

¹Федеральное государственное бюджетное учреждение науки,
Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
ул. Пальчевского, 17, Владивосток 690041, Россия
e-mail: andrejbegun@yandex.ru

²Федеральное государственное бюджетное учреждение науки,
Тихоокеанский ин-т биоорганической химии им. Г.Б. Елякова ДВО РАН,
пр-т 100 лет Владивостоку, 159, Владивосток 690022, Россия
e-mail: yurielkin@piboc.dvo.ru

**О РОЛИ *BACILLARIOPHYTA* В ПИТАНИИ КЛИПЕСТЕР
SCAPHECHINUS MIRABILIS (AGAZZIS, 1863) И *ECHINARACHMUS
PARMA* (LAMARCK, 1818) (*ECHINOIDEA*, *CLYPEASTEROIDA*)**

Исследована альгофлора песчаного субстрата и фекалий клипестер *Scaphechinus mirabilis* и *Echinarachmus parma* из бух. Троицы Японского моря в связи с нетипичным для них крупнозернистым песчаным субстратом. Отмечено 52 вида микроводорослей, среди которых доминировали представители отдела *Bacillariophyta* (44). Для фекалий характерен более низкий видовой состав альгофлоры (29 видов), чем для песчаного субстрата (52), а также преобладание клеток с хлоропластами, что свидетельствует об избирательном характере питания клипестер. Высокое сходство видового состава водорослей фекалий *S. mirabilis* и *E. parma* (0,97) указывает и на сходство в пищевом предпочтении клипестер, обитающих в одной экологической нише. В значительной степени подтверждено предположение о существенной роли диатомовых водорослей в питании клипестера *S. mirabilis*.

Ключевые слова: клипестеры, питание, фекалии, альгофлора, *Bacillariophyta*, Японское море.

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 авторы рассматривают селективность в их питании, другие — нет. В то же время в литературе имеются данные о значительной доле *Bacillariophyta* (фитофагия), наряду с детритом, бактериями, жгутиковыми водорослями и различными группами беспозвоночных, в пище беспозвоночных животных. *Bacillariophyta* способны в различное время года занимать от 25 до 100 % общей биомассы пищи (Цихон-Луканина, 1982; Черпунов, 1987; Timko, 1976).

© А.А. Бегун, Ю.Н. Елькин, 2015

Работы по исследованию пищеварительной системы некоторых массовых видов морских беспозвоночных животных, обитающих на твердых и рыхлых грунтах, и сравнению состава диатомовых водорослей грунтов, на которых обитали животные, были проведены в зал. Восток Японского моря в 1979–1982 гг. (Рябушко, 1986).

Отряд клипестер (*Clypeasteroidea*) представляет собой разнообразную группу эпибентосных зарывающихся плоских морских ежей. Эта группа является основной составляющей сообщества беспозвоночных на чисто песчаном субстрате ниже приливной зоны мелководного шельфа. В зал. Петра Великого Японского моря из многочисленных известных видов клипестер обитают три – *Scaphechinus mirabilis*, *S. griseus* (Mortensen, 1927) и *Echinarachmus parma*, иногда совместно пребывающих на одном участке морского дна и занимающих одну экологическую нишу. Сведений о питании *S. mirabilis* в литературе не найдено. Но учитывая унифицированный механизм поиска, захвата и доставки пищевых частиц клипестер – ‘*podia picking particles*’ (Mooi, 1986), и его обитание в одной нише с *E. parma*, для которого имеются данные о питании, можно утверждать, что диатомеи являются основной составляющей пищевого спектра *S. mirabilis*. Это подтверждает обилие фрустул диатомовых водорослей и аморфного кремнезема, обнаруженных в минеральной составляющей фекалий *S. mirabilis* из бух. Холеная Японского моря (Елькин и др., 2013).

Обитание двух разных видов клипестер в нише одного типа не означает пребывание их в одном и том же месте песчаного дна. Чтобы определить значение диатомей в питании *S. mirabilis*, следовало найти популяцию *E. parma* совместного обитания. Таким местом стала бухта Троица Японского моря. Однако обе популяции оказались на нетипичном для них крупнозернистом силикатном субстрате. Априори предполагалось, что он беден микроводорослями из-за отсутствия речного стока их минерального питания с материка. Поэтому, цель исследования заключалась не только в сравнительном изучении видового состава альгофлоры морского дна в структуре питания клипестер *S. mirabilis* и *E. parma* в месте обитания, но и в оценке обилия их питания. Была использована инновация, анализ фекалий, поскольку в них не известны маркеры других источников органического питания, если даже эти маркеры присутствуют.

Материалы и методы

Опыты со сбором фекалий проводили с клипестерами *S. mirabilis* и *E. parma*, которые были отобраны в бух. Троица Японского моря юго-восточнее мыса Андреева (42.3811 N, 131.0773 E). Выбор участка морского дна для сбора животных являлся принципиальным условием исследования, поскольку оба совместно проживающих вида потребляют минеральные зерна окружающего субстрата, но накапливает их в дивертикуле только *S. mirabilis* (Елькин и др., 2012). В этом же месте взята проба донного песчаного субстрата для анализа минералов,

мейобентоса и микроводорослей как предполагаемого источника питания этих животных.

Оценка структуры питания посредством изучения содержимого кишечника имеет неудобства, связанные с тем, что животные после их извлечения вскоре начинают дефекацию (Bell and Frey, 1969), что требует их немедленного умерщвления в неподходящих условиях. Поэтому нами был применен подход сбора фекалий (Елькин и др., 2013), позволяющий интегрировать остатки диеты значительного числа особей за весь период переваривания.

Сразу после сбора животных размещали в ванны с чистой морской водой на берегу водолазной станции. С началом дефекации суспензию фекалий с помощью пипетки периодически переносили в 100 мл флаконы в течение двух суток. К этому времени проходит полная дефекация. Полученный на дне флаконов осадок фекалий фиксировали этиловым спиртом, предварительно слив надосадочную воду (Елькин и др., 2013).

Для идентификации микроводорослей полученные фекалии 25 особей каждого вида 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. Материал изучали в камере Горяева объемом 1 мл при помощи светового микроскопа «Olympus VX41» (Япония) (окуляр $\times 10$, объективы $\times 20-40$), в т.ч., на постоянных препаратах с применением масляной иммерсии (объектив $\times 100$). При очистке панцирей использовали «горячий» способ (кипячение в серной кислоте), с последующим заключением створок в канадский бальзам (Диатомовые ..., 1974). Для сканирующей электронной микроскопии (Zeiss EVO-50) образцы клеток диатомей подготавливали по стандартной методике, которая предусматривает промывание клеток дистиллиро-ванной водой, их дегидратацию через серию спиртов (25, 50, 75, 96 и 100 %) и сушку на воздухе (Truby, 1997).

Камеральная и микроскопическая обработка проб микроводорослей описана в предыдущей работе (Бегун, Звягинцев, 2013). Относительное количественное обилие микроводорослей оценивали по шкале Вислоуха (Диатомовые ..., 1974). Для оценки роли микроводорослей в питании экспериментальных животных при их подсчете учитывали отдельно пустые фрустулы и клетки с хлоропластами (Рябушко, 1986). Сходство качественного состава оценивали 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. При идентификации видового состава диатомовых водорослей и установлении их экологической принадлежности были использованы следующие работы: Lange-Bertalot, 1980; Kuylenstierna, 1989–1990; Round et al., 1990; Witkowski, 2000; Levkov, 2009; Al-Yamani and Saburova, 2011; и др.

Результаты и обсуждение

Анализ состава альгофлоры крупнозернистого силикатного субстрата морского дна, на котором содержались животные, позволил выявить 52 таксона микроводорослей из 4 отделов: *Cyanoprokaryota* (1 вид), *Ochrophyta* (3), *Dinophyta* (4) и *Bacillariophyta* (44) (см. таблицу).

Список видов и относительное количество микроводорослей в песчаном субстрате и фекалиях клипестер *Echinarachmus parma* и *Scaphechinus mirabilis* из бух. Троица Японского моря

Таксон	Песчаный субстрат		Фекалии			
	Хл.	Фр.	<i>E. parma</i>		<i>S. mirabilis</i>	
			Хл.	Фр.	Хл.	Фр.
1	2	3	4	5	6	7
CYANOPROKARYOTA						
<i>Gloeocapsa turgida</i> (Kütz.) Hollerb. 1938	Ред.	–	–	–	–	–
OCHROPHYTA						
<i>Dictyocha fibula</i> Ehrenb. 1839	–	Ред.	–	–	–	–
<i>D. speculum</i> Ehrenb. 1839	–	Ед.	–	–	–	–
<i>Octactis octonaria</i> (Ehrenb.) Hovasse 1946	–	Ред.	–	–	–	–
DINOPHYTA						
<i>Ceratium fusus</i> (Ehrenb.) Dujard. 1841	–	Ед.	–	–	–	–
<i>Dinophysis rotundata</i> Clap. & Lachm. 1859	–	Ед.	–	–	–	–
<i>Prorocentrum micans</i> Ehrenb. 1834	–	Ед.	–	–	–	–
<i>Protoperdinium divergens</i> (Ehrenb.) Balech 1974	–	Ед.	–	–	–	–
BACILLARIOPHYTA						
<i>Actinoptychus senarius</i> (Ehrenb.) Ehrenb. 1843	–	Ред.	–	Ред.	–	Ред.
<i>Amphora marina</i> (Castr.) T.V. Desikachary & P. Prema	Ред.	Нер.	Нер.	Ред.	Нер.	Ред.
<i>A. spectabilis</i> Greg. 1857	Ред.	Нер.	–	–	Нер.	–
<i>Arachnoidiscus ehrenbergii</i> J.W. Bail. ex Ehrenb.	Ред.	Ред.	–	–	Ред.	–
<i>Attheya arenicola</i> C. Gardner & R.M. Crawford 1994	Ред.	Ред.	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.
<i>Auliscus sculptus</i> (W.Sm.) Brightw. 1860	–	Ред.	–	Ед.	–	–
<i>Bacteriastrum hyalinum</i> Laud. 1864	Ред.	–	Ред.	–	–	–
<i>Caloneis liber</i> (W. Sm.) Cleve 1894	Ед.	–	Ед.	–	–	–
<i>Carinasigma rectum</i> (Donkin) G. Reid 2012	Ед.	–	–	–	Нер.	–
<i>Chaetoceros decipiens</i> Cleve 1873	Ред.	Ред.	Ред.	–	–	–
<i>Ch. constrictus</i> Gran 1897	Ред.	Ред.	–	–	–	–

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7
<i>Cocconeis scutellum</i> Ehrenb. 1838	Ред.	Ред.	–	–	Ред.	–
<i>Dactyliosolen fragilissimus</i> (Bergon) Hasle 1996	Нер.	Нер.	–	–	–	–
<i>Delphineis surirella</i> (Ehrenb.) G.W. Andrews 1981	Ед.	–	–	–	Ед.	–
<i>Diploneis chersonensis</i> (Grunow) Cleve 1894	Нер.	Нер.	Ед.	–	–	–
<i>D. lineata</i> (Donkin) Cleve 1894	Ред.	Ред.	–	–	–	–
<i>D. smithii</i> (Bréb) Cleve 1894	Нер.	Нер.	–	–	–	–
<i>Ditylum brightwellii</i> (T. West) Grunow 1885	Ред.	Ред.	–	–	–	–
<i>Eucampia zodiacus</i> Ehrenb. 1839	Ред.	Ред.	–	–	–	–
<i>Grammatophora marina</i> (Lyngb.) Kütz. 1844	Ред.	–	Нер.	–	Нер.	–
<i>Guinardia flaccida</i> (Castrac.) H. Perag. 1892	Ред.	–	–	–	Ред.	–
<i>Fragilaria striatula</i> Lyngb. 1819	Ред.	Ред.	–	–	–	–
<i>Hemiaulus hauckii</i> Grunow ex van Heurck 1882	Ред.	Ред.	–	–	–	–
<i>Leptocylindrus mediterraneus</i> (H. Perag.) Hasle 1975	Нер.	Нер.	Ред.	Нер.	–	–
<i>Lyrella clavata</i> (Greg.) D.G. Mann 1990	Нер.	Нер.	–	–	–	–
<i>Mastogloia smithii</i> Thw. ex W. Sm. 1856	Ред.	–	Ред.	–	–	–
<i>Navicula cancellata</i> var. <i>retusa</i> (Bréb.) Cleve 1895	Ред.	–	–	–	–	–
<i>Neohuttonia reichardtii</i> (Grunow) Hust.	Ред.	Ред.	–	–	–	–
<i>Nitzschia longissima</i> (Bréb.) Ralfs in Pritch. 1861	Ед.	–	–	–	Ед.	–
<i>N. spathulata</i> W. Sm. 1853	Ед.	–	–	–	–	–
<i>Petroneis granulata</i> (Bail.) D.G. Mann 1990	Ред.	Ред.	Ред.	Ред.	Ред.	Ред.
<i>Plagiogramma staurophorum</i> (W. Greg.) Heib. 1863	Нер.	Нер.	–	–	Нер.	–
<i>Plagiotropis lepidoptera</i> (Greg.) Kütz. 1898	Ред.	Ред.	–	–	–	–
<i>Pleurosigma elongatum</i> W. Sm. 1852	Мн.	–	Нер.	–	Нер.	–
<i>P. intermedium</i> W. Sm. 1853	Ред.	Ред.	–	–	–	–
<i>Pleurosigma naviculaceum</i> Bréb. 1854	Нер.	Нер.	–	–	–	–
<i>Pseudo-nitzschia pungens</i> (Grunow ex Cleve) G.R. Hasle	Нер.	Нер.	Ред.	Ред.	Ред.	Ред.
<i>Rhabdonema arcuatum</i> (Lyngb.) Kütz. 1844	Ред.	Ред.	Ред.	–	–	–
<i>Rhizosolenia setigera</i> Brightw. 1858	Ред.	Мс.	Ред.	Мс.	Ред.	Мс.

Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6	7
<i>Skeletonema costatum</i> (Grev.) Cleve 1873	Мн.	Ред.	Мн.	Ред.	Мн.	Ред.
<i>Tabularia fasciculata</i> (C. Agardh) D.M. Williams & Round 1986	Мн.	Мн.	Мн.	Ред.	—	—
<i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grunow) Mereschk. 1902	Мс.	Мс.	Мс.	Ред.	Мс.	Ред.
<i>Thalassiosira gravida</i> Cleve 1896	Мн.	Ред.	Ред.	Ред.	—	—
<i>Undatella quadrata</i> (Bréb. ex Kütz.) Paddock & P.A. Sims 1980	—	Ед.	—	—	—	Ед.

Обозначения. Хл. — клетки с хлоропластами, Фр. — пустые фрустулы. Относительное обилие микроводорослей приводится согласно шкале Вислоуха (Ед. — единично, Ред. — редко, Нер. — нередко, Мн. — много, Мс. — масса), «—» — вид не найден.

Найденные виды были представлены одиночно живущими формами (64 % общего числа видов) и колониальными (36 %). Это закономерно для песчаного биотопа, где виды наиболее многочисленны, и клетки их перемешаются по поверхности камней и песка (Round, 1971; Round et al., 1990; Levkov, 2009; Al-Yamani, Saburova, 2011). По отношению к местообитанию на песчаном субстрате и в фекалиях почти в равной степени преобладали планктонные (42 %) и бентосные (40 %) формы микроводорослей, поскольку на морском мелководье фитопланктон и микрофитобентос связаны в единый эколого-флористический комплекс (Рябушко и др., 2004). Среди планктонных форм в донном песке и в фекалиях *E. parva* и *S. mirabilis* отмечали потенциально токсичную диатомовую водоросль *Pseudo-nitzschia pungens* (Grunow ex Cleve) G.R. Hasle.

В фекалиях клипестер отмечено доминирование одиночно живущих форм микроводорослей над колониальными. Это связано с тем, что шовные *Bacillariophyta* как более высокоорганизованные способны вести одиночный подвижный образ жизни в песчаном субстрате, который является естественным биотопом для обоих видов клипестер (Рябушко, 2013; Round, 1971; Round et al., 1990; Levkov, 2009). Почти все из указанных для песчаного субстрата диатомовые водоросли были характерны для песчаных фаций бухт Троицы (Бегун, Звягинцев, 2013), Бойсмана и Баклан (Бегун, 2013) Японского моря. К этим микроводорослям относятся преимущественно широко распространенные эврибионтные представители родов *Arahnoidiscus* H. Deane ex G. Shadbolt, *Fragilaria* Lyngb., *Tabularia* Ehrenb. (*Synedra*), *Rhabdonema* Kütz., *Grammatophora* Ehrenb., *Cocconeis* Ehrenb., *Mastogloia* Thw. ex W. Sm., *Navicula* Vogt и др., представленных от крупных одиночных клеток до колоний различного типа.

Альгофлора фекалий клипестер была значительно беднее и включала 29 видов *Bacillariophyta* (20 для *E. parma* и 19 – 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 биомассы микроводорослей. Такая закономерность была ранее установлена для питания сердцевидного морского ежа *Echinocardium cordatum* (Pennant, 1777) из зал. Восток Японского моря (Рябушко, 1986).

Избирательность питания клипестер подтверждена также другими литературными данными. Так, в отличие от голотурий, заглатывающих илесто-песчаный материал, клипестеры потребляют из песчаного субстрата пищевые частицы, выбранные по размеру, весу и химии поверхности. 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 фекалиях клипестер чаще встречались диатомовые водоросли, которые в данное время преобладали в песчаном субстрате (см. таблицу). Самыми многочисленными из них были планктонные формы *Rhizosolenia setigera* и *Skeletonema costatum*, бентопланктонная *Thalassionema nitzschioides* и бентосная *Tabularia fasciculata*. Диатомеи *S. costatum*, *T. nitzschioides* и *T. fasciculata* в фекалиях на 70–88 % были представлены клетками с хлоропластами, что во многом свидетельствует о пищевом предпочтении клипестер живых клеток пустым панцирям. Такие закономерности были ранее отмечены и для питания двухстворчатых моллюсков *Mytilus edulis* L., в фекалиях которых были обнаружены планктонные и бентосные формы *Bacillariophyta* (Спетницкая и др., 2007). Они также были представлены как пустыми фрустулами, так и живыми клетками с хлоропластами, среди которых одним из массовых видов был *S. costatum*.

В то же время отмечено высокое сходство видового состава альгофлоры фекалий *E. parma* и *S. mirabilis* (коэффициент Серенсена-Чекановского 0,97) и наличие общих массовых видов: *R. setigera*, *S. costatum*, *T. nitzschioides* и *T. fasciculata*, что свидетельствует о значительном сходстве в предпочтении определенного вида корма клипестер. Сравнение полученных результатов с литературными данными об альгофлоре фекалий *E. cordatum* и *E. parma* из зал. Восток Японского моря (Рябушко, 1986) показало наличие 14 общих *Bacillariophyta*. Среди них виды родов *Plagiogramma* Grev., *Navicula* Vory, *Lyrella* Karaeva, *Amphora* Ehrenb., *Diploneis* Ehrenb. являются преимущественно бентосными, обитающими на песчано-илистых фациях сублиторали и занимающими доминирующее положение.

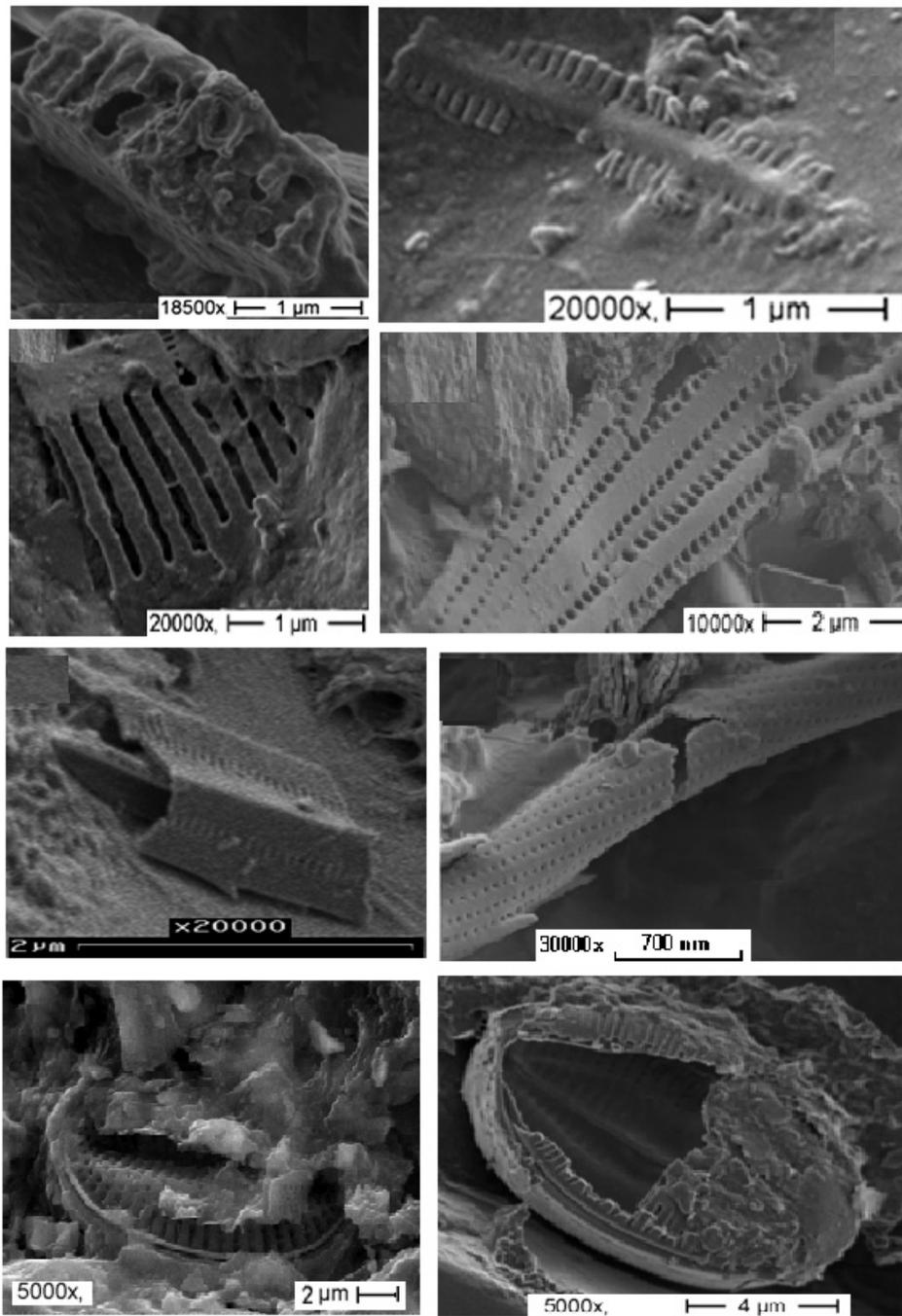
Отмечено сходство диатомовой флоры фекалий клипестер с данными о пищеварительной системе дальневосточного трепанга

Apostyhopus japonicus (Selenka, 1867) из зал. Посъета (Бирюлина, 1972) и зал. Восток (Рябушко, 1986). Оно выражалось в наличии 8 и 12 общих видов, соответственно, наряду с форамениферами, инфузориями и моллюсками. В имеющихся данных о структуре питания *E. parma*, обитающего у Атлантического побережья северной Америки, показана его всеядность, установленная по содержимому кишечника. Кроме минеральных зерен в нем обнаружено большое количество *Bacillariophyta* наряду с нематодами, остракодами, нитями водорослей и спикулами губок (Telford et al., 1987).

В фекалиях *E. parma* и *S. mirabilis* прослеживалось достаточно большое количество клеточных обломков фрустул *Bacillariophyta* (см. фото), которые образуются в результате измельчения челюстным аппаратом и, возможно, при прохождении их через кишечник (Timko, 1976). Среди немногочисленных диатомовых водорослей виды *Amphora marina*, *Attheya arenicola*, *Carinasigma rectum* и *Grammatophora marina* преобладали в фекалиях в форме клеток с хлоропластами (68–78 %), тогда как в песчаном субстрате было больше пустых фрустул (60–86 %). Это также подтверждает способность клипестер отличать живые клетки диатомей, что было ранее отмечено для *E. cordatum* из залива Восток (Рябушко, 1986), когда в желудках находили мертвые клетки водорослей значительно реже, чем в грунте. Такого рода закономерности установлены при изучении питания различных видов двухстворчатых и брюхоногих моллюсков, которые, как и морские ежи, способны избирательно потреблять определенные виды микроводорослей, представленные как обломками панцирей, так и живыми клетками с хлоропластами (Цихон-Луканина, 1982).

Учитывая биологию и экологию клипестера *S. mirabilis*, следует отметить, что этот вид, обитающий только в Японском море, формирует устойчивые поля с плотной популяцией в течение десятилетий и обитает предпочтительно в тонком песчаном субстрате морского дна. Уникальную особенность распознавания и выбора потребляемых минеральных зерен показали особи молодых *S. mirabilis*, обитающие в бух. Холеная Японского моря (Елькин и др. 2012). Поскольку *Bacillariophyta* относятся к углеводному питанию клипестер наряду с мейобентосом, детритом из макроводорослей и морских трав (Telford et al., 1985), то при соблюдении стехиометрии углеводного и минерального питания предполагалась существенная доля *Bacillariophyta* в пищевом спектре *S. mirabilis* места обитания (Martin, Quigg, 2012). Результаты проведенного исследования в бух. Троицы Японского моря подтвердили это предположение – найдено массовое количество *Bacillariophyta* различных жизненных форм (фитопланктонные, бенто-планктонные и бентосные) и обломков их панцирей в фекалиях *S. mirabilis*.

Bacillariophyta играют существенную роль не только в питании иглокожих, но и многих других видов беспозвоночных. В частности, в одной из основополагающих работ по питанию гарпактикоидов (Copepoda) из Черного моря (Черпунов, 1987) изучение сезонной динами-



Микрофотографии обломков фрустул *Bacillariophyta* в кавернах кристаллов циркона в дивертикуле *Scaphechinus mirabilis* из бух. Троица Японского моря (СЭМ)

ки фекалий показало, что у многих видов гарпактикоидов *Bacillariophyta* составляют основу питания и количество диатомовых может существенно варьировать в зависимости от глубины, освещенности, уровня эвтрофикации водоема, сезона года и способов питания у разных видов ракообразных. Как и в случае с клипестерами *E. parma* и *S. mirabilis*, для гарпактикоид была показана трофическая связь с диатомовыми водорослями и установлена селективная избирательность в потреблении различных видов микроводорослей.

Таким образом, можно сделать вывод об активном участии *Bacillariophyta* в питании клипестер *E. parma* и *S. mirabilis*, обитающих в крупнозернистом песчаном субстрате морского дна в бух. Троицы Японского моря, и, следовательно, важнейшей экологической роли в трофодинамике прибрежных морских вод в зал. Петра Великого.

Заключение

Исследована альгофлора фекалий клипестер *Echinarachmus parma* и *Scaphechinus mirabilis*, а также крупнозернистого силикатного субстрата морского дна в бух. Троица Японского моря, представляющего собой их естественное местообитание. Отмечено 52 таксона микроводорослей с преобладанием отдела *Bacillariophyta* (44 вида). По видовому составу разнообразие водорослей фекалий беднее (29 видов) песчаного субстрата (52), что свидетельствует об избирательном характере питания клипестер, занимающих одну экологическую нишу. Установлен высокий уровень сходства альгофлоры фекалий *E. parma* и *S. mirabilis* (0,97), представленной в большей степени клетками диатомовых с хлоропластами, чем пустыми фрустулами, что указывает на способность клипестер распознавать характер пищевых частиц. Учитывая то, что сведения о пищевом спектре *S. mirabilis* в литературе до настоящего времени отсутствуют, результаты проведенного исследования в значительной степени подтвердили предположение о существенной роли диатомовых водорослей в питании этого вида.

Авторы выражают благодарность н.с. ИБМ ДВО РАН Л.С. Белогуровой за помощь в определении видового состава мейобентоса, а также грантам РФФИ № 15-04-05643 и ДВО 15-II-6-002 за финансовую поддержку.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бегун А.А. Видовой состав *Bacillariophyta* эпифитона макрофитов в заливе Петра Великого (российское побережье Японского моря) // Альгология. – 2013. – 23(3). – С. 1–23.
- Бегун А.А., Звягинцев А.Ю. Диатомовые водоросли перифитона акваторий, прилегающих к Дальневосточному морскому государственному природному биосферному заповеднику // Изв. ТИНРО. – 2013. – 174. – С. 1–13.
- Бирюлина М.Г. Запасы трепанга в заливе Петра Великого // Вопросы гидробиологии в некоторых районах Тихого океана. – Владивосток, 1972. – С. 22–32.

- Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. – Л.: Наука, 1974. – Т. I. – 400 с.
- Елькин Ю.Н., Максимов С.О., Сафронов П.П., Зверева В.П., Артюков А.А. Селективное накопление цирконов и ильменитов в девертикулах морского ежа *Scaphechinus mirabilis* (Agassiz, 1863) // Докл. РАН. – 2012. – **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. – **453**(4). – С. 461–465.
- 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. – Севастополь: ЭКОСИ–Гидрофизика, 2013. – 416 с.
- Рябушко Л.И., Бабич И.Н., Рябушко В.И., Смирнова Л.Л. Седиментация фитопланктона в бухте Казачья Черного моря (Украина) // Альгология. – 2004. – **14**(1). – С. 48–61.
- Снетницкая Н.А., Гогорев Р.М., Иванов М.В. К оценке питания беломорских культивируемых мидий фитопланктоном // Тез. докл. VIII науч. сессии МБС СПбГУ. – 2007. – 96 с.
- Цихон-Луканина Е.А. Пищевые спектры донных моллюсков // Океанология. – 1982. – **22**(6). – С. 1016–1020.
- Чепурнов В.А. О роли бентосных диатомовых водорослей в питании *Haracticoida* (*Copepoda*) // Зоол. журн. – 1987. – **66**(7). – С. 1005–1012.
- Al-Yamani F.Y., Saburova M.A. Illustrate guide on the benthic diatoms of Kuwait marine environment. – Safar: Kuwait Inst. Sci. Res., 2011. – 352 p.
- Bell B.M., Frey R.W. Observation on ecology and the feeding and burrowing mechanisms of *Mellita quinquesperforata* (Leske, 1778) // J. Paleontol. – 1969. – **43**(2). – P. 553–560.
- Kuylenstierna M. Benthic Algal Vegetation in the Nordre Älv Estuary (Swedish West coast). – Dep. Mar. Bot. Univ. Göteborg-Sweden, 1989–1990. – Vol. 1. – 244 p.
- Lange-Bertalot H. Zur systematischen bewertung der bandformigen kolonein bei *Navicula* and *Fragilaria* // Nova Hedw. (Braunschweig). – 1980. – **33**. – S. 723–787.
- Levkov Z. *Amphora* sensu lato // Diatoms of Europe: Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats. – Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.-G., 2009. – Vol. 5. – P. 5–916.
- Martin R., Quigg A. Evolving phytoplankton stoichiometry fueled diversification of the marine biosphere // Geosciences. – 2012. – **2**. – P. 130–146.
- Mooi R. Structure and function of clypeasteroid miliary spines (*Echinodermata, Echinoides*) // Zoomorphology. – 1986. – **106**(4). – P. 212–223.
- Round F.E. Benthic marine diatoms // Oceanogr. Mar. Boil. Ann. Rev. – 1971. – **9**. – P. 83–139.
- Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G. The diatoms // Biology & Morphology of the Genera. – Cambridge, 1990. – P. 125–129.
- Telford M., Mooi R, Harold A.S. Feeding activities of two species of *Clypeaster* (*Echinoides, Clypeasteroida*): further evidence of *Clypeasteroid* resource partitioning // Biol. Bull. – 1987. – **172**. – P. 324–336.

- Telford M., Mooi R., Ellers O. A new model of podial deposit feeding in the sand dollar, *Mellita quinquiesperforata* (Leske): the sieve hypothesis challenged // Biol. Bull. – 1985. – **169**. – P. 431–448.
- Timko P.L. Sand dollars as suspension feeders: a new description of feeding in *Dendraster excentricus* // Biol. Bull. – 1976. – **151**(1). – P. 247–253.
- Truby E.W. Preparation of single-celled marine dinoflagellates for electron microscopy // Microscopy Res. and Techn. – 1997. – **36**. – P. 377–340.
- Witkowski A. Diatom flora of marine coasts // Iconographia Diatomologica. Vol. 7. – Ruggell, Königstein: A.R.G. Gantner Verlag K.-G., 2000. – 925 p.

Поступила 14 апреля 2014 г.
Подписал в печать П.М. Царенко

REFERENCES

- Al-Yamani F.Y. and Saburova M.A., *Illustrate guide on the benthic diatoms of Kuwait marine environment*, Kuwait Inst. Sci. Res., Safar, 2011.
- Begun A.A. and Zvyagintsev A.Yu., *Izv. TINRO*, 174:1–13, 2013.
- Begun A.A., *Algologia*, 23(3):1–23, 2013.
- Bell B.M. and Frey R.W., *J. Paleontol.*, 43(2):553–560, 1969.
- Biryulina M.G., *Voprosy gidrobiologii v nekotorykh rayonakh Tikhogo okeana*, Vladivostok, pp. 22–32, 1972. [Rus.]
- Chepurnov V.A., *Zool. zhurn.*, 66(7):1005–1012, 1987.
- Diatomovye vodorosli SSSR. Iskopaemye i sovremennyye*, Nauka, Leningrad, Vol. 1, 1974. [Rus.]
- Elkin Yu.N., Maksimov S.O., Safronov P.P., Zvereva V.P., and Artyukov A.A., *Dokl. RAN*, 446(4):297–299, 2012.
- Elkin Yu.N., Safronov P.P., Artyukov A.A., and Karabtsov A.A., *Dokl. RAN*, 453(4):461–465, 2013.
- Kuylenstierna M., *Benthic Algal Vegetation in the Nordre Älv Estuary (Swedish West coast)*, Dep. Mar. Bot. Univ. Göteborg-Sweden, Vol. 1, 1989–1990.
- Lange-Bertalot H., *Nova Hedw. (Braunschweig)*, 33:723–787, 1980.
- Levkov Z., *Diatoms of Europe: Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats*, A.R.G. Gantner Verlag K.-G., Ruggell, Vol. 5, pp. 5–916, 2009.
- Martin R. and Quigg A., *Geosciences*, 2:130–146, 2012.
- Mooi R., *Zoomorphology*, 106(4):212–223, 1986.
- Round F.E., Crawford R.M., and Mann D.G., *The diatoms. Biology & Morphology of the Genera*, Cambridge, pp. 125–129, 1990.
- Round F.E., *Oceanogr. Mar. Boil. Ann. Rev.*, 9:83–139, 1971.
- Ryabushko L.I., *Mikrofitobentos Chornogo morya*, EKOSI-Gidrofizika, Sevastopol, 2013. [Rus.]
- Ryabushko L.I., Babich I.N., Ryabushko V.I., and Smirnova L.L., *Algologia*, 14(1):48–61, 2004.

- Ryabushko L.I., *Diatomovye vodorosli verkhney sublitorali severo-zapadnoy chasti Yaponskogo morya, Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk*, Sevastopol, 1986. [Rus.]
- Spetnitskaya N.A., Gogorev R.M., and Ivanov M.V., *Tez. dokl. VIII nauch. sessii MBS*, Saint-Petersburg State Univ., Saint-Petersburg, 2007. [Rus.]
- Telford M., Mooi R, and Harold A.S., *Biol. Bull.*, 172:324–336, 1987.
- Telford M., Mooi R., and Ellers O., *Biol. Bull.*, 169:431–448, 1985.
- Timko P.L., *Biol. Bull.*, 151(1):247–253, 1976.
- Truby E.W., *Microscopy Res. and Techn.*, 36:377–340, 1997.
- Tsikhon-Lukanina E.A., *Okeanologiya*, 22(6):1016–1020, 1982.
- Witkowski A., *Iconographia Diatomologica*, Vol. 7, A.R.G. Gantner Verlag K.-G., Ruggell; Königstein, 2000.

ISSN 0868–8540. *Algologia*. 2015, 25(3):252–264 <http://dx.doi.org/10.15407/alg25.03.252>

A.A. Begun¹, Yu.N. Elkin²

¹A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology of the Far East Branch of the RAS,
17, Palchevsky St., Vladivostok 690041, Russia
e-mail: andrejbegun@yandex.ru

²G.B. Elyakov Pacific Institute of Bioorganic Chemistry of the Far East Branch of the RAS,
159, Prospect 100 let Vladivostoku, Vladivostok 690022, Russia
e-mail: yurielkin@piboc.dvo.ru

THE ROLE OF *BACILLARIOPHYTA* IN FEEDING OF CLYPEASTEROIDS
SCAPHECHINUS MIRABILIS (AGAZZIS, 1863) AND *ECHINARACHMUS PARMA*
(LAMARCK, 1818) (*ECHINOIDEA*, *CLYPEASTEROIDA*)

Algal flora of the coarse-grained sandy substrate and faeces of clypeasteroids *Scaphechinus mirabilis* (Agazzis, 1863) and *Echinarachmus parma* (Lamarck, 1818) living in Troitsa Bay, Sea of Japan, were studied. A total of 50 species of microalgae were recorded, most of them (42) belong to *Bacillariophyta*. In the clypeasteroids faeces, diatoms were less diverse (27 species) when compared with a sandy substrate (50); most of the cells had chloroplasts, which provided evidence for selection of the clypeasteroids during feeding. High similarity of algae flora in *S. mirabilis* and *E. parma* faeces (0.97) indicated the similarity in food specialization of these clypeasteroids sharing the same ecological niche. The data largely confirmed the assumption of the essential role of diatoms in the feeding of clypeasteroid *S. mirabilis*.

Key words: Clypeasteroids, feeding, faeces, algal flora, *Bacillariophyta*, Japan Sea.