

УДК 577.472

Систематика и хорология донных беспозвоночных дальневосточных морей. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981, 92 с.

В сборнике даны результаты таксономических и фаунистических исследований разных групп донных беспозвоночных из различных районов Тихоокеанского побережья СССР. Описаны состав и зонально-географические особенности фауны изопод сублиторали Командорских островов, полихет и брюхоногих моллюсков литорали Сахалина, новый вид свободноживущих нематод из сублиторали Татарского пролива. Дан анализ некоторых экологических характеристик *Idotea ochotensis*, состава и особенностей распределения фауны амфипод на литорали бух. Витязь (Японское море). Проведена таксономическая ревизия рода *Siliatocardium* (двустворчатые моллюски). Рассмотрены науплиальные стадии *Balanus rostratus eurostratus*. Приведены результаты подводных экспериментов и наблюдений за питанием дальневосточного трепанга, на основе чего предложена реализованная на ЭВМ модель динамики использования трепангом ресурсов кормовой площади.

Ответственный редактор А. И. КАФАНОВ

Издано по решению
Редакционно-издательского совета
Дальневосточного научного центра АН СССР

**ДИНАМИКА ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫМ
ТРЕПАНГОМ РЕСУРСОВ КОРМОВОЙ ПЛОЩАДИ**

В. С. Левин, Е. И. Скалецкая

Лаборатория хорологии Института биологии моря ДВНЦ АН СССР,
лаборатория математического моделирования экологических систем Института
автоматики и процессов управления ДВНЦ АН СССР, Владивосток

Дальневосточный трепанг *Stichopus japonicus* по типу питания (собирающий детритофаг-грунтоед) представляет собой уникальное явление среди промысловых видов животных, обитающих в верхних горизонтах шельфа морей нашей страны. Вопросы динамики питания трепанга и других видов щитовиднощупальцевых голотурий совершенно не разработаны. Литература по освоению животными ресурсов кормовой площади вообще крайне скудна. Эксперименты, подтверждающие зависимость интенсивности потребления пищи от ее запасов, выполнены преимущественно на позвоночных. В классической работе В. С. Ивлева [1955] показано, что интенсивность питания и затраты энергии на сбор корма у рыб отчетливо зависят от концентрации доступной им пищи. На многих видах травоядных млекопитающих установлено [Абатуров, 1979], что количество корма, которое успевают собрать животные, уменьшается почти пропорционально уменьшению запаса корма.

Сведения об интенсивности питания щитовиднощупальцевых голотурий ограничиваются данными об общем количестве перерабатываемых этими животными осадков и скорости прохождения пищи через кишечник [Crozier, 1918; Yamanouchi, 1929; Choe, 1963; Powell, 1977; и др.] и гранулометрическом составе пищевых частиц [Yamanouchi, 1956; Glynn, 1965; Bakus, 1973; Roberts, 1979; Левин, 1979]. Какие-либо данные о динамике питания дальневосточного трепанга в естественных условиях в литературе отсутствуют.

Была поставлена задача проанализировать факторы, влияющие на рацион¹ дальневосточного трепанга и величину используемой этим видом кормовой площади.

Материал и методика

Материалом для работы послужили результаты подводных наблюдений и экспериментов, выполненных в 1971—1980 гг. на нескольких участках зал. Петра Великого Японского моря. Наблюдения выполняли на глубинах 0,5—40 м с использованием стандартного легководолазного снаряжения [Левин, 1976, 1978]. Летом 1978 г. в бух. Витязь на 9 полигонах, различающихся гидрологическими условиями и характером грунта, были проведены детальные наблюдения за питанием 29 взрослых

¹ Использование термина «рацион» применительно к животным-грунтоедам, у которых основную часть содержимого кишечника составляет неорганический материал, связано со значительными трудностями. В настоящей работе под рационом понимается общее количество заглатываемых в единицу времени частиц независимо от их генезиса.

особей дальневосточного трепанга. Регистрировали маршруты движения; объем грунта, содержащегося в кишечнике; объем, количество и длину выделенных фекальных комочков. Общее время этой серии подводных наблюдений около 195 ч. Для выяснения изменений пищевой активности дальневосточного трепанга в разное время суток была выполнена круглосуточная серия наблюдений за 5 особями трепанга.

Размер животных значительно варьировал, поэтому для обеспечения сравнимости данных их пересчитывали на «условного трепанга» с массой кожно-мышечного мешка 100 г. При этом принимали, что объемные параметры (объем грунта в кишечнике и часовой объем фекалий) пропорциональны массе тела, линейные (скорость движения и длина фекальных комочков) — корню кубическому из этой величины, а частота выделения фекалий не зависит от размера голотурий.

Результаты и обсуждение

Величина необходимой для обеспечения нормального питания дальневосточного трепанга кормовой площади определяется комплексом факторов, из которых основными являются размер тела, ширина полосы захватываемого субстрата, скорость переваривания пищи, траектория и скорость движения, плотность населения животных на участке, характер распределения кормового ресурса, скорость восстановления использованного ресурса, общая кормовая стратегия отдельных особей и группы в целом. Некоторые из этих показателей доступны для прямого измерения, тогда как о других имеется только косвенная информация.

Ритм питания. Пищевая активность дальневосточного трепанга и количество содержащегося в кишечнике этой голотурии грунта подвержены значительным сезонным изменениям. В зал. Петра Великого максимальное наполнение кишечника отмечается в апреле — начале марта. При повышении температуры воды наполнение кишечника снижается; минимальная величина наблюдается в августе, когда большинство взрослых особей находится в состоянии летнего гипобриоза.

Дальневосточный трепанг питается непрерывно, днем и ночью, на что впервые обратил внимание еще Т. Яманути [Yamanouchi, 1929; 1942]. Сравнение наполнения кишечника в разное время суток у одной и той же особи трепанга по понятным причинам выполнить практически невозможно, поэтому приходится использовать данные, относящиеся к разным животным из одной выборки (табл. 1). Несмотря на это, можно с достаточной уверенностью утверждать, что наполнение кишечника в течение суток остается неизменным. Примерно постоянную в течение суток двигательную (а, следовательно, и связанную с ней пищевую) активность дальневосточного трепанга показали и прямые суточные наблюдения за его перемещением (табл. 2).

Траектория движения. На ровном грунте движение дальневосточных трепангов носит, по-видимому, случайный характер. Какое-то время они движутся по прямой, затем более или менее резко сворачивают в сторону. Попадая на вытянутые неровности рельефа — выступающие из песка камни, границу зарослей морских трав, трещины в скалах и др., — трепанги некоторое время движутся вдоль них, но затем, как правило, сворачивают в сторону (рис. 1). При этом животные более или менее часто пересекают собственную полосу выедания.

Толщина захватываемого слоя зависит от типа и размера частиц на поверхности осадка [Левин, 1981]. Селективность отбора частиц очень незначительна и в ряде случаев отсутствует. Общая толщина захватываемого осадка на конкретных участках маршрута определяется толщиной питательного слоя субстрата. Если она меньше толщины ротового захвата, щупальца снимают только один слой субстрата

Таблица 1

Интенсивность питания дальневосточного трепанга на грунтах разного типа ($M \pm m$)

Дата	Грунт	Масса кожно-мышечного мешка, г	Скорость движения, см/ч	Объем грунта в кишечнике, см ³	Фекалии, выделяемые за 1 ч		
					Объем, см ³	кол-во	длина, см
18.VII	Ил	117±2	4,3±1,2 4,1±1,1	11,5±2,8 9,7±2,3	2,5±0,3 2,1±0,2	3,6±0,4	—
7.VIII		128±11	9,6±1,3 8,8±1,2	7,5±0,1 5,9±0,1	3,0±0,4 2,3±0,3	2,3±0,4	12,0±1,6 11,0±1,5
	В среднем на иле		8,2±1,2 7,5±1,1	9,9±1,8 8,2±1,6	2,7±0,2 2,2±0,2	2,8±0,3	12,0±1,6 11,0±1,5
3.VIII	Песок	188±17	16,8±3,5 13,8±2,9	10,7±1,4 5,7±0,8	3,1±0,4 1,6±0,2	2,9±0,3	12,9±1,1 10,5±0,9
4.VIII		150±10	30,3±6,1 26,4±5,3	8,5±2,0 5,7±1,3	2,1±0,4 1,4±0,2	3,0±0,4	10,1±1,4 8,8±1,2
	В среднем на песке		21,8±3,4 18,5±2,9	9,8±1,2 5,7±0,5	2,7±0,3 1,5±0,2	2,9±0,2	11,8±0,9 9,8±0,7
20.VII	Песок с камнями	165±27	3,3±0,3 2,8±0,2	8,2±1,7 5,0±1,0	3,2±0,6 1,9±0,4	3,0±0,3	13,0±2,0 11,0±1,7
31.VII		110±19	6,7±1,8 6,5±1,7	6,7±1,2 6,1±1,1	2,4±0,6 2,2±0,5	3,8±0,3	18,5±3,5 18,0±3,4
3.VIII		143±21	10,1±2,0 8,9±1,8	6,9±1,4 4,8±1,0	2,1±0,3 1,5±0,2	3,1±0,5	10,5±0,9 9,3±0,8
22.VIII		137±3	25,8±3,7 23,3±3,3	7,9±2,7 5,8±2,0	4,2±0,4 3,1±0,3	3,5±0,3	17,4±2,1 15,6±1,9
22.VIII		110±19	6,8±1,4 6,6±1,4	4,0±0,4 3,6±0,4	2,2±0,3 2,0±0,3	3,6±0,4	13,2±1,5 12,8±1,5
	В среднем на песке с камнями		11,6±1,6 10,6±1,4	7,0±0,8 5,1±0,5	3,0±0,2 2,2±0,2	3,4±0,2	14,0±0,9 12,8±0,8
	В среднем на трех типах грунта		14,3±1,5 12,6±1,3	8,3±0,7 5,9±4,8	2,8±0,2 2,0±0,1	3,2±0,1	13,1±0,6 11,7±0,6

и следующий акт захвата проводится на соседнем участке; если больше — захват повторяется на том же участке и снимается следующий слой. На локальных участках дна, где благоприятное сочетание гидродинамических, топографических и геоморфологических факторов приводит к значительному увеличению толщины питательного слоя, щупальца голотурий могут выработать довольно глубокий «карьер».

Ширина полосы выедания. Общая конфигурация полосы определяется размерами трепанга и конкретной обстановкой на донном участке. При питании на ровном субстрате животное значительное время остается на одном месте, изгибая только переднюю половину тела. Очистив участок грунта в непосредственной близости от себя, трепанг передвигается вперед на $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ длины тела, и цикл повторяется. Очищенная при этом площадь имеет конфигурацию цепочки связанных друг с другом секторов. При питании в щелях, трещинах, а также на ровном грунте с небольшой толщиной питательного слоя очищенная площадка имеет форму более или менее извилистой полосы, ширина которой примерно равна ширине тела трепанга (включая боковые выросты).

Скорость движения. Определение зависимости скорости движения дальневосточного трепанга от рельефа и типа грунта является решающим условием правильного понимания пищевой стратегии этого вида. На отдельных участках маршрута скорость значительно различается (табл. 1), и в каждом отдельном случае весьма трудно установить, каким образом она связана с кормовыми условиями участка. В то же время средние величины, полученные в результате значительного числа наблюдений, показывают, что на илистых грунтах с по-

Расстояние, проходимое дальневосточным трепангом

№ особи	Масса тела, г	Объем содержимого кишечника, см ³	Время суток									
			12.20—14.00	14.00—15.30	15.30—17.00	17.00—18.30	18.30—20.00	20.00—21.30	21.30—1.00	1.00—2.30	2.30—4.00	4.00—5.30
1	150	8,0	25	20	50	35	20	20	62	35	7	43
2	190	9,0	40	6	5	15	20	18	8	21	40	59
3	140	8,9	40	43	25	25	39	50	66	3	5	13
4	130	5,0	25	33	23	35	20	5	40	35	25	17
5	160	9,6	7	7	0	4	7	9	29	31	5	19
В среднем за 1 ч			18	15	14	15	14	14	12	17	11	20

вышенным содержанием органического вещества скорость движения животных достоверно ниже, чем на песчаных и смешанных.

Этот вывод подтверждается и другими данными. Расположение фекальных комочков на грунте показывает, что объемы субстрата, собираемого с одинаковой площади на разных участках, различаются. Однако характер распределения фекалий на грунте сам по себе отражает только распределение пищевого слоя по площадке и не позволяет утверждать наличие обратной зависимости между скоростью движения животных и толщиной питательного слоя (нетрудно убедиться, что такая же картина будет наблюдаться и в случае равномерного движения голотуррий при условии, что при максимальной скорости движения и постоянном разовом захвате щупальцами частиц объем собираемого в единицу времени субстрата не превышает пропускной способности кишечника). Существенно, что при питании трепанга часовые объемы пропускаемого через кишечник грунта относительно постоянны (табл. 1). Такая стабильность может реализоваться только при ускорении движения на участках с тонким питательным слоем и замедлением на «богатых» участках. При принятом выше допущении, что разовый объем захватываемых щупальцами частиц постоянен независимо от типа грунта, такое уменьшение скорости легко объяснить необходимостью многократного повторения акта захвата.

Несколько раз в природных условиях наблюдали движение дальневосточных трепангов по дну с очень высокой скоростью — до 11 см/мин. Можно предположить, что, по крайней мере в некоторых случаях, это связано с поисками «кормных» участков. В аквариальных условиях молодые трепанги, попав на участки грунта, почти лишённые слоя осажённой взвеси, начинали вести себя очень активно, резко изгибали тело и даже перекатывались, пока не попадали на участок с толстым питательным слоем.

Плотность населения. Пищевое поведение дальневосточных трепангов на участках с разной плотностью населения заметно не различается. Можно допустить, что пока обилие не превысит определенного предела, площадь очищаемого участка прямо пропорциональна плотности населения на нем трепангов.

Миграции. Собственные наблюдения и сообщения водолазов-промысловиков показывают, что взрослые дальневосточные трепанги могут совершать довольно значительные перемещения, не связанные с летним уходом в убежища. Однако без массового крупномасштабного мечения, которое никем для дальневосточного трепанга не проводилось, установить действительные масштабы таких миграций невозможно.

Скорость восстановления кормового ресурса. По-

Таблица :
в течение суток (см)

5.30—7.00	7.00—8.30	8.30—10.00	10.00—11.30	11.30—13.00	Общее расстояние, см
31	0	18	35	64	465
34	2	3	0	0	271
10	16	40	38	55	468
31	42	82	32	18	463
16	2	6	0	0	142
16	8	20	14	18	

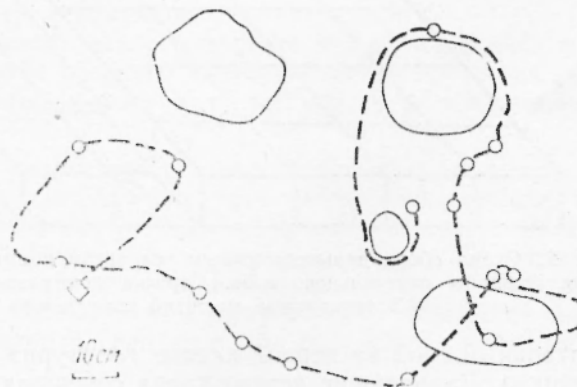
требляемый дальневосточным трепангом верхний слой грунта, обогащенный органическим веществом, через определенное время полностью восстанавливается. К сожалению, объективные данные об интенсивности этого процесса отсутствуют. По-видимому, процесс восстановления кормового слоя определяется скоростью осадко-накопления и детритообразования, а также процессами деструктирования фекальных комочков трепанга и реколонизации их микроорганизмами. Фекалии трепанга представляют собой слегка связанные слизистыми выделениями кишечника цилиндры из частиц

грунта и детрита; через 0,5—2 сут (в зависимости от типа грунта и подвижности воды) они полностью разрушаются.

Стратегия питания. У животных, питающихся периодически, обычно реализуется один из двух типов оптимальной стратегии — максимизация энергетического дохода или минимизация времени питания [Covich, 1976; Norberg, 1977; Belovsky, 1978; и др.]. Для видов с непрерывным питанием, к которым относится дальневосточный трепанг, стратегия второго типа заведомо неприемлема. Реализация стратегии

Рис. 1. Маршрут движения особи дальневосточного трепанга массой тела 165 г в течение суток (9—10 августа 1978 г.). Начало наблюдения в 12.00; отметки производились в среднем через 1,5 ч.

Квадратом обозначено начало маршрута, сплошными линиями показаны валуны



максимизации энергии у трепанга затруднена или даже невозможна в связи с отсутствием органов чувств, позволяющих дистанционно оценивать качество субстрата.

Несомненно, что пищевая ценность для трепанга различных осадков неодинакова. К сожалению, в большинстве случаев мы не в состоянии даже приблизительно оценить, каким критериям должен удовлетворять субстрат, потребляемый трепангом. Полевые наблюдения показывают, что, по-видимому, более предпочтительны осадки с высоким содержанием органического вещества. В то же время наполнение кишечника особей дальневосточного трепанга на участках с грунтами разного типа, как показано выше, почти не различается.

Нами принято, что оптимальная стратегия питания дальневосточного трепанга на грунтах любого типа состоит в максимизации объема пропускаемого через кишечник кормового субстрата (W_n), причем

$$W_n \leq W_{max},$$

где W_{max} — максимальный для данного времени года объем содержимого кишечника.

В результате анализа данных, характеризующих динамику питания дальневосточного трепанга, была построена модель использования кормовых ресурсов донного участка. При этом питание трепанга было представлено следующим образом. Площадка дна размером $b \times b$ см² разбита на элементарные площадки (клетки) размером $a \times a$ см², причем $k = b/a$ — целая константа. По площадке перемещается особь трепанга, имеющая размер тела a см. Этот размер соответствует ширине тела животного, и предполагается, что оно целиком занимает одну из клеток (фактически там находится только передний конец тела). Использование не абсолютных размеров тела, а их отношения к величине площадки позволяет распространить полученные зависимости на особей любого размера.

Площадка равномерно покрыта питательным слоем толщиной $h_0 = 1$, энергетическая ценность которого принята одинаковой для всей площадки; разница в величине усилий, затрачиваемых на его сбор, сказывается только на физиологическом состоянии голотурий и темпах их роста. При перемещении по площадке трепанг полностью собирает питательный слой в тех клетках, на которые попадает (рис. 2). Собранный

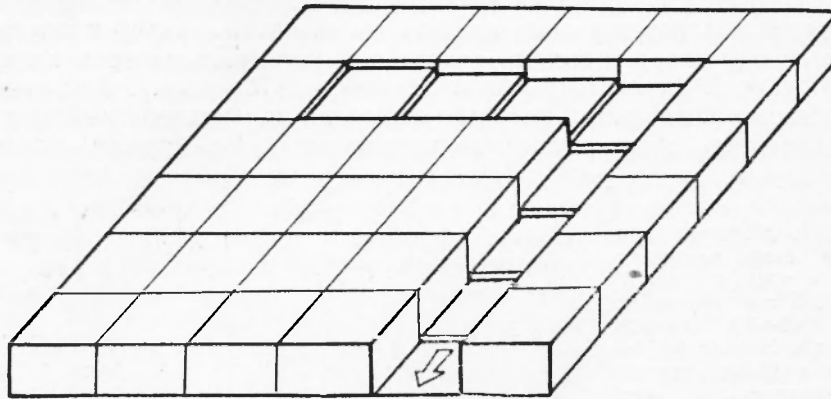


Рис. 2. Схема сбора дальневосточным трепангом корма с площадки и восстановления толщины питательного слоя. Стрелка показывает направление движения. Вертикальный масштаб значительно увеличен

питательный слой на первой клетке, голотурия перемещается на любую соседнюю. Дальнейшие перемещения совершаются по следующему случайному закону: с максимальной вероятностью P_1 сохраняется прежнее направление, с вероятностью P_2 происходит поворот на 45° вправо или влево (равновероятно), с вероятностью $P_3 = P_1 - P_2$ — на 90° (также равновероятно). В случае, когда очередная выбранная клетка является граничной, она заменяется ближайшей неграничной. Пример реализованного с помощью ЭВМ маршрута движения дальневосточного трепанга показан на рис. 3.

На «поедание» питательного слоя в каждой клетке затрачивается время

$$t = \frac{1}{v_e} \cdot \frac{h}{h_0},$$

где h — толщина питательного слоя, v_e — константа, имеющая смысл скорости, принимает значения из промежутка 0,03—0,2.

Время очистки максимально заполненной клетки постоянно и равно $1/v_e$. Время «холостого» перемещения из клетки в клетку принято постоянным и равным $t_{лв.} = 1/v_{лв.}$. Скорость $v_{лв.}$, исходя из максимально наблюдаемой скорости движения дальневосточного трепанга, принимает значения из промежутка 2; 3.

На очищенных животным клетках питательный слой полностью восстанавливается с постоянной скоростью; за промежуток времени τ он достигает первоначальной высоты h_0 и далее не увеличивается. Скорость восстановления выбиралась из промежутка 1; 5; 10; ... 45 сут. При движении трепанг может попасть в клетку, где он уже побывал. Толщина h восстановившегося слоя в ней зависит от времени, прошедшего с момента предыдущего пребывания в этой клетке. Через некоторое достаточно продолжительное время между процессами потребления и восстановления пищевого ресурса наступает равновесие, и потребление устанавливается на стационарном уровне $\kappa=1$. Были также просчитаны режимы неполного насыщения при $\kappa=0,75$ и $0,5$.

Используя приведенные допущения, создали имитационную модель движения дальневосточного трепанга [Левин, Скалецкая, 1981], с помощью которой вычисляли математическое ожидание числа попаданий в уже пройденные клетки $M(n)$ и среднего числа шагов между двумя последовательными попаданиями в одну и ту же клетку в зависимости от числа шагов $d(n)$.

Для упрощения по сравнению с имитационной моделью описания движения эти же характеристики были вычислены аналитически, а затем некоторые параметры в полученных формулах были изменены введением поправочных коэффициентов с целью максимального совпадения кривых, построенных по аналитическим формулам и полученных в машинном эксперименте. Найденные выражения позволили вычислить рацион дальневосточных трепангов при переходном и стационарном режимах питания.

Были выполнены расчеты размеров площади, необходимой для обеспечения определенной степени насыщения, а также плотности посадки голотурий на единицу площади, основанные на сочетании 15 уровней скорости восстановления кормового ресурса, 3 уровней скорости питания и 3 — степени насыщения (всего 150 сочетаний). Сочетания, дающие максимально возможные реальные значения плотности населения, приведены в табл. 3. Таблица показывает, что одинаковые значения плотности могут быть достигнуты при сочетании различных значений факторов.

Модель позволяет получить и ориентировочные величины любого из неизвестных параметров при известных остальных и в частности, оценить скорость восстановления кормового ресурса, практически не поддающуюся прямому измерению.

При подготовке данных для модели были сделаны значительные упрощения, что не могло не сказаться на ее точности. В то же время полученные зависимости позволяют дать ориентировочную оценку размеров площади, необходимой для обеспечения дальневосточного трепанга пищей, и повысить точность расчетов площадей расселения при культивировании этого вида.

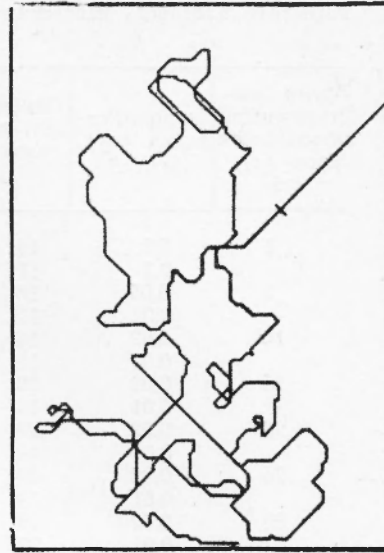


Рис. 3. Маршрут движения дальневосточного трепанга, построенный с помощью ЭВМ при $P_1=0,7$ и $P_2=0,2$. Начало движения с центра площадки

Таблица 3

Расчетная плотность населения дальневосточного трепанга на площадке, экз/м²

Время восстановления питательного слоя (τ), сут	Скорость питания (v _c), мшч ⁻¹	Относительный размер площадки (k)	Размер тела, см				
			1	2	3	4	5
1	0,2	16	39,1	9,8	4,3	2,4	1,6
	0,1	11	82,6	20,7	9,2	5,2	3,3
5	0,05	18	30,9	7,7	3,4	1,9	1,2
	0,02	11	82,6	20,7	9,2	5,2	3,3
10	0,02	16	39,1	9,8	4,3	2,4	1,6
	0,01	11	82,6	20,7	9,2	5,2	3,3
15	0,02	20	25,0	6,3	2,8	1,6	1,0
	0,01	14	51,0	12,8	5,7	3,2	2,0
20	0,02	23	18,9	4,7	2,1	1,2	0,8
	0,01	16	39,1	9,8	4,3	2,4	1,6
25	0,02	26	14,8	3,7	1,6	0,9	0,6
	0,01	18	30,9	7,7	3,4	1,9	1,2
30	0,02	29	11,9	3,0	1,3	0,7	0,5
	0,01	20	25,0	6,3	2,8	1,6	1,0
35	0,02	31	10,4	2,6	1,2	0,7	0,4
	0,01	22	20,7	5,2	2,3	1,3	0,8

ЛИТЕРАТУРА

- Абатуров Б. Д. Биопродукционный процесс в наземных экосистемах (на примере экосистем пастбищных типов). М.: Наука, 1979, 130 с.
- Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955, 252 с.
- Левин В. С. Некоторые особенности биологии массовых видов голотурий (преимущественно тропической зоны): Автореф. дис... канд. биол. наук. Севастополь, 1976.
- Левин В. С. Использование кормовой площади дальневосточным трепангом. — В сб.: II всес. конф. по биологии шельфа. Севастополь, 1978: Тез. докл. Киев: Наукова думка, 1978, с. 63—64.
- Левин В. С. Состав пищевых частиц щитовиднощупальцевых голотурий верхней литорали Индоветнацифки. — Биол. моря, 1979, № 6, с. 20—27.
- Левин В. С. Дальневосточный трепанг. Владивосток: Дальневост. книжн. изд-во, 1981, 210 с.
- Левин В. С., Скалецкая Е. И. Метод определения рациона дальневосточного трепанга на подводных плантациях. — В сб.: Динамические модели и экология популяций. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 3—14.
- Bakus G. J. The biology and ecology of tropical holothurians. — In: Biology and geology of coral reefs, 2. Biology, 1, N. Y.: Acad. Press, 1973, p. 325—367.
- Belovsky G. E. Diet optimization in a generalist herbivore: the moose. — Theor. popul. Biol., 1978, v. 14, N 1, p. 105—134.
- Covich A. P. Analyzing shapes of foraging areas: some ecological and economic theories. — Annu. rev. ecol. and syst., Palo Alto, Calif., 1976, N 7, p. 235—257.
- Choe S. Biology of the Japanese common sea cucumber *Stichopus japonicus* Selenka. Tokyo: Kaibundo, 1963, 226 p.
- Crozier W. I. The amount of bottom material ingested by holothurians. — J. Exp. Zool., 1918, N 26, p. 379—389.
- Glynn P. W. Active movements and other aspects of the biology of *Astichopus* and *Lep-tosynapta* (Holothuroidea). — Biol. Bull., 1965, v. 129, N 1, p. 106—128.
- Norberg R. A. An ecological theory on foraging time and energetics and choice of optimal food-searching method. — J. Anim. Ecol., 1977, v. 46, N 2, p. 511—520.
- Powell E. N. Particle size selection and sediment reworking in a funnel feeders, *Lep-tosynapta tenuis* (Holothuroidea, Synaptidae). — Int. Revue ges. Hydrobiol., 1977, v. 62, N 3, p. 485—408.
- Roberts D. Deposit-feeding mechanisms and resource partitioning in tropical holothurians. — J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1979, N 37, p. 43—56.
- Yamanouchi T. Notes on the holothurian *Caudina chilensis* (J. Muller). — Sci. Rep. Res. Insts., Tohoku Univ. (Biology), 1929, N 4, p. 73—115.
- Yamanouchi T. Food habits of *Stichopus japonicus*. — J. Zool., 1942, v. 54, N 9, p. 344—346.
- Yamanouchi T. The daily activity rhythms of the holothurians in the coral reef of Palao Islands. — Publs. Seto Mar. Biol. Lab., 1956, v. 5, N 3, p. 45—60 (347—362).