, they are represented by 50 species in the ground but only 27 species in the faeces, with predominance of the cells with chloroplasts in the faeces, that indicates a selectivity of the sand dollars feeding. High similarity (0.97) of algal flora in the faeces of *S. mirabilis* and *E. parma* shows their common feeding habits. Crystals of zircon and ilmenite with specific gravity 4.7 g/cm^3 are accumulated in the diverticulum of *S. mirabilis* though they are very rare in sandy grounds.

Key words: *Scaphechinus mirabilis*, *Echinarachnius parma*, feeding, faeces, diatom, bottom sediment, zircon, ilmenite, Troitsa Bay.

Введение

Изучение трофических взаимоотношений морских беспозвоночных с объектами их питания — одна из важнейших задач современной трофологии. На сегодняшний день нет единого представления о стратегии питания гидробионтов диатомовыми водорослями, поскольку одни исследователи рассматривают селективность в их питании, другие — нет. В то же время в литературе (Timko, 1976; Цихон-Луканина, 1982; Чепурнов, 1987) показан значительный вклад в спектр питания животных наряду с детритом, бактериями, жгутиковыми и различными группами беспозвоночных бентосных микроводорослей (фитофагия), составляющих в различное время года от 25 до 100 % общей биомассы пищи.

В зал. Петра Великого Японского моря из многочисленных известных видов морских ежей обитают три — *Scaphechinus mirabilis*, *S. griseus* и *Echinarachnius parma* (Echinoidea, Clypeasteroidea), способных сосуществовать на одном участке морского дна. Эти клипестеры обитают предпочтительно в тонком песке, перемещаясь на поверхности морского дна с помощью микроскопических игл оральной стороны (Mooi, 1986). Обитание в песчаном биотопе дает им возможность питаться на поверхности и под ней, потребляя избирательно минеральные частицы осадочных пород наряду с органическим детритом и мейобентосом. Ранее было установлено, что обитающие только в Японском море *S. mirabilis* и *E. parma* накапливают в карманах дивертикул мелкие минеральные частицы песчаного субстрата, создавая весовой пояс, чтобы противостоять колебанию придонного слоя воды (Mooi, Chen, 1996). Из них только *S. mirabilis* формирует устойчивые поля с высокой плотностью популяции в течение десятилетий (Takeda, 2008). Внутри его полых микроскопических игл (Ehrlich et al., 2010) расположены клетки, содержащие эхинохром А (Nishibori, 1957), основной пигмент этого животного, лежащий в основе лекарственного препарата «Гистохром» (Elyakov et al., 2001a, b). Высокое содержание эхинохрома А стало причиной того, что *S. mirabilis* много лет является объектом промышленной добычи в зал. Петра Великого.

Изучение питания клипестер по содержимому кишечника проводилось только для вида *E. parma*, обитающего у атлантического побережья Северной Америки (Telford, Eilers, 1984). Аналогичные сведения по Японскому морю были получены также только для *E. parma* из зал. Восток (Рябушко, 1986). Сведений о питании *S. mirabilis* в литературе не найдено. Однако, принимая во внимание унифицированный механизм поиска, захвата и доставки пищевых частиц у клипестер (podia picking particles — Telford, Mooi, 1996) и обитание в одной нише с *E. parma*, следовало ожидать преобладания диатомовых водорослей в органической составляющей кормовой базы *S. mirabilis*. Косвенным подтверждением этому можно считать обилие фруструл диатомей и аморфного кремнезема, обнаруженных ранее в минеральной составляющей фекалий *S. mirabilis* (Елькин и др., 2013) в акваториях зал. Петра Великого.

Цель данного исследования заключалась в сравнительном изучении минеральной и органической составляющих питания клипестер *S. mirabilis* и *E. parma*, совместно обитающих в бухте Троицы Японского моря.

Материалы и методы

Материалом для исследования структуры питания морских ежей послужили особи двух видов, *S. mirabilis* и *E. parma*, обитающие в бухте Троицы юго-восточнее мыса Андреева (42°38'11" с.ш. 131°07'73" з.д.) на горизонте верхней сублиторали на глубине 1,5–2,0 м. В этом же месте взята проба донного песка для анализа минералов и мейобентоса как составляющих предполагаемой кормовой базы этих животных. Собранные животные предназначались для адаптации к проживанию в аквариуме Института биологии моря ДВО РАН, поэтому для изучения структуры их питания был применен подход сбора фекалий (Елькин и др., 2013), позволяющий интегрировать остатки диеты значительного числа особей за весь период переваривания. В качестве животного для сравнения использован вид *E. parma*, занимающий экологическую нишу, аналогичную нише *S. mirabilis*.

Сразу после сбора животных размещали в ванны с чистой морской водой. С началом акта дефекации суспензию фекалий с помощью пипетки периодически переносили в 100-миллиметровые флаконы в течение двух суток. К этому времени проходит полная дефекация, поскольку в последующие дни она не наблюдалась. Полученный на дне флаконов осадок фекалий фиксировали этиловым спиртом, предварительно слив надосадочную воду. Для сканирующей электронной микроскопии (Zeiss EVO-50) минералы извлекали из дивертикул высушенных животных и напыляли углем.

Для идентификации диатомовых водорослей полученные фекалии, собранные от 25 особей каждого вида клипестер, фиксировали в этиловом спирте, не отделяя минеральную фракцию. Для отделения фракции микроводорослей от детритных консорциев, затрудняющих идентификацию, полученные суспензии пропускали через капроновые фильтры «Nitex» («Sefar», Швейцария) с диаметром пор 80 мкм. Идентификацию видового состава диатомовых водорослей и оценку их количественного обилия проводили в камере Горяева объемом 1 мл на световом микроскопе «Olympus BX41» (Япония), в том числе с применением масляной иммерсии. Камеральная и микроскопическая обработка проб диатомовых водорослей подробно описана в литературе (Бегун и др., 2009). Относительное количественное обилие микроводорослей оценивали по шкале Вислоуха*. Для оценки роли диатомовых водорослей в питании экспериментальных животных при их подсчете учитывали отдельно пустые фрустулы и клетки с хлоропластами. Оценка сходства качественного состава устанавливали с помощью коэффициента Серенсена-Чекановского: $K_S = 2N_{(A+B)} / (N_A + N_B)$, где N_{A+B} — общее число видов в описаниях А и В; N_A и N_B — число видов соответственно в описаниях А и В.

Результаты и их обсуждение

Минеральная составляющая питания. Определен минералогический состав потребляемой тонкой фракции песчаного субстрата указанного места совместного обитания клипестер *S. mirabilis* и *E. parma* и песка дивертикул *S. mirabilis* (см. таблицу). Установлено, что размерная фракция (< 0,2 мм) минеральных зерен песка, на котором обитают клипестеры, составляет всего 3 объемных процента. В дивертикулах *S. mirabilis* обнаружены циркон и ильменит (удельный вес 4,7 г/см³), а также заметное количество амфибола (удельный вес 3,0 г/см³) и кварца с полевым шпатом (удельный вес 2,7 г/см³). Поскольку в дивертикулах обнаружено незначительное количество редкого титаномагнетита (содержание в песке ниже порога обнаружения), то минералы группы титаножелезистых оксидов сенсоры животного либо не различают, либо они основаны на осязании магнитного поля. В песчаном грунте отмечено преобладание железотитанистых минералов (черные) с вкраплениями светлых кристаллов циркона (рис. 1). В дивертикулах *S. mirabilis* обнаружен значительный разброс в содержании 4 отмеченных минералов.

* Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные: монография. Т. 1. Л.: Наука, 1974. 400 с.

Состав минералов дивертикулы клипестер *S. mirabilis* и песчаного дна в месте их обитания
 Mineral composition of the sand dollar *S. mirabilis* diverticulum and sandy ground in its habitat

Минералы (размер $\leq 0,2$ мм)	Удельный вес, г/см ³	Донные осадки, об. %	Дивертикул, об. %
Амфибол	3,0	11,2	2,7
Слюда	2,9	0,8	0
Ильменит + титаномагнетит	4,7	6,9	76,2
Циркон	4,6	0,01	9,3
Органический детрит	–	0,7	0
Полевой шпат + кварц	2,7	79,6	7,1
Порода	2,6	4,0	0
Сфен	3,5	< 0,1	0
Пироксен	3,3		0,4



Рис. 1. Доминирующее содержание железотитанистых минералов (черные) в дивертикуле *S. mirabilis*

Fig. 1. Dominant ferri-titaniferous minerals (black) in the diverticulum of *S. mirabilis*

Анализ литературных данных по минеральной составляющей питания клипестер свидетельствует о том, что выбор минеральных и органических пищевых частиц и перенос их с любой точки поверхности тела осуществляет наружный орган, состоящий из множества микроскопических игл и амбулакральных ножек (Telford et al., 1985). В отличие от голотурий, заглатывающих илесто-песчаный материал, клипестеры осознанно потребляют выбранные из песчаного субстрата пищевые частицы по размеру, весу и химии поверхности. Уникальную особенность распознавания и выбора потребляемых минеральных зерен показали также особи молодых *S. mirabilis*, обитающих в бухте Холерной (Елькин и др., 2012). В их дивертикулах найдены только минералы циркона и ильменита, содержание которых в окружающем субстрате на 4 порядка меньше.

Органическая составляющая питания. В крупнозернистом донном песке бухты Троицы наряду с диатомовыми водорослями были найдены и другие представители мейобентоса: нематоды, гарпактикоиды, олигохеты, полихеты, морские клещи, фораминиферы, остракоды, а также молодь двустворчатых и брюхоногих моллюсков. Размеры указанных организмов и другие их характеристики делают их маловероятными составляющими кормовой базы изучаемых клипестер. В то же время все авторы работ по питанию клипестер атлантического бассейна (Timko, 1976; Telford et al., 1985; Telford, Mooi, 1996; Hilber, Lawrence, 2009) отмечают в их пищевом спектре значительную долю диатомовых водорослей.

Альгофлора донного песка — важнейшего компонента кормовой базы *E. parma* и *S. mirabilis* — была представлена 50 таксонами микроводорослей из 4 отделов: Суапроцаргота (1 вид), Ochrophyta (3), Dinophyta (4) и Bacillariophyta (42). Экологический анализ альгофлоры показал, что найденные виды представлены как одиночно живущими формами (64 % общего числа видов), так и колониальными (36 %). Это является закономерным для песчаного биотопа, поскольку на морском мелководье наиболее многочисленны виды с подвижными клетками, ползающими по поверхности камней и песка (Николаев, 1976). По отношению к местообитанию на песчаном субстрате почти в равной степени преобладали планктонные и бентосные формы микроводорослей (соответственно 42 и 40 %), поскольку на морском мелководье фитопланктон и микрофитобентос представляют собой единый эколого-флористический комплекс (Рябушко, 2013).

Альгофлора фекалий клипестер была значительно беднее и включала в себя 27 видов диатомовых водорослей (18 для *E. parma* и 17 для *S. mirabilis*). Сходство видового состава альгофлоры фекалий с альгофлорой песчаного субстрата оказалось относительно невысоким (коэффициент Серенсена-Чекановского 0,26 для *E. parma* и 0,25 для *S. mirabilis*). Это во многом свидетельствует о селективном отборе клипестерами определенных видов диатомей из общей массы микроводорослей. Избирательность питания клипестер подтверждена литературными данными по исследованию пищевых комочков сердцевидного морского ежа *Echinocardium cordatum* из зал. Восток (Рябушко, 1986). В пищевых комочках этого вида, как и в случае нашего исследования, отмечено доминирование одиночноживущих форм микроводорослей над колониальными. Это связано с тем, что шовные диатомовые водоросли, как более высокоорганизованные, способны вести одиночный подвижный образ жизни в рыхлых субстратах, в частности в песчаном грунте с фациями различных размеров (Round, 1971).

В фекалиях исследуемых клипестер чаще встречались диатомовые водоросли, которые в данное время преобладали в песчаном субстрате. Следует отметить высокое сходство видового состава диатомовых водорослей фекалий у *E. parma* и *S. mirabilis* (коэффициент Серенсена-Чекановского 0,97) и наличие у них 4 общих массовых видов. Это планктонные диатомовые водоросли *Rhizosolenia setigera* и *Skeletonema costatum*, бенто-планктонная *Thalassionema nitzschioides* и бентосная *Tabularia fasciculata*. Помимо массовых видов в фекалиях были отмечены и немногочисленные, представленные бентосными формами преимущественно с хлоропластами. Среди них количественно преобладали (68–78 %) виды *Amphora marina*, *A. spectabilis*, *Carinasigma rectum* и *Grammatophora marina*. В то же время в донном песке отмечено больше обломков фрустул различных видов диатомей (60–86 %), среди которых были идентифицированы щетинки планктонных диатомовых водорослей рода *Chaetoceros* Ehrenberg (рис. 2). Это также подтверждает способность морских ежей отличать живые клетки диатомей, что было ранее отмечено для *E. cordatum* из зал. Восток (Рябушко, 1986), когда в желудках находили мертвые клетки водорослей значительно реже, чем в грунте.

Сравнение полученных результатов с литературными данными по составу желудков морских ежей *E. cordatum* и *E. parma* из зал. Восток (Рябушко, 1986) показало наличие 14 общих видов диатомовых водорослей. Среди них указаны виды родов *Plagiogramma*, *Navicula*, *Lyrella*, *Amphora*, *Diploneis*, являющиеся бентосными, обитающими на песчано-илистых фациях sublitorали. Также 8 видов оказались общими с другими данными (Бирюлина, 1972), по пищеварительной системе дальневосточного трепанга *Styichopus japonicus* в различных бухтах зал. Посыета.

Поскольку диатомовые водоросли служат основным источником углеводного питания клипестер наряду с мейобентосом, детритом из макроводорослей и морских трав (Telford et al., 1985), то при соблюдении стехиометрии углеродного и минерального питания (Martin, Quigg, 2012) предполагалась существенная роль диатомовых водорослей в пищевом спектре *S. mirabilis*. Результаты проведенного исследования в бухте Троицы Японского моря в значительной степени подтвердили это предположение, что было выражено в нахождении массовых количеств диатомовых водорослей различных жизненных форм (фитопланктонные, бенто-планктонные и бентосные) и обломков

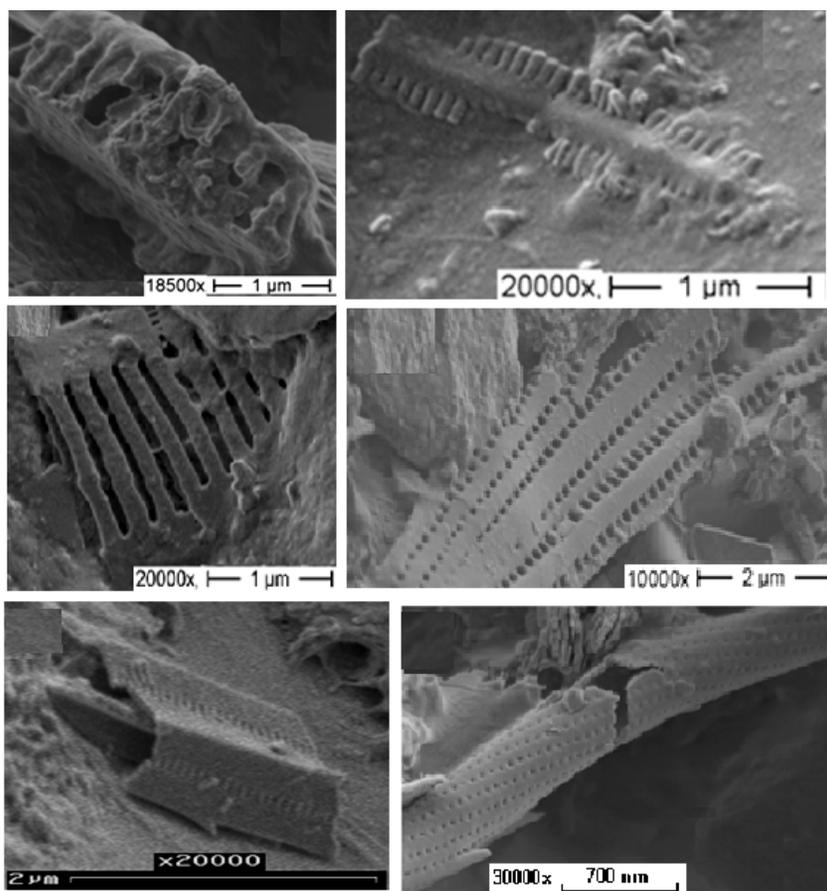


Рис. 2. Микрофотографии растрового электронного микроскопа: фрагменты фреструл диатомовых водорослей в кавернах кристаллов циркона в дивертикуле *S. mirabilis*

Fig. 2. SEM micrographs: fragments of diatom frustules in caverns of zircon crystals in the diverticulum of *S. mirabilis*

их панцирей в фекалиях *S. mirabilis*. Таким образом, можно сделать вывод о том, что диатомовые водоросли активно участвуют в питании клипестер *E. parma* и *S. mirabilis*, обитающих в крупнозернистом песчаном субстрате морского дна и, следовательно, играющих важнейшую экологическую роль в трофодинамике прибрежных морских вод.

Заклучение

Исследованы минеральная и органическая составляющие питания клипестер *E. parma* и *S. mirabilis*, обитающих на песчаном грунте в бухте Троицы Японского моря. Минералогический анализ осадочных пород и дивертикул *S. mirabilis* свидетельствует о физиологической особенности избирательного накопления очень редких в песчаном субстрате кристаллов циркона и ильменита. Альгофлора фекалий и крупнозернистого донного песка, важная органическая составляющая питания клипестер, включала в себя 50 таксонов микроводорослей с преобладанием диатомовых водорослей. Видовое разнообразие альгофлоры фекалий оказалось беднее, чем в песчаном субстрате, что свидетельствует об избирательном характере питания клипестер, занимающих одну экологическую нишу. Отмечен высокий уровень сходства альгофлоры фекалий *E. parma* и *S. mirabilis*, представленной в большей степени клетками с хлоропластами, что указывает на способность клипестер распознавать характер пищевых частиц в песчаном грунте. Результаты проведенного исследования в значительной степени подтвердили предположение о существенной роли диатомовых водорослей в органической части питания *S. mirabilis*.

Список литературы

- Бегун А.А., Рябушко Л.И., Звягинцев А.Ю.** Состав и количественные характеристики микроводорослей перифитона экспериментальных пластин из разных по степени трофности акваторий залива Петра Великого (Японское море) // Альгология. — 2009. — Т. 19, № 3. — С. 257–272.
- Бирюлина М.Г.** Запасы трепанга в заливе Петра Великого // Вопросы гидробиологии в некоторых районах Тихого океана. — Владивосток, 1972. — С. 22–32.
- Елькин Ю.Н., Максимов С.О., Сафронов П.П. и др.** Селективное накопление цирконов и минералов в дивертикулах морского ежа *Scaphechinus mirabilis* (Agassiz, 1863) // Докл. РАН. — 2012. — Т. 446, № 4. — С. 297–299.
- Елькин Ю.Н., Сафронов П.П., Артюков А.А., Карабцов А.А.** Деструкция минералов морского дна в кишечнике плоского морского ежа *Scaphechinus mirabilis* A. Agassiz, 1863 (Echinodea: Scutellidae) // Докл. РАН. — 2013. — Т. 453, № 4. — С. 461–465.
- Николаев В.А.** Вертикальное распределение бентосных диатомовых водорослей в заливе Посыета // Прибрежные сообщества дальневосточных морей. — 1976. — № 6. — С. 94–98.
- Рябушко Л.И.** Диатомовые водоросли верхней сублиторали северо-западной части Японского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Севастополь, 1986. — 24 с.
- Рябушко Л.И.** Микрофитобентос Черного моря : монография. — Севастополь : ЭКО-СИ-Гидрофизика, 2013. — 416 с.
- Цихон-Луканина Е.А.** Пищевые спектры донных моллюсков // Океанол. — 1982. — Т. 22, № 6. — С. 1016–1020.
- Чепурнов В.А.** О роли бентосных диатомовых водорослей в питании Harpacticoida (Copepoda) // Зоол. журн. — 1987. — Т. 66, вып. 7. — С. 1005–1012.
- Ehrlich H., Elkin Yu.N., Artyukov A.A. et al.** The spines of sand dollar *Scaphechinus mirabilis* (Agassiz 1863): analytical and structural study // J. of Advanced Microscopy Research. — 2010. — Vol. 5, № 2. — P. 100–109.
- Elyakov G.B., Maximov O.B., Mischenko N.P. et al.** Histochrom and its therapeutic use in ophthalmology disease: US Patent 6,384,084. — 2001a.
- Elyakov G.B., Maximov O.B., Mischenko N.P. et al.** Histochrom and its therapeutic use in myocardial infarction and ischemic heart disease: US Patent 6,410,601. — 2001b.
- Hilber S.E., Lawrence J.M.** Analysis of Sediment and Gut Contents of the Sand Dollars *Mellita tenuis*, *Encope michelini* and *Encope aberrans* off the Central Florida Gulf Coast // Gulf Mex. Sci. — 2009. — Vol. 27, № 1. — P. 74–81.
- Martin R., Quigg A.** Evolving phytoplankton stoichiometry fueled diversification of the marine biosphere // Geosciences. — 2012. — Vol. 2. — P. 130–146.
- Mooi R.** Structure and function of clypeasteroid miliary spines (Echinodermata, Echinoidea) // Zoomorphology. — 1986. — Vol. 106, № 4. — P. 212–223.
- Mooi R., Chen C.-P.** Weight belts, diverticula, and phylogeny of the sand dollars // Bull. Mar. Sci. — 1996. — Vol. 58. — P. 186–195.
- Nishibori K.** Studies on pigments of marine animals-III. Echinochrome A from the spine of sand-dollar, *Echinarachnius mirabilis* // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. — 1957. — Vol. 22. — P. 708–712.
- Round F.E.** Benthic marine diatoms // Oceanogr. Mar. Boil. Ann. Rev. — 1971. — Vol. 9. — P. 83–139.
- Takeda S.** Mechanism maintaining dense beds of the sand dollar *Scaphechinus mirabilis* in northern Japan // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. — 2008. — Vol. 363. — P. 21–27.
- Telford M., Eilers O.** Collection of food by oral surface podia in the sand dollar, *Echinarachnius parma* (Lamarck) // Biol. Bull. — 1984. — Vol. 166. — P. 574–582.
- Telford M., Mooi R.** Podial particle picking in *Cassidulus caribaeorum* (Echinodermata: Echinoidea) and the phylogeny of sea urchin feeding mechanisms // Biol. Bull. — 1996. — Vol. 191. — P. 209–223.
- Telford M., Mooi R., Eilers O.** A new model of podial deposit feeding in the sand dollar, *Mellita quinquesperforata* (Leske): The sieve hypothesis challenged // Biol. Bull. — 1985. — Vol. 169. — P. 431–448.
- Timko P.L.** Sand dollars as suspension feeders: a new description of feeding in *Dendraster excentricus* // Biol. Bull. — 1976. — Vol. 151, № 1. — P. 247–253.

Поступила в редакцию 27.05.14 г.