

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
«ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ РЫБНОГО
ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ» ТИХООКЕАНСКИЙ ФИЛИАЛ ФГБНУ «ВНИРО»
(«ТИНРО»)

На правах рукописи



Чалиенко Мария Олеговна

РАЗМЕРНЫЙ СОСТАВ ПОСЕЛЕНИЙ И РОСТ СЕРОГО МОРСКОГО ЕЖА
(*STRONGYLOCENTROTUS INTERMEDIUS*) У БЕРЕГОВ ПРИМОРЬЯ
03.02.10 – гидробиология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
кандидат биологических наук
Е.Э. Борисовец

г. Владивосток
2021г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	9
1.1 Физико-географическая характеристика северо-западного побережья Японского моря (от мыса Поворотный до мыса Золотой)	9
1.2 Основные сведения по биологии <i>S. intermedius</i>	18
1.3 Размер и возраст <i>S. intermedius</i> при наступлении половой зрелости	24
1.4 Оценка валидности метода определения возраста морских ежей по регистрирующим структурам	25
1.5 Размерная структура скоплений <i>S. intermedius</i>	28
ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА	31
2.1 Материал	31
2.2 Методики	36
ГЛАВА 3 РАЗМЕРНЫЙ СОСТАВ СКОПЛЕНИЙ <i>S. INTERMEDIUS</i> В ПРИБРЕЖЬЕ ОТ МЫСА ПОВОРОТНЫЙ ДО МЫСА ЗОЛОТОЙ	40
3.1 Выделение участков акватории, различающихся по размерному составу скоплений <i>S. intermedius</i>	40
3.2 Особенности размерного состава скоплений <i>S. intermedius</i>	51
ГЛАВА 4 ОСОБЕННОСТИ ГРУППОВОГО РОСТА <i>S. INTERMEDIUS</i> У БЕРЕГОВ ПРИМОРЬЯ	77
4.1 Групповой рост <i>S. intermedius</i>	77
4.2 Условия обитания <i>S. intermedius</i> в скоплениях с разными темпами роста.....	83
ГЛАВА 5 РЕТРОСПЕКТИВНЫЙ АНАЛИЗ РОСТА <i>S. INTERMEDIUS</i>	94
5.1 Особенности роста пластин панциря <i>S. intermedius</i> и некоторые аспекты методики определения возраста по зонам роста	94
5.2 Методика ретроспективной оценки роста <i>S. intermedius</i>	99
5.3 Индивидуальный рост <i>S. intermedius</i>	111
ГЛАВА 6 ВОЗРАСТ И РАЗМЕР <i>S. INTERMEDIUS</i> ПРИ НАСТУПЛЕНИИ ПОЛОВОЙ ЗРЕЛОСТИ В ПРИБРЕЖЬЕ ПРИМОРЬЯ	124
6.1 Возраст и размер наступления половозрелости <i>S. intermedius</i>	124
6.2 Размерно-половой состав	128
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	131
ВЫВОДЫ	134
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	135

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования

Серый морской еж *Strongylocentrotus intermedius* (А. Agassiz, 1863) – ценный промысловый объект, его гонады являются деликатесным продуктом в странах Азиатско-Тихоокеанского региона. У берегов Приморского края этот вид распространен почти повсеместно, создавая на подходящих субстратах скопления различной плотности. Условия обитания серых ежей неоднородны по степени гидродинамической активности, мезорельефу дна, качественному составу и обилию водной растительности, а также температурному режиму вод (Викторовская, Матвеев, 2000; Калинина и др., 2002; Викторовская и др., 2004; Чалиенко, 2017а, Чалиенко и др., 2018). Различия условий обитания обуславливают пространственное расхождение количественных показателей отдельных агрегаций особей *S. intermedius* у берегов Приморья. Одними из наиболее важных для оценки состояния скоплений гидробионтов являются показатели их размерного состава и роста.

Для многих видов по размерному составу в той или иной степени можно судить о пополнении, темпах роста, смертности, возрастном составе поселений. С размерами животных также связаны их многие другие физиологические и репродуктивные характеристики. По данным ежегодных учетных съемок Тихоокеанского филиала «ВНИРО» («ТИНРО») отмечено, что в прибрежье северного Приморья для скоплений серых ежей характерна значительная пространственная неоднородность размерного состава. Так, на некоторых акваториях постоянно преобладают ежи промысловых размеров, а в других районах, наоборот, в основном встречаются мелкоразмерные особи (Борисовец и др., 2000; Викторовская, Седова, 2000). Несмотря на довольно длительный период промысловой эксплуатации скоплений *S. intermedius* (более 30 лет), определение участков, различающихся по размерному составу ежей в районе от мыса Поворотный до мыса Золотой, до сих пор не выполнено.

Также актуальной проблемой в исследовании *S. intermedius* является слабая изученность локальных особенностей их роста, что при прогнозировании промыслового запаса приводит к неверным оценкам. Как было отмечено выше, у берегов Приморья существуют крупные скопления серых ежей, в которых постоянно преобладают особи непромысловых размеров. Мелкоразмерные ежи могут быть представлены молодью, также можно предположить, что мелкие особи являются тугорослыми. Для разделения молодежи и тугорослых особей нужно определить их возраст и на основе полученных данных провести сравнительный анализ группового роста животных в различных поселениях.

Большой интерес представляют исследования индивидуальных особенностей роста гидробионтов. Для многих видов отмечается значительная изменчивость размеров среди

одновозрастных особей даже при содержании их в однородных условиях. В общеизвестной сводке о росте животных М.В. Мины и Г.А. Клевезаль (1976) подчеркиваются принципиальные отличия индивидуальных кривых роста животных от усредненной кривой группового роста. Одним из методов изучения роста отдельных особей является наблюдение за ними в лабораторных условиях. Однако проведение подобных работ очень трудоемко и требует наличия специального оборудования, кроме того, данные о росте животных в контролируемых условиях могут быть неприложимы к особям, обитающим в естественной среде. Для получения фактических данных о росте гидробионтов в естественной среде применяются методы ретроспективной оценки роста. В настоящее время размеры некоторых видов на каждом году жизни восстанавливаются с помощью обратного расчисления по размерам приростов (годовых колец) регистрирующих структур животных, либо рост оценивается путем непосредственных измерений годовых приростов этих структур. У правильных морских ежей годовые кольца четко прослеживаются на пластинках их панцирей. Однако пластинки имеют ряд специфических особенностей роста, которые не позволяют применить существующие методы ретроспективной оценки по аналогии, например, с чешуей и отолитами рыб или приростами раковин моллюсков. Таким образом, разработка методики ретроспективной оценки роста правильных морских ежей представляет собой отдельную задачу и до настоящего времени такая методика не разработана ни зарубежными, ни отечественными специалистами.

Помимо исследований особенностей роста и размерного состава скоплений, важное значение для рационального промысла *S. intermedius* имеют сведения о возрасте и размерах полового созревания молоди, необходимые для обоснования минимального промыслового размера. Имеющиеся литературные данные (Fuji, 1960; Гнездилова, 1971; Kawamura, 1973; Найденко, Дзюба, 1982; Найденко и др., 1982; Agatsuma, Momma, 1988) по этому вопросу довольно сильно различаются, что, вероятно, связано с локальными особенностями условий обитания ежей. В прибрежье Приморья (от мыса Поворотный до мыса Золотой) подобные работы не проводились.

Результаты перечисленных исследований — определение пространственно-временной динамики размерного состава скоплений и особенностей роста серых ежей, а также возраста и размеров особей при наступлении половой зрелости — необходимы для применения дифференцированного подхода при оценке состояния скоплений. Несмотря на объем литературы, посвященной изучению *S. intermedius*, эти аспекты биологии вида остались малоизученными, в связи с чем их исследование представляет большой научный и практический интерес. Следует отметить, что размерный состав скоплений и особенности роста серых морских ежей тесно взаимосвязаны, и для понимания закономерностей их изменчивости необходимо комплексное исследование этих параметров.

Степень разработанности темы

Наиболее полномасштабные исследования особенностей размерного состава скоплений *S. intermedius* на акватории от мыса Поворотный до мыса Золотой были проведены для южной и центральной частей северного Приморья – от мыса Поворотный до зал. Ольги (Борисовец и др., 2000) и от мыса Собора до мыса Елагина (Викторовская, Седова, 2000). Также в литературе есть сведения, характеризующие небольшие локальные поселения (Брегман, 2000; Павлючков и др., 2009). Работ, посвященных современному состоянию размерной структуры скоплений серых ежей у берегов Приморья, практически нет.

Особенности группового роста *S. intermedius* в прибрежье Приморья были изучены в зал. Восток (Селин, 1993а) и на акватории от мыса Поворотный до зал. Ольги (Брегман, 2000), где по размерно-частотным распределениям методом «вероятностной бумаги» устанавливали возрастной состав поселений. Данный метод имеет ряд ограничений, основным из которых является сложность выделения старших возрастных групп. В настоящей работе возраст серых морских ежей определялся инструментальным способом (по регистрирующим структурам). Этот метод изучения роста ежей часто применяется зарубежными авторами (Jensen, 1969; Dix, 1972; Sumich, McCauley, 1973; Nichols, 1985; Sime, 1985; Agatsuma, Momma, 1988; Gage, 1991, 1992; Lamare, Mladenov, 2000; Agatsuma, 2001; Blicher et al., 2007; Pederson, Johnson, 2008; Fraungruber et al., 2015 и др.) и позволяет довольно точно определять возраст особей, обитающих в верхнесублиторальной зоне средних широт. Ранее подсчет зон роста на пластинках панцирей серых ежей прибрежья Приморья проводился для скоплений в зал. Владимира (Соколов, 2006; Павлючков и др., 2009).

Индивидуальные особенности роста *S. intermedius* исследовались только в ходе лабораторных наблюдений (Найденко, Дзюба, 1982; Найденко, 1983, 1987). В.А. Брыковым (1981) разработана методика ретроспективной оценки роста плоских морских ежей, для правильных морских ежей подобные работы нам неизвестны.

Сведения по срокам и размерам наступления половой зрелости молоди *S. intermedius* в основном представлены данными японских ученых и характеризуют поселения ежей, обитающих в южной части Японского моря (Fuji, 1960; Kawamura, 1973; Agatsuma, Momma, 1988). В прибрежье Приморья эти параметры известны только для акваторий, расположенных южнее мыса Поворотный: Уссурийского залива (Гнездилова, 1971) и зал. Посьета (Найденко, Дзюба, 1982; Найденко и др., 1982).

Цель работы – дифференцировать скопления *S. intermedius*, различающиеся по размерному составу, и выявить закономерности роста ежей в прибрежье Приморья.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- 1) выделить акватории, различающиеся по размерному составу населяющих их ежей;

- 2) определить особенности размерного состава *S. intermedius* на каждом участке;
- 3) изучить групповой линейный рост в поселениях *S. intermedius*;
- 4) разработать методику оценки индивидуального линейного роста морских ежей по регистрирующим структурам;
- 5) выявить закономерности индивидуальной изменчивости роста;
- 6) определить возраст и размер *S. intermedius* при наступлении половой зрелости.

Научная новизна

1. Впервые на основе определения индивидуального возраста серых морских ежей по регистрирующим структурам получены количественные характеристики их группового линейного роста в различных скоплениях северо-западного побережья Японского моря (севернее мыса Поворотный).

2. Материалы данной работы дают целостное представление о пространственной организации размерной структуры скоплений и особенностях роста *S. intermedius* на всей акватории от мыса Поворотный до мыса Золотой, являющейся одним из основных районов промысла этого вида в Японском море. Кроме того, установлены некоторые закономерности изменчивости роста ежей в связи с условиями обитания. Ранее подобные исследования не проводились.

3. Впервые разработана методика ретроспективной оценки роста серых морских ежей. С помощью данной методики выявлены особенности индивидуального роста *S. intermedius*.

4. Выявлено, что размеры и возраст наступления половозрелости серых морских ежей в различных поселениях побережья Приморья существенно различаются. Отмечена взаимосвязь между темпами роста и размерами при наступлении половозрелости серых морских ежей.

Теоретическая и практическая значимость

Разработка методики ретроспективной оценки роста правильных морских ежей открывает широкие перспективы для изучения их роста. Полученные результаты по исследованию индивидуального роста, а также сроков и размеров полового созревания *S. intermedius* вносят существенный вклад в понимание закономерностей внутригрупповой изменчивости темпов роста животных.

Использование методики ретроспективной оценки роста *S. intermedius* позволит прогнозировать изменение их биологических характеристик с возрастом, а также оптимизировать сбор проб для исследования группового роста морских ежей. Результаты исследования темпов роста и размерного состава скоплений серых ежей послужат основой для применения дифференцированного подхода при оценке и прогнозировании промыслового запаса этого вида. Результаты определения возраста и размера *S. intermedius* при наступлении половой зрелости подтверждают обоснованность существующей промысловой меры.

Методология и методы диссертационного исследования

Методология данной работы базируется на применении как общенаучных методов исследования (общелогических, теоретических и эмпирических), так и частных методов гидробиологических исследований. К последним относятся методы определения возраста морских ежей (Jensen, 1969), анализа групповой и индивидуальной изменчивости их роста (Мина, Клевезаль, 1976; Максимович, 1989), определения полового и репродуктивного состава гидробионтов (Хотимченко и др., 1993).

Для оценки влияния абиотических и биотических факторов среды на рост серых морских ежей были подобраны стандартные методики исследования, включающие методы учета численности и качественного состава водной растительности (Броцкая, Зенкевич, 1939; Барашков, 1965; Блинова и др., 2003; Планирование..., 2005; Кулепанов, Жильцова, 2010), определения температурного режима воды (Викторовская, Матвеев, 2000), типа донных осадков и рельефа дна (Арзамасцев, Преображенский, 1990).

Статистический анализ осуществлялся с помощью пакета программ «Statistica». Применялись методы базовой статистики, анализ главных компонент, кластерный анализ.

Выносимые положения

1. Серый морской еж в прибрежье Приморья формирует ряд поселений, различающихся по размерному составу и темпам роста. В скоплениях, где постоянно преобладают особи непромыслового размера, их темпы роста снижены.

2. В пределах одного скопления среди одновозрастных ежей у наиболее крупных особей раньше происходит смена восходящей траектории прироста на нисходящую, что связано с достижением половой зрелости. В связи с более ранним началом снижения темпов роста такие особи достигают меньших предельных размеров.

3. Размеры достижения половозрелости *S. intermedius* тесно связаны с интенсивностью их роста. В поселениях с более высоким темпом роста значения этого показателя выше, чем с низким.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 работ. Из них 3 статьи в журналах, входящих в перечень ВАК.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, списка литературы, включающего 177 источника, из которых 49 иностранный. Работа изложена на 148 страницах, включает 60 рисунков и 19 таблиц.

Степень достоверности результатов

В настоящей работе применялись стандартные методы сбора и обработки материала, а также современные методы статистической обработки данных с использованием пакета программ «Statistica». Полученная в процессе проведения исследований информация дополнена

сведениями из 177 литературных источников. Приведенные в диссертации положения обеспечиваются большим объемом материала, собранного из разных районов обитания серых морских ежей.

Личный вклад автора

Чалиенко М.О. принимала участие в сборе материала для определения размерного состава, возраста и состояния гонад морских ежей во время проведения научно-исследовательских рейсов в 2013–2019 гг. вдоль северо-западного побережья Японского моря. Автором лично проведены анализ, обработка биологических данных, обобщение, осмысление результатов и сопоставление их с имеющимися литературными сведениями.

Апробация

Основные положения работы докладывались на V научно-практической конференции молодых ученых с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса» (Москва, 2017); на 21-й Международной Пущинской школе-конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века» (Пущино, 2017); на III научной школе молодых учёных и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, посвященной 140-летию со дня рождения К.М. Дерюгина (Москва, 2018); на VII научно-практической конференции молодых ученых и специалистов с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса (Москва, 2019); на годовых отчетных сессиях Тихоокеанского филиала «ВНИРО» («ТИНРО») по результатам выполнения программы рыбохозяйственных исследований в бассейне Японского моря (Владивосток, 2016, 2018, 2020).

Благодарности

Выражаю огромную благодарность своему научному руководителю к.б.н. Е.Э. Борисовцу за ценные указания и помощь в написании данной работы. Отдельно выражаю глубокую признательность к.б.н. М.В. Калининой за обучение методикам сбора и обработки материала по определению состояния гонад морских ежей. Сердечно благодарю д.б.н. А.И. Буяновского, д.б.н., профессора Ю.С. Решетникова, д.б.н. М.В. Мину, д.б.н. Е.П. Дулепову, к.б.н. Л.Г. Седову, Д.А. Соколенко и Е.Н. Дробязина за их критические замечания и ценные рекомендации. Также выражаю искреннюю признательность к.б.н. В.Н. Кулепанову и к.г.н. В.И. Матвееву за совместную работу при исследовании влияния факторов среды на рост *S. intermedius*, а также всем коллегам лаборатории промысловых беспозвоночных и водорослей за всестороннюю помощь, сбор материала и консультации.

ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Физико-географическая характеристика северо-западного побережья Японского моря (от мыса Поворотный до мыса Золотой)

1. Особенности береговой линии

Береговая линия северного Приморья относительно ровная, что объясняется ее продольным простиранием по отношению к складчатым и разрывным структурным элементам прилегающей суши, в частности горной системы Сихотэ-Алинь (рис. 1.1.1). Только там, где гряды гор тянутся под некоторым углом к береговой черте, изрезанность берегов увеличивается (от мыса Островной и южнее) (Истошин, 1959). Активному развитию процессов абразии в этом районе препятствует высокая прочность слагающих берег пород (граниты, гранодиориты, сиениты, базальты, туфы, порфиры и другие кристаллические породы) (Леонов, 1960) и меньшая по сравнению с берегами Японии и п-ова Корея волновая активность моря.

Побережье Приморья почти на всем протяжении гористое, в отдельных районах (бухты Неприметная, Милоградовка и др.) высота клифа превышает 80–100 м. Почти на всем протяжении берег приглубый (Люция..., 1984). Во многих местах побережье прорезано падами и долинами, по которым протекают ручьи и реки. В берег вдаются обширные заливы Ольги, Владимира и Рында, бухты Спокойная, Краковка, Успения, Киевка, Соколовская, Моряк-Рыболов, Зеркальная, Рудная, Русская и др. Бухты, как правило, не защищены от ветрового волнения.

По степени расчленения берега в пределах побережья северного Приморья с севера на юг выделяются три района: 1) от мыса Золотой до мыса Егорова; 2) от мыса Егорова до мыса Овсянкина; 3) от мыса Овсянкина до мыса Поворотный (Медведев, 1961). Для акватории от мыса Золотой до мыса Егорова в целом характерен ровный абразионный берег. Весь участок берега прорезан устьями многочисленных рек, однако на этом побережье нет глубоко вдающихся в сушу заливов или бухт. В самой северной части этого района, от мыса Золотой до мыса Гиляк, простирается участок аккумулятивного берега. Его происхождение обусловлено наличием многочисленных рек, впадающих в море в этом месте, среди которых наиболее крупные – Кабанья, Самарга, Единка и Желтая. Изобата 20 м проходит здесь на расстоянии 3 миль (5–6 км) от берега и лишь в районе мыса Бакланий она приближается почти вплотную к берегу (Медведев, 1961).

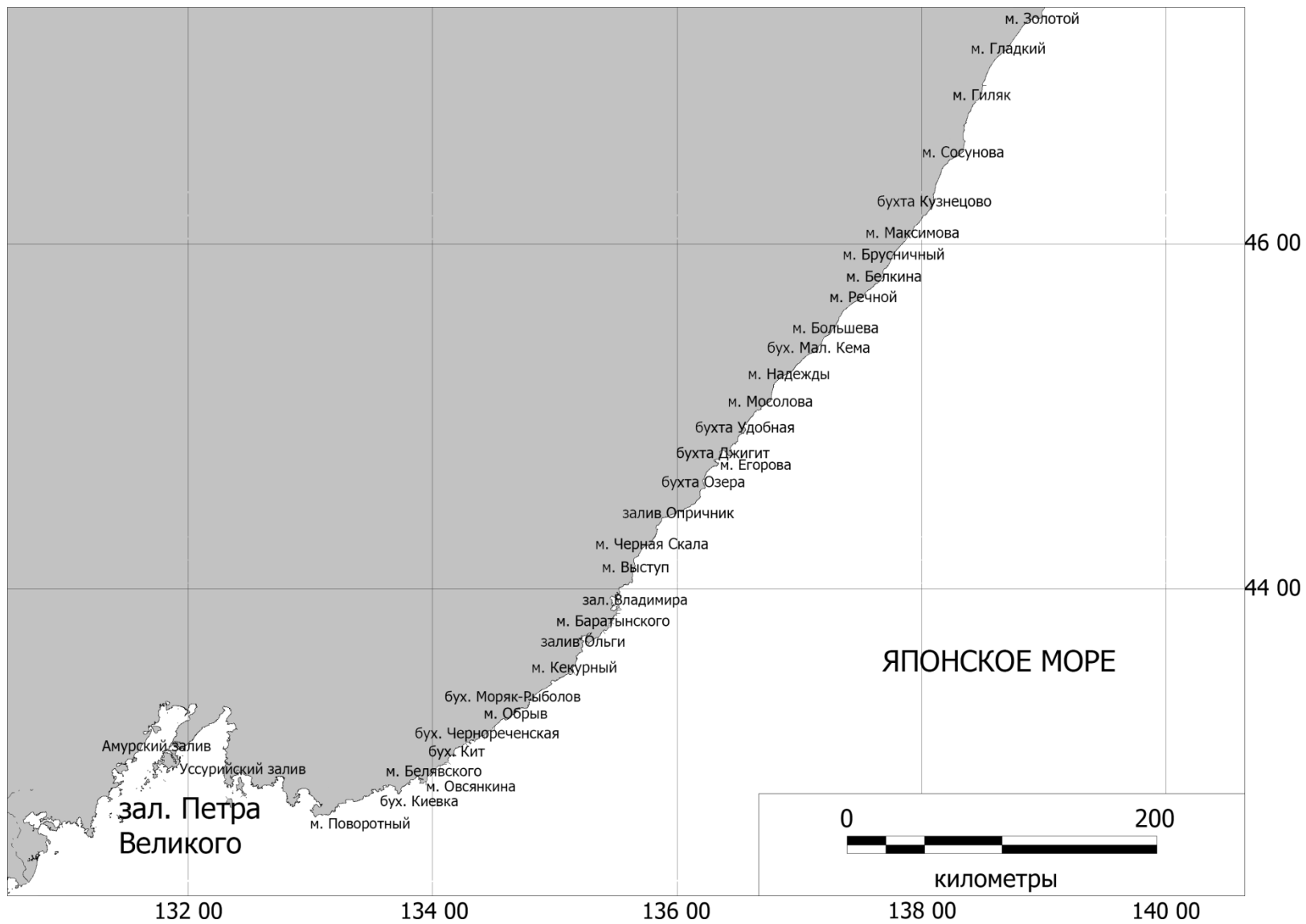


Рис. 1.1.1 Карта-схема северо-западного побережья Японского моря (от мыса Поворотный до мыса Золотой)

От мыса Гиляк до мыса Егорова берег опять становится преимущественно высоким, обрывистым, абразионным. Перед устьями таких крупных рек, как Светлая, Кузнецова, Амгу, Максимовка, Серебрянка, Великая Кема, Пещерная и др., берег становится аккумулятивным, однако береговая линия здесь остается довольно ровной и открытой. На всем описываемом участке побережья берег приглубый; 20-метровая изобата не отходит от него более чем на 1,5–2,0 км (Медведев, 1961).

Побережье от мыса Егорова до мыса Овсянкина представлено абразионно-бухтовым рельефом. В отличие от акватории от мыса Золотой до мыса Егорова, контур береговой линии данного района более сложный. Здесь расположено несколько укрытых от волнения заливов и широко открытых, но достаточно глубоко врезанных в сушу бухт (заливы Рында, Ольги, Владимира, бухта Валентина и др.) Заливы и бухты приурочены к устьям крупных рек, и их происхождение объясняется ингрессией моря в эрозионные долины рек (Медведев, 1961).

Для акватории от мыса Овсянкина до мыса Поворотный характерен сложно-расчлененный контур береговой линии. Берег изрезан многочисленными бухтами, происхождение которых обусловлено простираем основных геологических структур по отношению к общему направлению берега. Наиболее крупными на этом участке являются бухты Киевка и Соколовская. К западу от названных располагаются более мелкие бухты Успения, Спокойная, Краковка, Окуневая, Цуканова, Каплунова (Медведев, 1961).

2. Характеристики дна (грунт, уклон)

У побережья северного Приморья в основном распространены твердые грунты (камни, валуны, глыбы и булыжники). По данным Г.И. Викторовской с соавторами (2004) побережье от мыса Поворотный до мыса Золотой можно разделить на три района, различающихся по характеристикам дна и гидрологическим параметрам: южный (от зал. Ольги до мыса Поворотный), центральный (от зал. Ольги до мыса Белкина) и северный (от мыса Белкина до мыса Золотой). Все три района отличаются крутизной дна и характером грунтов. В отличие от центрального и северного участков на южном участке твердые грунты располагаются в основном в границах 10-метровой изобаты. Глубже преобладает песок, и в целом в пределах 20-метровой изобаты доля твердых грунтов здесь не превышает 50 % (Викторовская и др., 2004). Побережье этого района прорезано многочисленными долинами рек и ручьев – в местах их выхода берег окаймлен узкими песчаными или галечными пляжами. Средний уклон дна в пределах 20-метровой изобаты составляет 2,61°.

В центральной части северного Приморья (от мыса Белкина до зал. Ольги) на всем протяжении берег достаточно приглубый. Средняя крутизна дна в пределах 20-метровой изобаты составляет более 3°. В этом районе в границах 5-метровой изобаты доля твердых грунтов составляет 88 %, а глубже в пределах 20-метровой – 55 % (Викторовская и др., 2004).

К северу от мыса Белкина высота берега достаточно равномерно понижается, и севернее мыса Гиляк он становится низким. В целом 20-метровая изобата удаляется от берега на расстояние от 0,5 до 3,0 мили, и более 45 % площади в пределах 20-метровой изобаты занято участками с углом наклона менее 1° . Средний наклон дна здесь составляет $1,52^\circ$. Характерной особенностью северного района является наличие песчано-галечных пляжей протяженностью несколько километров, доля галечных грунтов здесь составляет 28 %. В целом доля площади, занимаемой твердыми грунтами в пределах 5-метровой изобаты, здесь ниже, чем в центральном и южном участках, – 78 %. С 5 до 20 м доля твердых грунтов снижается до 60 % (Викторовская и др., 2004).

3. Климат

Японское море находится в двух климатических зонах – субтропической и умеренной, в связи с чем гидрометеорологические условия в северной и южной частях моря довольно сильно различаются (Шунтов, 2001). Кроме того, для климата Японского моря характерны муссоны, что также обуславливает основные черты гидрологического режима моря (Истошин, 1959). Муссонная циркуляция определяется взаимодействием главных атмосферных центров над Северной Пацификой и Азией – Алеутского минимума, Гавайского максимума и Азиатского центра действия атмосферы (Шунтов, 2001). В теплые сезоны на Японское море распространяется воздействие Гавайского максимума, в связи с этим над морем наблюдается летний восточноазиатский муссон, направленный с юго-востока на северо-запад (Добровольский, Залогин, 1982). При летнем муссоне бывают большая относительная влажность, облачность и выпадает много осадков (Истошин, 1959). На севере моря температура воздуха повышается до $15\text{--}20^\circ\text{C}$, а на юге – до $25\text{--}30^\circ\text{C}$ (Шунтов, 2001).

С октября по март море испытывает влияние Сибирского антициклона и Алеутского минимума. В это время из-за большой разности давлений над сушей и морем с большой силой дуют северо-западные ветра с суши на море со скоростями $12\text{--}15$ м/с и больше (Добровольский, Залогин, 1982). Зимний муссон приносит с материка сильно охлажденный и бедный влагой воздух. В результате на западных берегах Японского моря устанавливается морозная и безоблачная погода, а на юго-восточных – влажная и пасмурная. В северной материковой части моря температура воздуха составляет около минус 20°C , а на юге – плюс 5°C (Шунтов, 2001).

Самым холодным месяцем в Японском море и у его берегов считается январь, а самый теплый месяц август (Истошин, 1959). В западной части Японского моря максимум осадков бывает при летнем муссоне – на севере моря в августе, а на юге в районе порта Пусан – в июле; а минимум при зимнем муссоне в январе, реже в феврале или в декабре. При этом меньше всего осадков выпадает в северо-западной части Японского моря, в зал. Петра Великого (Истошин, 1959).

4. Структура вод шельфа Приморья

Режим вод на шельфе Приморья (примерно между 42 и 46° с.ш.) имеет существенные особенности, обусловленные как близостью берега, так и спецификой океанологических процессов на малых глубинах. Ю.И. Зуенко (1994) выявлено три зоны, различающиеся по преобладающим типам вертикальных термических структур вод шельфа Приморья: прибрежная, шельфовая и морская.

Для прибрежной зоны характерна наибольшая сезонная изменчивость температуры как на поверхности моря, так и у дна. В этой зоне обычно наблюдается нестратифицированная однослойная структура, представленная зимой донной шельфовой водной массой, соответствующей формирующимся при льдообразовании высокосоленым донным шельфовым водам, а летом поверхностной прибрежной (ПП) или поверхностной шельфовой (ПШ). Для ПП водной массы, формирующейся в летний период на глубинах от 0 до 20 м, характерны высокая температура, низкая соленость и высокая концентрация биогенов (Зуенко, 2008). Эта зона наиболее распространена в районе от мыса Поворотный до зал. Владимира.

В морской зоне зимой наблюдается глубинная морская водная масса, соответствующая глубинной япономорской водной массе, а летом — наиболее стратифицированная двухслойная морская летняя структура, состоящая из поверхностной морской (ПМ) и глубинной морской (ГМ) водных масс. В северном Приморье эта зона распространена на внешней части шельфа к северу от зал. Владимира (Зуенко, 1994).

Шельфовая зона имеет зимой однослойную термическую структуру, формирующую в условиях конвекции на шельфе глубинную шельфовую (ГШ), а летом двухслойную, представленную ПШ и ГШ водными массами. Для ПШ характерны низкая соленость и высокая концентрация биогенов при низкой температуре воды (Зуенко, 1998). Шельфовая зона характеризуется слабой стратифицированностью и меньшей сезонной изменчивостью температуры. Площадь и очертания шельфовой зоны довольно изменчивы, в летнее время на поверхности моря она проявляется в виде полосы пониженной температуры воды (Приморским течением) (Зуенко, 1994).

В прибрежных районах (прибрежная и шельфовая термические структуры) водные массы сильно отличаются от вод открытой части моря (морская термическая структура), что обусловлено целым комплексом физико-географических особенностей: материковым стоком, малым теплозапасом толщи воды на малых глубинах, апвеллингами и сгонами-нагонами, приливным перемешиванием и льдообразованием (Зуенко 1994, 1998).

Поскольку поступление пресной воды происходит преимущественно в поверхностном слое, материковый сток повышает вертикальную устойчивость вод, что ведет к ослаблению турбулентного обмена между поверхностным и глубинным слоями. Формируется резкая

стратификация вод как по плотности и солености, так и по температуре. В связи с этим на мелководье температура воды в поверхностном слое летом достигает наиболее высоких значений, а зимой более низких значений, чем в открытом море (Зуенко, 1994). Помимо распреснения материковый сток обогащает прибрежные воды биогенными элементами, карбонатами. Благодаря стоку прибрежные воды отличаются высокой биопродуктивностью, интенсивный фотосинтез продолжается в них в течение летнего сезона, неблагоприятного для фитопланктона открытого моря (Шунтов, 2001).

Льдообразование у берегов Приморья приводит к формированию вод высокой плотности, опускающихся на дно. При весеннем прогреве поверхности моря они долго (в некоторые годы до июня) сохраняют свои экстремальные характеристики и усиливают стратификацию прибрежных вод (Зуенко, 1994).

5. Циркуляция вод Японского моря

Циркуляция вод в Японском море определяется притоком и распространением тихоокеанских вод. Систему течений Японского моря можно представить в следующем виде. Тихоокеанские воды поступают через Корейский пролив в Японское море и в результате влияния рельефа дна, в частности обширной возвышенности Ямато, образуют два потока — Цусимское течение, идущее вдоль японских островов с юга на север, и Восточно-Корейское, направляющееся на север вдоль берегов п-ова Корея (рис. 1.1.2). Сток тихоокеанских вод происходит через проливы Сангарский и Лаперуза, небольшая часть в отдельные сезоны достигает Татарского пролива и дает начало холодному Приморскому течению, воды которого движутся вдоль Приморья с севера на юг (Сизова, 1961). Г.И. Юрасовым и В.Г. Яричиным (1991) отмечены интенсивные вертикальные движения вод в Японском море, где горизонтальные течения по своей сути являются компонентами вертикальных циркуляционных систем.

Приморское течение в значительной степени определяет гидрологический режим северо-западного побережья Японского моря. Оно проходит на расстоянии 10–15 миль от берега у внешней кромки шельфа. Его скорость колеблется в разное время года от 0,15 до 0,30 м/с, а иногда превышает 0,50 м/с, максимум скорости приурочен к глубине 100 м. Небольшая ветвь отделяется от Приморского течения и поступает в зал. Петра Великого. Основной же поток от мыса Поворотный направляется в сторону мыса Гамова (Истошин, 1975). По периферии у берега в открытых бухтах и заливах, а также под влиянием характерных очертаний береговой линии (мысы) и рельефа дна формируются средне- и мелкомасштабные круговороты (Шунтов, 2001).

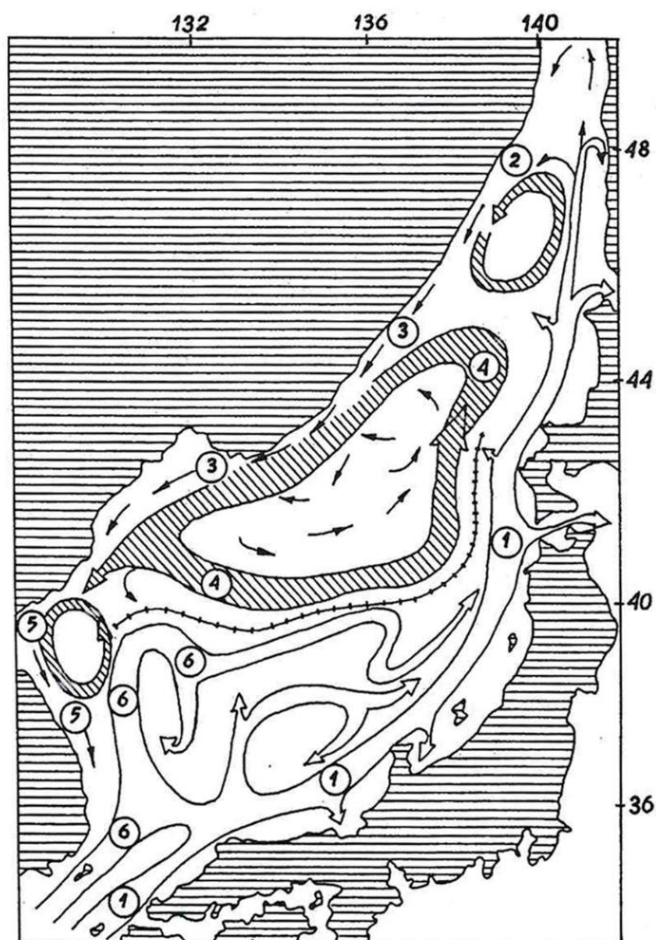


Рис. 1.1.2 Горизонтальная циркуляция вод Японского моря по В.Г. Яричину (1980) с дополнениями В.И. Чернявского (Шунтов, 2001): *светлые стрелки* – теплые течения; *стрелки со штриховкой* – холодные течения; *линия с точками в центре моря* – Полярный фронт. Течения: 1 – Цусимское, 2 – Шренка, 3 – Приморское, 4 – Южно-Приморское, 5 – Северо-Корейское, 6 – Восточно-Корейское

Г.И. Юрасовым и В.Г. Яричиным (1991) отмечено, что у берегов Приморья наибольшую повторяемость имеют течения западного и юго-западного направлений, совпадающих с общим направлением вод под влиянием Приморского течения. Однако в самой верхней зоне шельфа до глубины 20 м более или менее постоянное течение направлено с юга на север, при этом скорость противотока низкая (в среднем 0,05 м/с) и увеличивается лишь во время ветрового волнения.

6. Температурный режим вод Японского моря

В общем температура воды на поверхности Японского моря повышается от северо-запада к юго-востоку, при этом каждый сезон имеет свои отличительные черты (Добровольский, Залогин, 1982). На основе данных по изменению годового хода температуры с глубиной всю толщу вод моря также разделяют на две зоны – поверхностную и глубинную (Панфилова, 1961). Значительные различия в температуре слоев моря характерны в основном для активной поверхностной зоны. В глубинных слоях температура весьма однородна и имеет низкие значения (Шунтов, 2001).

Изменчивость температуры прибрежных вод выше, чем в глубоководных районах моря (Зуенко, 2008). В районах с глубинами меньше 20–30 м из-за отсутствия теплообмена с относительно холодным глубинным слоем прогрев вод весной-летом происходит наиболее быстро. В то же время осенью по той же причине здесь не происходит резкого понижения температуры во время штормового перемешивания (Зуенко, 1994).

На основе различий в температурном режиме вод и продолжительности отрицательных температур Г.И. Викторовская и В.И. Матвеев (2000) условно подразделили район от мыса Поворотный до мыса Золотой на три участка – южный (мыс Поворотный – зал. Ольги) со средней продолжительностью отрицательных температур 75 сут, центральный (зал. Ольги – мыс Белкина) – 90 сут и северный (мыс Белкина – мыс Золотой) – 115 сут.

В южной части северного Приморья рост температуры воды начинается в первой-второй декаде марта. Повышение температуры воды продолжается до третьей декады августа – первой декады сентября, когда вода прогревается до 19–20 °С. В целом весной прогрев вод происходит с интенсивностью 1–2 °С в декаду. Осеннее выхолаживание происходит более интенсивно – до 3 °С в декаду, и уже в первой-второй декаде декабря отмечаются отрицательные значения температуры воды.

В средней части северного Приморья (зал. Ольги и мыс Белкина) положительные температуры отмечаются в третьей, реже второй декаде марта, и прогрев вод происходит с интенсивностью 1,5–2,0 °С в декаду. Максимальные температуры воды наблюдаются в августе-сентябре – 16–18 °С. Осеннее выхолаживание вод начинается с третьей декады сентября (Викторовская, Матвеев, 2000).

В северной части шельфовой зоны положительные температуры воды отмечаются с третьей декады апреля. Рост температуры продолжается до третьей декады июля – первой декады августа. Максимальная температура в районе мыса Золотой достигает 14–16 °С. Интенсивное выхолаживание вод начинается с третьей декады сентября, и уже в третьей декаде ноября могут наблюдаться отрицательные температуры (Викторовская, Матвеев, 2000).

7. Соленость

Соленость придонных вод на большей части открытого шельфа колеблется в незначительных пределах и близка к нормально-морской (32–33 ‰). Для большей части моря характерны однородная по глубине высокая соленость в зимние месяцы (объясняемая конвекцией) и резкое распреснение поверхностного слоя летом из-за увеличения количества атмосферных осадков (Панфилова, 1961). По данным В.И. Рачкова (2000) на шельфе Приморья от зимы к лету соленость в поверхностных водах уменьшается от 33,8–34,0 до 32–33 ‰.

В прибрежной зоне соленость имеет хорошо выраженный сезонный ход, который определяется муссонным циклом, при этом имеют значение как изменение количества осадков (с минимумом зимой и максимумом в конце лета), так и смена доминирующего направления ветра (в частности, осенние стгонные ветры приводят к значительному увеличению солености в прибрежной зоне) (Зуенко, 2008). Сезонные изменения солености в прибрежных водах противоположны изменениям температуры: соленость максимальна зимой и минимальна летом, что связано как с муссонным циклом осадков и стока, так и с образованием–таянием льда (Зуенко, 1998; Рачков, 2000). Изменчивость солености возрастает по мере роста обособленности прибрежных акваторий от открытого моря (Зуенко, 2008). В закрытых бухтах и заливах (Восток и Ольги), особенно в их кутовой части, во время дождей соленость придонных вод может понижаться до 20–25 ‰ (Евсеев, 1981).

8. Льдообразование

Северная и северо-западная части Японского моря, прилегающие к материковому берегу, ежегодно на 4–5 мес. покрываются льдом, площадь которого занимает около четверти пространства всего моря. Появление льда в Японском море возможно уже в октябре, а последний лед сохраняется на севере иногда до середины июня (Добровольский, Залогин, 1982).

В октябре-ноябре ледяной покров в основном развивается в пределах бухт и заливов, а с конца ноября – начала декабря лед начинает образовываться в открытом море. В конце декабря льдообразование в прибрежных и открытых районах моря распространяется до зал. Петра Великого. Припай в Японском море широкого распространения не имеет. В западной части моря плавучий и неподвижный лед появляются раньше, чем в восточной, дальше распространяется к югу и более устойчив, чем на тех же широтах в восточной части моря (Крындин, 1961). Наибольшего развития ледяной покров достигает примерно в середине февраля (Шунтов, 2001).

9. Биогены

Японское море характеризуется довольно низким запасом биогенов, что обусловлено отсутствием поступления тихоокеанских глубинных вод (Шунтов, 2001). Их концентрация почти в два раза ниже, чем в Охотском и Беринговом морях (Мокиевская, 1961). Как и в других районах, содержание биогенных элементов по сезонам изменяется. Эти изменения захватывают в основном поверхностные водные массы, количество биогенов в которых зависит от интенсивности их поступления из нижних слоев, а также от потребления фитопланктоном (Шунтов, 2001). Максимальное их содержание отмечается зимой. В холодном секторе содержание биогенов примерно в два раза выше, чем в теплой части моря, что объясняется хорошим вертикальным перемешиванием вод холодного сектора зимой. Летом эти различия нивелируются. Установлено, что концентрация минеральных форм некоторых биогенных элементов в водах южного Приморья (зал. Петра Великого) и Татарского пролива заметно выше, чем в водах северного Приморья (Шунтов, 2001).

В прибрежных районах картина вертикального и горизонтального распределения биогенов более сложная, чем в открытых водах шельфа. Концентрация биогенов в бухтах и заливах гораздо выше, чем в открытых водах, что обусловлено береговым стоком, размывом берега и ускоренной циркуляцией биогенных элементов из взвешенной органической в растворенную минеральную форму на границе дно–вода (Зуенко, 1998). Для сезонного хода концентрации биогенов в прибрежных районах характерно несколько пиков, что связывается с несколькими вспышками фитопланктона – зимней, весенней, летней и осенней (Шунтов, 2001).

У берегов северного Приморья на участке шельфа от зал. Владимира до мыса Золотой в теплое время года наблюдаются относительно высокие концентрации биогенных элементов, прежде всего азота, лимитирующего фотосинтез, – не менее 10–20 мкг/л NO_3 . Южнее – на участке от мыса Поворотный до зал. Владимира – концентрация биогенных элементов несколько ниже – до 10–15 мкг/л NO_3 (Зуенко, 2008).

1.2 Основные сведения по биологии *S. intermedius*

Географическое распространение и особенности экологии. Серый морской еж *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz, 1863) широко распространен вдоль западного берега Сахалина, в зал. Анива, у о. Монерон, южных Курильских островов и в прибрежье Приморья (Бажин, Степанов, 2012). В южной части ареала этот вид встречается вдоль северных берегов Японии до Оганавы по тихоокеанскому побережью и до Сионая по япономорскому (Ikeda, 1940). На север он проникает до Татарского пролива, залива Терпения (восточный Сахалин) и до о-вов Итуруп и Уруп (Бажин, Степанов, 2012).

Основные скопления *S. intermedius* приурочены к верхним горизонтам сублиторали до глубины примерно 25 м, в зоне распространения твердых грунтов. На больших глубинах вид встречается в основном на смешанных грунтах (Бажин, Степанов, 2012). В мелководной зоне открытого побережья твердые грунты являются наиболее подходящим субстратом для передвижения морских ежей с помощью амбулакральных ножек. Особенно благоприятны для роста и жизни *S. intermedius* крупнообломочные грунты (глыбы, валуны), предоставляющие животным укрытия от хищников и способствующие задержке и оседанию объектов седиментационной природы. Серый морской еж в основном встречается на участках со средней и слабой степенью прибойности как в мелководных, так и в относительно глубоководных биотопах (Кафанов, Павлючков, 2001).

Этот вид эвритермичен в пределах низкобореальных условий, оптимальные летние температуры обитания находятся в пределах от 10–12 до 20–23 °С. Является стеногалинным морским видом, редко встречающимся при условиях ниже III барьерной солености (26–30 ‰) (Бажин, Степанов, 2012). По данным С.Н. Яковлева (1976) речной сток отрицательно влияет на репродуктивную функцию морских ежей, что помимо прочего связано с изменениями ионного состава воды.

Питание. Серые морские ежи практически всеядны, но преимущественно питаются бурыми, зелеными и красными корковыми водорослями, морскими травами, а также детритом (Fuji, Kawamura, 1970; Nabata, Sakai, 1996; Бажин, Степанов, 2012). Молодь размером менее 5 мм питается пленкой микроскопических водорослей на поверхности камней, детритом, диатомовыми и известковыми водорослями, экземпляры размером 5–10 мм начинают питаться различными мелкими водорослями, а особи размером более 10 мм предпочитают макроводоросли (Fuji, 1967; Kawamura, 1973).

Качественный состав пищи *S. intermedius* зависит от состава доминирующих и массовых видов растительности, который, в свою очередь, изменяется в зависимости от горизонта обитания, грунта, особенностей гидродинамики и времени года. У берегов Приморья летом, в слабо защищенных от волнения районах, где имеются заросли ламинарии (*Saccharina japonica* (Aresch.)), она преобладает в кишечниках морских ежей до октября (Сухин, 2006). На более защищенных участках, где доля ламинарии незначительна, основу спектра питания ежей могут составлять полисифония (*Polysiphonia japonica* (Harv.)), десмарестия (*Desmarestia viridis* (Mull. Lamour)), зеленые пластинчатые водоросли. Осенью в кишечниках морских ежей встречаются детрит, большое количество красных известковых водорослей, а также филлоспадикс (*Phyllospadix iwatensis* (Makino)) и ламинария (Сухин, 2006).

В экспериментальных условиях установлено, что наибольшие рационы у серых морских ежей наблюдались при питании ламинарией (Левин и др., 1987; Сухин, 2006). Отмечено, что

питание ежей на ламинариевых плантациях даже при низких рационах увеличивает их соматический и гонадный рост, повышает репродуктивный эффект и плодовитость (Minor, Scheibling, 1997). Рационы морских ежей в течение года изменяются в основном под действием количества доступного корма, температуры воды и физиологического состояния животных. При содержании *S. intermedius* в лабораторных условиях было установлено, что наибольшая пищевая активность у особей наблюдается во время роста и созревания гонад, а низкая – перед выметом половых клеток, по окончании нерестового периода и при температурах менее 5 °С (Седова, 2003). Наиболее интенсивно питаются неполовозрелые ежи (Викторовская и др., 2004). У половозрелых особей в естественных местах обитания отмечено снижение рационов в августе-сентябре, так как в этот период происходит нерест (Сухин, 2006).

Размножение. У половозрелых *S. intermedius* соотношение полов в популяциях равно. Внешний половой диморфизм не выражен. Гермафродитные особи не встречены. Имеется пять гроздевидных гонад. Плодовитость составляет 20–25 млн яйцеклеток (Хотимченко и др., 1993).

Половой цикл морских ежей равен одному году и делится на несколько стадий. С.М. Гнездилова (1971) для серого ежа выделяет 5 стадий – нерестовую, половой инертности, начала развития, активного гаметогенеза и преднерестовую. Однако отмечено, что у морских ежей период перехода от стадии активного гаметогенеза к преднерестовой практически неуловим.

Некоторые специалисты (Хотимченко и др., 1993) предлагают четырехстадийную схему: 1 – пролиферация (с октября-ноября по май-июнь); 2 – рост и созревание гамет (июнь-июль); 3 – зрелые гонады, или нерестовая (август-октябрь); 4 – посленерестовая.

Нерест *S. intermedius* происходит при сравнительно высоких температурах воды, обеспечивающих быстрое развитие личинок и завершение метаморфоза, а развитие гамет – в более холодный период года. Температурная зависимость гаметогенеза позволяет проводить температурную стимуляцию половой активности морских ежей для получения их личинок вне сезона размножения на хозяйствах мариккультуры. Содержание особей с незрелыми гонадами при низкой температуре воды приводит к ингибированию процесса созревания половых клеток животных, что позволяет сохранить товарные качества гонад ежей и получать кондиционную продукцию вне сезона промысла (Kayaba et al., 2015). По мнению некоторых специалистов, помимо температуры воды непосредственным триггером нереста в естественной среде являются также метаболиты микроводорослей, выделяющиеся в воду во время цветения фитопланктона (Жадан и др., 2010, 2016). Также существует предположение, что перераспределение энергетических ресурсов в процессах соматической и генеративной продукции морских ежей зависит от светового режима (Pears et al., 1986).

У *S. intermedius* сезон размножения по продолжительности и срокам может не совпадать в разных частях ареала. В зал. Петра Великого Японского моря серые морские ежи в основном

нерестятся с июня по сентябрь при температуре воды на поверхности 14–22 °С. В зал. Посыета у серых морских ежей, кроме летне-осеннего периода созревания половых продуктов, наблюдается также весенний период, приходящийся на конец апреля – начало мая, когда поверхностная температура воды не превышает 6–8 °С (Воропаев, Страхов, 1977).

На акватории от мыса Поворотный до мыса Золотой скопления морских ежей различаются по температурным диапазонам нереста и необходимой сумме градусо-дней для созревания половых продуктов. Так, в южном подрайоне (от мыса Поворотный до зал. Ольги) для созревания гамет необходимо 1450–1500 градусо-дней, в центральном районе (от зал. Ольги до мыса Белкина) – 1200–1300 градусо-дней, а в северном (от мыса Белкина до мыса Золотой) – 1100–1250 градусо-дней. При этом в южной части нерест морских ежей происходит при температуре воды 16–20 °С с середины июля по сентябрь, а в северной – при 12–16 °С с начала июля до середины августа (Викторовская, Матвеев, 2000).

Рост, продолжительность жизни. В зал. Восток Японского моря личинки серых морских ежей начинают появляться в планктоне в середине июля при температуре воды 16,5 °С и наблюдаются примерно до начала сентября (Крючкова, 1976). Массовое оседание личинок происходит в середине августа (Яковлев, 1976; Касьянов и др., 1983). В зал. Владимира личинки *S. intermedius* на ранних стадиях развития присутствуют в планктоне с августа по октябрь (Павлючков, Шепель, 2013). Размер личинки (плутеуса) на разных стадиях развития варьирует от 250 до 800 мкм (Найденко, 1983). В ходе метаморфоза на левой стороне плутеуса дифференцируется зародыш взрослого морского ежа (Бажин, Степанов, 2012), после этого происходит редукция личиночного тела. Период личиночного развития до оседания может длиться от одного месяца до полугода и зависит от наличия подходящего субстрата для оседания (Найденко, 1983), а также от температуры воды. При температуре воды 15–18 °С, которая является оптимальной для роста и оседания личинок *S. intermedius*, их развитие происходит около месяца (Крючкова, 1976; Евдокимов, 2008). В лабораторных условиях при температуре воды 18–20 °С, личиночная стадия длится 25–30 сут, однако при понижении температуры воды до 10–15 °С продолжительность личиночного развития увеличивается до 70 дней (Найденко, 1983). В ходе лабораторных наблюдений отмечено, что личинки серого ежа предпочитают оседать на отмирающие части zostеры (*Zostera marina* (L.)), обросшие известковой водорослью из рода *Melobesia* (Найденко, 1983). В естественной среде обитания ювенильных морских ежей часто находят в местах, богатых органикой, например на ризоидах ламинарии, в корнях zostеры (Крючкова, 1979). Некоторыми авторами отмечено, что корки известковых водорослей *Bossiella cretacea* ((P. et R.) Johansen) и *Corallina pilulifera* (P. et R.) являются притягательным субстратом для осаждения личинок ежей в период метаморфоза (Бажин, Степанов, 2012).

По данным Ю.Э. Брегмана (2000) с увеличением размеров тела абсолютные темпы роста серого ежа непрерывно уменьшаются, что связано с возрастным снижением эффективности использования энергии усвоенной пищи на рост. На различных систематических группах было показано, что темпы роста животных снижаются при достижении половой зрелости (Мина, Клевезаль, 1976). Рост серого морского ежа изометричен: значения высоты и диаметра панциря находятся в прямолинейной взаимосвязи, а масса тела пропорциональна диаметру в степени, близкой к трем (Брегман, 2000).

Многими исследователями отмечается значительная пространственная вариабельность темпов роста *S. intermedius*, что предположительно связывается с различиями температурных и трофических условий обитания. Так, у берегов Хоккайдо минимального промыслового размера (40 мм) (Agatsuma, 2001) серые морские ежи достигают в возрасте 2–4 лет (Fuji, 1967; Kawamura, 1973; Taki, 1986; Taki et al., 1992), а в Охотском море в скоплениях тугорослых ежей плотностью от 50 до 100 экз./м² особи достигают этого размера только к 8 годам (Abe, Tada, 1994).

В прибрежных водах Приморья рост серого морского ежа оценивался с помощью метода вероятностной бумаги. По данным Н.И. Селина (1993а) установлено, что в зал. Восток двухлетние особи имеют в среднем диаметр панциря 20–31 мм, трехлетние – 31–41, четырехлетние – 38–51, пятилетние – 49–63, шестилетние 59–71, а семилетние – 68–77 мм. При этом автором отмечена тенденция снижения темпов линейного роста по мере продвижения от кутовой части залива к мысам, ограничивающим его с моря. Ю.Э. Брегманом (2000) были показаны пространственные различия темпов группового роста *S. intermedius*, обитающих на акватории от мыса Поворотный до зал. Ольги, а также у южного, северного и восточного побережий о. Хоккайдо. Предельные размеры ежей в исследуемых районах варьировали от 38,2 мм у северного побережья о. Хоккайдо до 88,1 мм на участке от мыса Поворотный до зал. Ольги. Наибольшая пространственная дифференциация скорости роста наблюдается среди особей среднего возраста, для молодых и старых ежей она меньше. На акватории от мыса Поворотный до зал. Ольги расчетные размеры однолетних ежей составили 16,3 мм, двухлетних – 29,6, трехлетних – 40,4, четырехлетних – 49,2, пятилетних – 56,4 мм, шестилетних – 62,2, семилетних – 66,9, восьмилетних – 70,7, девятилетних – 73,8 и десятилетних – 76,3 мм.

У западного Сахалина *S. intermedius* растут медленнее, чем в побережье Приморья. Путем анализа распределения модальных размерных классов установлено, что размеры однолетних ежей составляют 11,0 мм, двухлетних – 17,5 мм, трехлетних – 22,8 мм, четырехлетних – 29,6 мм, пятилетних – 37,6 мм, шестилетних – 44,7 мм, семилетних – 51,3 мм, восьмилетних – 57,1 мм и девятилетних – 61,8 мм (Буяновский, 2004).

По данным японских исследователей (Agatsuma, Momma, 1988) продолжительность жизни серого морского ежа составляет 10 лет. У берегов Приморья максимальный возраст *S. intermedius* составляет 14–15 лет (Брегман, 2000; Павлючков и др., 2009), а средняя продолжительность жизни примерно 7,7 года (Брегман, 2000). Максимальный возраст ежей у юго-западного Сахалина оценивается в 16 лет (Переладов, 1999), а средняя продолжительность жизни в 9 лет (Буяновский, 2004).

Соматический рост *S. intermedius* в естественных местообитаниях во многом зависит от количественного и качественного состава водной растительности. Считается, что наибольшее влияние на рост животных оказывает биомасса бурых пластинчатых водорослей. Установлено, что темпы роста серых ежей, питающихся *Saccharina japonica*, выше, чем темпы роста животных, потребляющих другие виды водорослей (Taki, 1978; Minor, Scheibling, 1997).

На рост ювенильных особей размером менее 2 мм после оседания влияет температура воды. Заметное снижение скорости роста животных, как взрослых, так и молоди, наблюдается при понижении температуры воды ниже 5 °С зимой (Tajima, Fukuchi, 1989). В летний период оптимальный температурный диапазон для *S. intermedius* варьирует от 10–12 до 20–23 °С (Бажин, Степанов, 2012). Превышение оптимальных температур до 24–27 °С приводит к замедлению скорости роста морских ежей даже при благоприятных условиях питания (Бажин, Степанов, 2012).

Помимо условий питания и температурного режима воды на рост сублиторальных морских ежей также влияет гидродинамическая нагрузка, оказывающая истирающее воздействие на их панцири и игольный покров (Ebert, 1968; Бажин, Степанов, 2012). На открытых побережьях с высокой степенью прибойности у морских ежей затрачивается больше энергии на восстановление поврежденных игл, чем в защищенных районах, и, соответственно, меньше энергии направлено на рост.

При обзоре литературы о влиянии условий обитания на рост *S. intermedius* отдельно следует отметить работу А.Г. Бажина и Д.М. Лоуренс (2010). Авторами предполагается, что ежи семейства Strongylocentrotidae в условиях наиболее типичных местообитаний, близких к оптимальным, реализуют «конкурентный» тип стратегий, при котором энергетические ресурсы равномерно расходуются на три базовые функции: поддержание жизнедеятельности, рост и воспроизводство. Однако при обитании в субоптимальных условиях, например в «ежиных пустошах», при недостатке пищи или жизненного пространства, ежи могут проявлять черты «стресс-толерантного» вида, направляя основные энергетические траты на поддержание жизнедеятельности, в ущерб расходам на репродуктивную и соматическую продукцию, что проявляется в снижении темпов роста животных, увеличении времени до наступления половозрелости и снижении величины «гонадной продукции».

Интересные результаты получены в ходе лабораторных наблюдений за ростом *S. intermedius*. Установлено, что молодь ежей, содержащаяся в аквариальных условиях при контролируемых параметрах воды, раньше переходила на пищу, характерную для взрослых животных, быстрее росла, и развитие гонад у нее начиналось раньше и при меньших размерах, чем у особей из естественных местообитаний. За год лабораторные животные достигали размера панциря 20–30 мм, в то время как в море (бухта Витязь зал. Посъета) такого размера ежи достигают только к двум годам (Найденко, Дзюба, 1982). Отмечено, что при содержании молоди в аквариумах в первые полгода после оседания наиболее крупные ежи имеют больший прирост в сравнении с мелкими особями до тех пор, пока они не достигнут половой зрелости. После этого их темпы роста начинают снижаться, а прирост более мелких особей, наоборот, увеличивается. В конце эксперимента средние размеры как более крупных, так и мелких ежей были примерно одинаковыми. Предположено, что прирост особей одного и того же возраста и размера зависит от ее ранга в данной группе (Найденко, 1983). Эти данные согласуются с теорией С.С. Шварца с соавторами (1976), согласно которой в любой локальной субпопуляции особи ранжируются по размеру, при этом крупные особи выделяют метаболиты, замедляющие рост более мелких, а особи небольшого размера, наоборот, выделяют метаболиты, замедляющие рост крупных животных, что необходимо для завершения развития хотя бы части популяции.

1.3 Размер и возраст *S. intermedius* при наступлении половой зрелости

По данным японских специалистов у южного побережья о. Хоккайдо *S. intermedius* становятся половозрелыми при достижении средних размеров 28 мм в возрасте 2 лет (Agatsuma, Motma, 1988), а у юго-западного побережья – 30–35 мм (в 2 года) (Fuji, 1960). При этом отмечено, что среди самых мелких размерных групп доля самцов со зрелыми гонадами гораздо выше, чем самок (Fuji, 1960). Kawamura (1973) установлено, что возраст и размер достижения ежами половой зрелости зависит от глубины обитания. Так, у северо-западного и у северного побережий о. Хоккайдо более 50 % ежей, обитающих на мелководьях (до глубины 1,5 м), достигают половой зрелости в возрасте 2-х лет при диаметре панциря 15–20 мм, а в более глубоководных биотопах – в возрасте 3-х лет при достижении размеров 30 мм. У восточного побережья о. Хоккайдо (мыс Ширетоко), где темпы роста животных выше, чем в предыдущих районах, более 50 % ежей становятся половозрелыми на глубине <1,5 м при размере панциря 30 мм (в 2 года), а на больших глубинах – при размере 40 мм (в 3 года).

Данные о сроках и размерах полового созревания *S. intermedius* у берегов Приморья имеются только для акваторий, расположенных южнее мыса Поворотный. Так, в кутовой части бухты Троицы (зал. Посъета) *S. intermedius* становятся половозрелыми при достижении

размеров 25–30 мм (Найденко, Дзюба, 1982). По данным С.М. Гнездиловой (1971) в зал. Петра Великого *S. intermedius* становятся половозрелыми при 40–45 мм.

Установлено, что при содержании молоди в лабораторных условиях или подрачивании их на ранних этапах развития *S. intermedius* достигают зрелости гонад в более сжатые сроки и при меньших размерах панциря. По данным Агатсумы и Моммы (Agatsuma, Momma, 1988) молодь *S. intermedius*, содержащаяся на ранних этапах развития при постоянном кормлении и благоприятном температурном режиме, после выпуска в естественный водоем у южного побережья о. Хоккайдо (уезд Shikabe) достигала половозрелости в возрасте 1 года при диаметре панциря 18 мм. При этом морские ежи, выросшие в естественном водоеме, становятся половозрелыми в возрасте 2-х лет при диаметре панциря 26 мм. Т.Х. Найденко и С.М. Дзюба (1982) в лабораторных условиях получили поколение морских ежей *S. intermedius*, которые к концу первого года жизни приступили к нересту при размере панциря 25–30 мм. Высокие темпы роста и ранние сроки созревания серых ежей были связаны с благоприятными условиями питания, содержанием их при характерной для размножения температуре, а также отсутствием механического воздействия волнения.

1.4 Оценка валидности метода определения возраста морских ежей по регистрирующим структурам

Для исследования особенностей роста морских ежей применяются три основных метода: первый – по размерно-частотным распределениям (Fuji, 1967; Ebert, 1968; Sumich, McCauley, 1973; Брыков, 1975; Селин, 1993а; Брегман, 2000; Буяновский, 2004; Pederson, Johnson, 2008; Tomsic et al., 2010); второй – путем периодических измерений ежей, содержащихся в садках или в аквариумах, либо меченых животных, выпущенных в естественную среду (Swan, 1961; Fuji, 1967; Walker, 1981; Найденко, Дзюба, 1982; Найденко, 1987; Agatsuma, 1997; Macia, Robinson, 2008); третий – инструментальным способом по зонам роста на минерализованных структурах организма (Jensen, 1969; Dix, 1972; Sumich, McCauley, 1973; Брыков, 1975; Pearse, Pearse, 1975; Nichols et al., 1985; Sime, 1985; Gage, 1987, 1991, 1992; Agatsuma, Momma, 1988; Brey et al., 1995; Переладов, 1999; Lamare, Mladenov, 2000; Russell, Meredith, 2000; Agatsuma, 2001; Белый, 2006; Соколов, 2006; Blicher et al., 2007; Pederson, Johnson, 2008; Павлючков и др., 2009; Fraungruber et al., 2015). Для получения достоверных данных по росту ежей первым способом необходимы большие выборки, представляющие все размерно-возрастные группы животных в конкретном поселении и собранные единовременно. Учитывая, что пополнение *S. intermedius* нестабильно как в пространстве, так и во времени, соблюсти указанные условия часто бывает невозможно. Кроме того, закономерное уменьшение приростов с увеличением возраста

организмов при значительных индивидуальных различиях размеров одновозрастных особей затрудняет выделение старших возрастных групп данным методом (Брыков, 1975).

Организация и проведение исследований особенностей роста путем периодических измерений ежей, содержащихся в садках или в аквариумах, либо меченых животных, выпущенных в естественную среду, весьма трудоемки. Кроме того, данные по росту, полученные при содержании ежей в контролируемых условиях, не позволяют судить об особенностях их роста в естественной среде.

В зарубежных исследованиях широкое применение получил третий метод определения возраста морских ежей – по слоям (зонам, линиям, кольцам) на минерализованных структурах организма. У ежей для определения возраста используются пластинки панцирей, иглы и элементы аристотелева фонаря. Считается, что чередование темных и светлых полос на скелетных элементах морских ежей – это результат периодических изменений в интенсивности их роста, связанных с сезонными флюктуациями внешних условий (температура, обилие пищи, продолжительность светового дня и т.д.) (Jensen, 1969; Pearse, Pearse, 1975). Было предположено, что рост многих видов морских ежей происходит с годовой периодичностью и образование зон роста на пластинках их панцирей, соответственно, также имеет годовой ритм, при этом темные зоны отражают период медленного роста или его прекращения, а светлые — интенсивного роста.

Экспериментальная проверка периодичности формирования зон роста у разных видов ежей показала довольно противоречивые результаты (Брыков, 1975; Pearse, Pearse, 1975; Gage, 1991, 1992; Brey et al., 1995; Russell, Meredith, 2000). Один из способов определения динамики образования зон роста заключается в мечении ежей тетрациклином и подсчете количества зон роста, образующихся на пластинках панциря в течение года после тетрациклиновой метки. Данный метод основан на способности тетрациклина оставлять стойкий желто-зеленый след (полосу), наблюдаемый под ультрафиолетовым светом на скелетных элементах ежей. По результатам исследований Gage (1991), у большинства меченых *Psammechinus miliaris* в течение года после тетрациклиновой метки образовывалась одна светлая и одна темная полосы роста, однако у крупных медленно растущих особей после метки иногда наблюдались сдвоенные темные полосы роста или дополнительные тонкие полосы, не являющиеся годовыми, что не всегда позволяло точно определить возраст животных и вносило некоторую субъективность в его оценку.

Пирсами (Pearse, Pearse, 1975) был проведен эксперимент, в котором одну группу *Strongylocentrotus purpuratus* кормили с перерывами в 3–4 нед, а другую постоянно. В результате у ежей, которые получали корм постоянно, наблюдалось повышение темпов роста осенью и снижение скорости роста весной. У животных, содержащихся при непостоянном

кормлении, изменение скорости роста было четко связано с периодами прекращения питания, и в дальнейшем на их пластинках были отмечены 4 узкие темные полосы, соответствующие этим периодам. Однако у особей, которые постоянно получали пищу, также наблюдались темные полосы роста на пластинках панцирей, соответствующие периоду снижения темпов роста весной и летом, что, вероятно, связано с репродуктивными изменениями в гонадах ежей в этот период и перераспределением энергии на генеративный рост. Авторы делают вывод, что формирование зон роста на скелетных образованиях морских ежей может быть связано как с сезонными изменениями ритма питания, так и с физиологическими изменениями (Pearse and Pearse, 1975).

Рассел и Мередис (Russell, Meredith, 2000) сравнили количество зон роста после тетрациклиновой метки через год после мечения на трех интерамбулакальных пластинках панцирей ежей (аборальной, оральной и в районе амбитуса) и на ротуле аристотелева фонаря. Установлено, что после мечения *S. droebachiensis* тетрациклином только у 7 экз. (23 %) из 30 через год наблюдался один полный цикл роста (1 светлая и 1 темная полосы роста) на всех скелетных элементах. У 6 экз. (20 %) как минимум на одной пластинке было более одного цикла роста (три полосы роста). А у большинства экземпляров размером > 55 мм на скелетных элементах отмечено менее 1 цикла роста.

В.А. Брыков (1981) для оценки возможности применения зон роста для подсчета возраста морских ежей *Mesocentrotus nudus*, *Scaphechinus mirabilis* и *Echinarachnius parma* сопоставлял размерно-возрастные структуры массовых выборок, полученных двумя способами: по количеству зон роста и графическим методом. Для всех трех видов было отмечено совпадение модальных значений, выделенных обоими методами (Брыков, 1981), что подтверждает валидность метода определения возраста по зонам роста на скелетных образованиях. Подобные результаты были получены и для некоторых других видов морских ежей (Sumich, McCauley, 1973; Brey et al., 1995).

Косвенно о периодичности образования зон роста на пластинках можно судить по динамике роста панцирей ежей в разные сезоны года. Так, Волкер (Walker, 1981) исследовал влияние сезона на рост *Evechinus chloroticus*. Для этого ежей метили нейлоновыми петлями, продетыми через отверстия, просверленные в панцирях животных. Помеченные особи содержались в естественном водоеме и ежемесячно промерялись. Автором установлено, что интенсивность роста морских ежей коррелирует с циклами продукции водорослей и годовым ходом температуры воды. Так, максимальные темпы роста *E. chloroticus* наблюдались весной и в начале лета – в период увеличения продукции водорослей и повышения температуры воды, а минимальные темпы роста зафиксированы осенью и зимой, когда температура воды снижалась. В течение зимних месяцев морские ежи были малоподвижны и питались наименее интенсивно.

Таким образом, результаты данного исследования свидетельствуют о годовой периодичности соматического роста морских ежей.

Агатсумой (Agatsuma, 1997) отмечено снижение темпов роста *M. nudus* не только при понижении температуры воды ниже 5 °С в зимние месяцы, но и в летние при снижении их пищевой активности в связи с созреванием гонад и нерестовым периодом. Л.Г. Седовой и Г.И. Викторской (2002) также зафиксировано снижение пищевой активности *S. intermedius* до и после нереста, что может приводить и к уменьшению скорости роста морских ежей.

Как отмечают М.В. Мина и Г.А. Клевезаль (1976), сезонные изменения в росте животных наиболее выражены у особей, обитающих в районах, где довольно резко проявляются сезонные изменения различных факторов среды (температура воды, условия питания), например в средних широтах на сублиторали. У глубоководных видов, обитающих при относительно постоянных условиях среды, темные и светлые полосы роста на пластинках предположительно появляются в ответ на флюктуации поступления на дно потоков органического вещества, образующегося в результате сезонных вспышек фитопланктона (Sumich, McCauley, 1973; Gage, 1987; Brey et al., 1995).

По нашему мнению, для выявления особенностей роста *S. intermedius*, обитающего в прибрежье Приморья, метод определения возраста по зонам роста на минерализованных структурах организма дает вполне удовлетворительные результаты. Так как серый морской еж обитает в средних широтах, в условиях верхней сублиторали со значительными сезонными колебаниями океанологических факторов, сезонные изменения в росте *S. intermedius* также отчетливо выражены, что позволяет предположить годовую периодичность формирования зон роста. Учитывая, что определение возраста по зонам роста на пластинках панцирей *S. intermedius* со всех районов сбора проб выполнялись одним исследователем по единой методике, даже при возможной субъективности и неточности в оценке возраста морских ежей, полученные результаты позволяют получить представление о темпах роста животных в разных скоплениях, провести их сравнительный анализ и выявить скопления тугорослых особей.

1.5 Особенности размерной структуры скоплений *S. intermedius*

Особенности размерной структуры морских ежей на примере вида *S. intermedius* в сравнительном аспекте с другими таксонами рассмотрены А.И. Буяновским (2004). Автором выделено 8 типов поселений, характеризующихся определенным этапом развития (возникающие, формирующиеся, сформированные и деградирующие) и характером пополнения (ослабленным, стабильным и прерывистым). Установлено, что для морских ежей характерна низкая доля возникающих поселений (представленных только молодью). Второй особенностью является доминирование поселений ежей с ослабленным пополнением, что может быть связано

с пространственной сегрегацией, когда особи одного возраста занимают одни участки, а особи другого возраста – иные. Также автор указывает на снижение доли поселений со стабильным пополнением по мере увеличения размеров морских ежей (модальных размеров старших возрастных когорт), в то время как степень сформированности резко увеличивается (сформированные поселения – такие, в которых присутствует не менее двух когорт, одна из которых является старшей). Наиболее вероятной причиной таких изменений является пространственная сегрегация, развитию которой способствует подвижный образ жизни (Буяновский, 2004).

По результатам исследования размерной структуры *S. intermedius* в зал. Петра Великого также выявлено преобладание отдельных возрастных классов в структуре поселений из разных мест. Установлено, что промысловые особи (с диаметром панциря более 45 мм) (Правила рыболовства..., 2019) фертильной стадии распространены вдоль всего побережья залива, в то время как концентрации молоди отмечаются лишь на нескольких участках в пределах каждого из районов (Гаврилова, Сухин, 2000).

Многие исследователи отмечают, что для серых морских ежей характерна значительная пространственная вариабельность размерного состава их скоплений. В прибрежье от мыса Поворотный до мыса Золотой существуют локальные участки, где в течение ряда лет преобладают мелкогабаритные особи или, наоборот, только промысловые животные (Борисовец и др., 2000; Викторовская, Седова, 2000; Викторовская и др., 2004). Так, например, по результатам изучения размерной структуры *S. intermedius* в районе от мыса Поворотный до зал. Ольги выявлено, что на участке от мыса Поворотный до мыса Островной преобладают особи промысловых размеров, при этом доля непромысловых ежей здесь в период 1996–1998 гг. не превышала 15 % (Борисовец и др., 2000). Севернее, в прибрежной зоне между мысом Туманный и зал. Ольги, наоборот, доминируют непромысловые животные с долей 67 %. В данной работе обсуждаются возможные пути пополнения скоплений ежей с низкой долей особей непромыслового размера, расположенных на участке от мыса Поворотный до мыса Островной. Предполагается, что у северо-западного побережья Японского моря поселения *S. intermedius* формируются за счет спонтанно возникающих зон воспроизводства и расселения личинок, где важную роль играет поверхностное прибрежное течение, направленное летом к северу от мыса Поворотный.

Исследования размерного состава *S. intermedius* в центральном районе северного Приморья (от мыса Собора до мыса Елагина) (Викторовская, Седова, 2000) показали, что в северной части этого района (мыс Елагина – мыс Черная Скала) соотношение промысловых и непромысловых частей скоплений было примерно одинаковым – 45,6 и 54,4 %. В центральной части (мыс Черная Скала – мыс Южный) промысловая часть скопления составляла 79 %. Для

южной части (мыс Южный – мыс Собора), наоборот, было характерно преобладание непромысловых особей над промысловыми (соответственно 71 и 29 %).

Различие размерного состава скоплений серых морских ежей на разных участках зафиксировано также у берегов Курильских островов. Так в прибрежье о. Шикотан в поселениях *S. intermedius* постоянно преобладают крупные промысловые ежи при низкой доле непромысловых особей. По данным 1999 г. доля промысловой части скоплений в этом районе составляла 71 %. Учитывая низкую долю молодых непромысловых животных в скоплениях, Л.Г. Седовой с соавторами (2003) предположено, что мелководные участки обитания морских ежей постоянно пополняются особями из глубоководных районов. Обратная картина наблюдается в прибрежных акваториях о. Итуруп, где на долю непромысловых особей приходилось в среднем 74 %, при этом на отдельных участках доля мелкоразмерных животных достигала 97 % (Викторовская и др., 2001).

Во многих работах, посвященных изучению размерного состава *S. intermedius*, привлекает внимание низкая доля особей младших размерных групп (менее 15 мм) в выборках (Селин, 1993а; Борисовец и др., 2000; Викторовская, Седова, 2000; Викторовская и др., 2004). Вероятно, это связано с трудностями учета данной размерной группы при сборах проб водолазным способом.

2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

2.1 Материал

Материал для исследования размерной структуры поселений *S. intermedius* был собран в ходе водолазных съемок на НИС «Потанино» с 1999 по 2011 г. (13 лет) в летне-осенний период на акватории от мыса Поворотный до мыса Золотой (рис. 2.1.1). Кроме того, использованы данные, собранные в последующие годы (2012–2017 и 2019) в ходе рейсов на НИС «Потанино» и «Убежденный» на отдельных, иногда обширных участках акватории. Севернее мыса Золотой (западная часть Татарского пролива) съемки не проводились, так как промысловые запасы морских ежей здесь относительно невелики и промышленный лов не ведется (Состояние промысловых ресурсов..., 2017). Всего была промерена 271 тыс. особей. Объем собранного материала представлен в табл. 2.1.1.

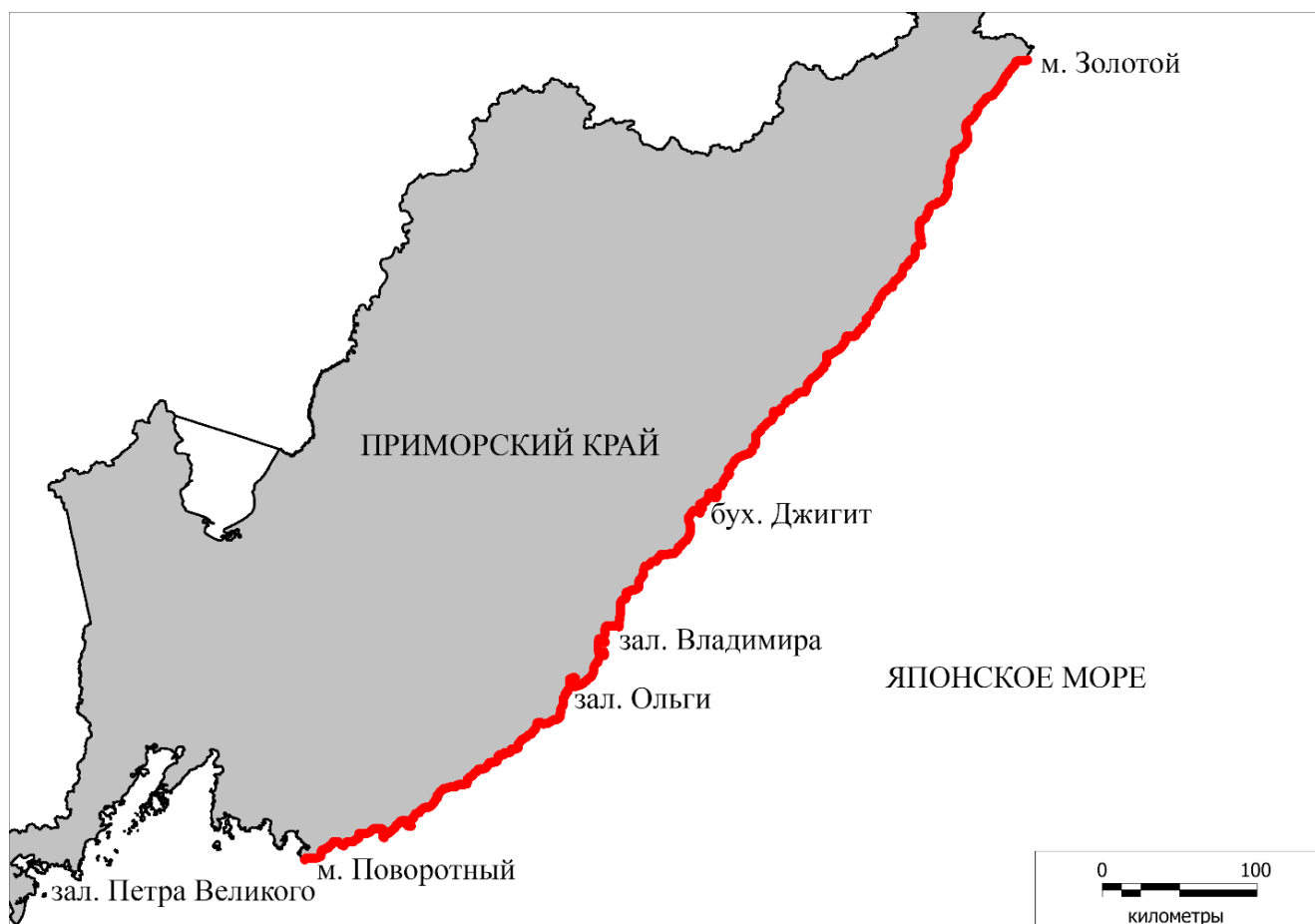


Рис. 2.1.1 Карта-схема района сбора проб для исследования размерного состава скоплений *S. intermedius*

Объем обработанного материала для исследования размерного состава скоплений *S. intermedius*

Период сбора	Район работ	Кол-во, экз.	Кол-во водолазных станций
20.09–02.11.1999	М. Дальний – м. Золотой	15221	1205
16.09–24.11.2000	М. Поворотный – м. Золотой	21863	2720
18.09–03.12.2001	М. Поворотный – м. Золотой	16895	1872
31.08–19.10.2002	М. Поворотный – м. Золотой	18563	2702
12.09–04.11.2003	М. Зеленый – м. Золотой	20960	3879
31.08–19.10.2004	М. Поворотный – м. Золотой	13718	2165
30.08–21.10.2005	М. Поворотный – м. Золотой	17384	2165
06.09–13.11.2006	М. Поворотный – м. Гиляк	17272	1973
24.08–27.10.2007	М. Поворотный – м. Гиляк	24609	1844
19.08–18.10.2008	О. Орехова – м. Гиляк	10776	1962
03.09–23.10.2009	М. Поворотный – м. Гиляк	17981	1962
01.09–04.11.2010	М. Поворотный – м. Золотой	20122	1909
03.09–22.10.2011	М. Поворотный – м. Гиляк	21040	1368
09.08–09.10.2012	1. М. Четырех Скал – м. Балюзек 2. Западнее мыса Южный 3. М. Сосунова – м. Гиляк	457	84
10.08–04.09.2013	1. О. Петрова – о. Орехова 2. М. Южный – бухта Рудная 3. М. Гиляк – м. Золотой	1855	240
28.08–15.10.2014	1. М. Поворотный – м. Золотой	14457	1688
12.08–28.10.2015	1. М. Овсянкина – м. Туманный 2. М. Низменный – м. Плитняк	5844	474
02.07–29.08.2016	М. Поворотный – м. Разградского	958	190
19.08–19.09.2017	М. Надежды – м. Гиляк	2116	78
17.09 – 22.10.2019	Бухта Моряк-Рыболов – м. Первенец	9180	540

Исследование особенностей группового роста *S. intermedius* проводилось по материалам, собранным автором в 2015–2017 гг. в летне-осенний период в ходе учетных водолазных съемок на НИС «Убежденный». Сбор проб проводился на шести участках воль побережья от мыса Поворотный до мыса Золотой: 1) о. Скала Крейсер – мыс Лисученко; 2) бухта Ежовая – мыс Хитрово; 3) у мыса Южный; 4) зал. Опричник – мыс Грозный; 5) у мыса Надежды; 6) мыс Сосунова – бухта Плитняк (рис. 2.1.2; табл. 2.1.2). В отдельных районах полученный материал также был дополнен данными 2001 г. Всего для определения темпов группового роста ежей было собрано 1489 экз.

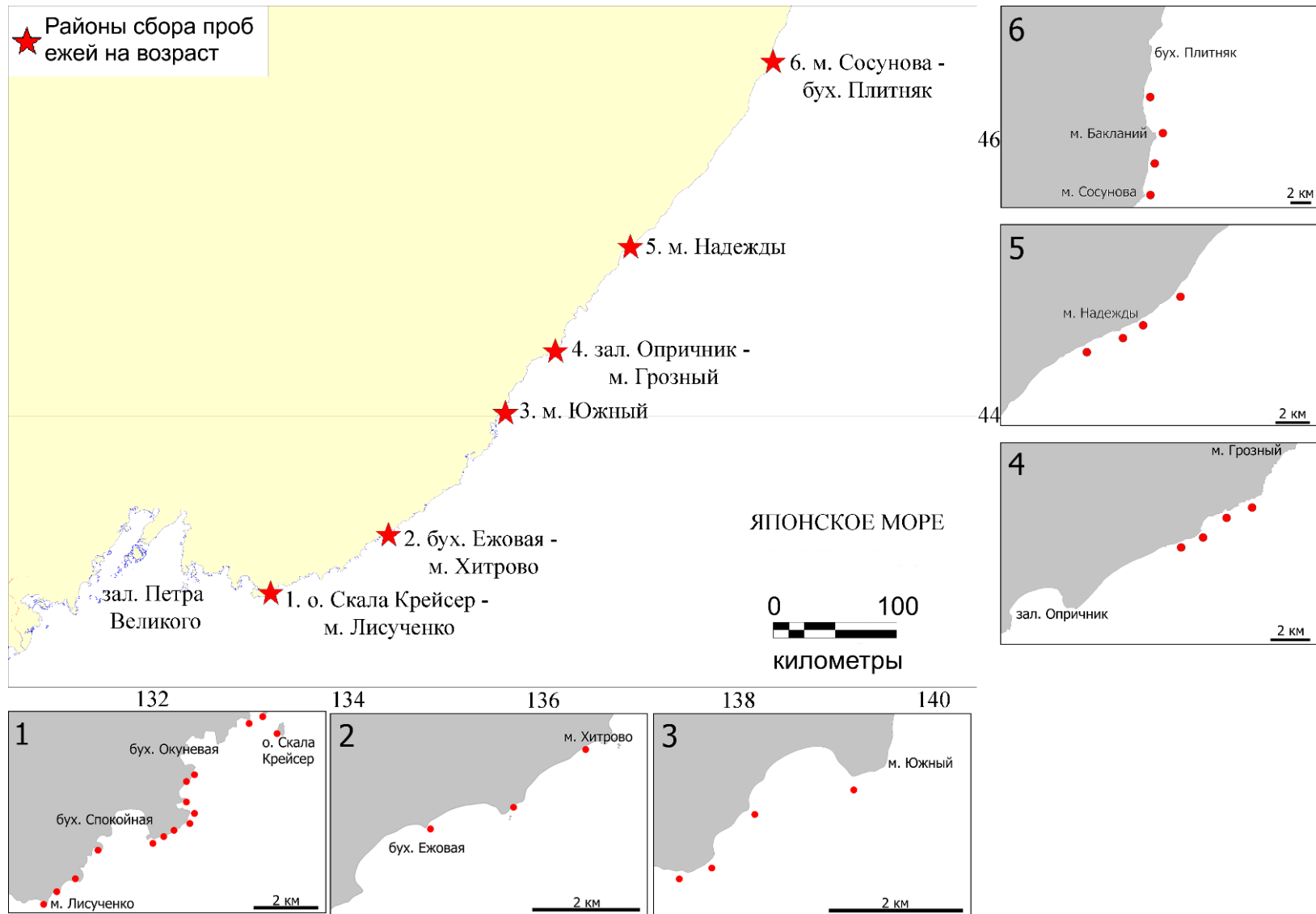


Рис. 2.1.2 Карта-схема районов сбора проб *S. intermedius* для определения темпов группового роста

Объем обработанного материала для определения темпов роста, возраста и размера наступления половозрелости *S. intermedius* у побережья Приморья

Дата сбора	Районы работ	Кол-во, экз.
1. Групповой рост		
В летне-осенний период в 2015–2017 гг.	О. Скала Крейсер – м. Лисученко	368
	Бухта Ежовая – м. Хитрово	143
	У м. Южный	561
	Зал. Опричник – м. Грозный	205
	У м. Надежды	173
	М. Сосунова – бухта Плитняк	39
2. Размер и возраст наступления половой зрелости		
В третьей декаде августа – первой декаде сентября 2017 г.	У о. Скала Крейсер	75
	Бухта Соколовская	35
	Бухта Ежовая – м. Хитрово	90
	У м. Подчасок	34
	У м. Южный	162
	У м. Надежды	104
В первой декаде сентября 2015 г.	Бухта Ежовая – м. Хитрово	90

Для разработки методики ретроспективного анализа роста *S. intermedius* в районе у мыса Южный были собраны 200 экз. ежей, при этом отбирали по 40 особей каждого сантиметрового класса в диапазоне от 1 до 5 см. При исследовании индивидуальных особенностей роста *S. intermedius* была использована выборка из 57 экз. Определение соотношения между гладкой и перфорированной частями амбулакральных пластинок, расположенных в зоне амбитуса и у ротового отверстия, проводилось по этой же выборке. Подсчет количества пластинок до первой задержки роста был проведен у 100 экз. разноразмерных *S. intermedius*, собранных у мыса Южный.

Для исследования размера и возраста наступления половой зрелости *S. intermedius* материалом послужили пробы, собранные на шести участках (у о. Скала Крейсер; в бухте Соколовская; на участке бухта Ежовая – мыс Хитрово; у мыса Подчасок; у мыса Южный; у мыса Надежды) вдоль побережья северного Приморья. Работы проводились в ходе водолазной съемки на НИС «Убежденный». В третьей декаде августа – первой декаде сентября 2017 г. (на участке бухта Ежовая – мыс Хитрово в первой декаде сентября 2015 г.) (рис. 2.1.3; табл. 2.1.2). В местах сбора проб ежей для изучения размера и возраста наступления половозрелости также были определены темпы группового роста животных. Всего для построения кривых группового роста возраст был определен у 1434 экз., для вычисления размера и возраста наступления половозрелости исследовано 499 экз.

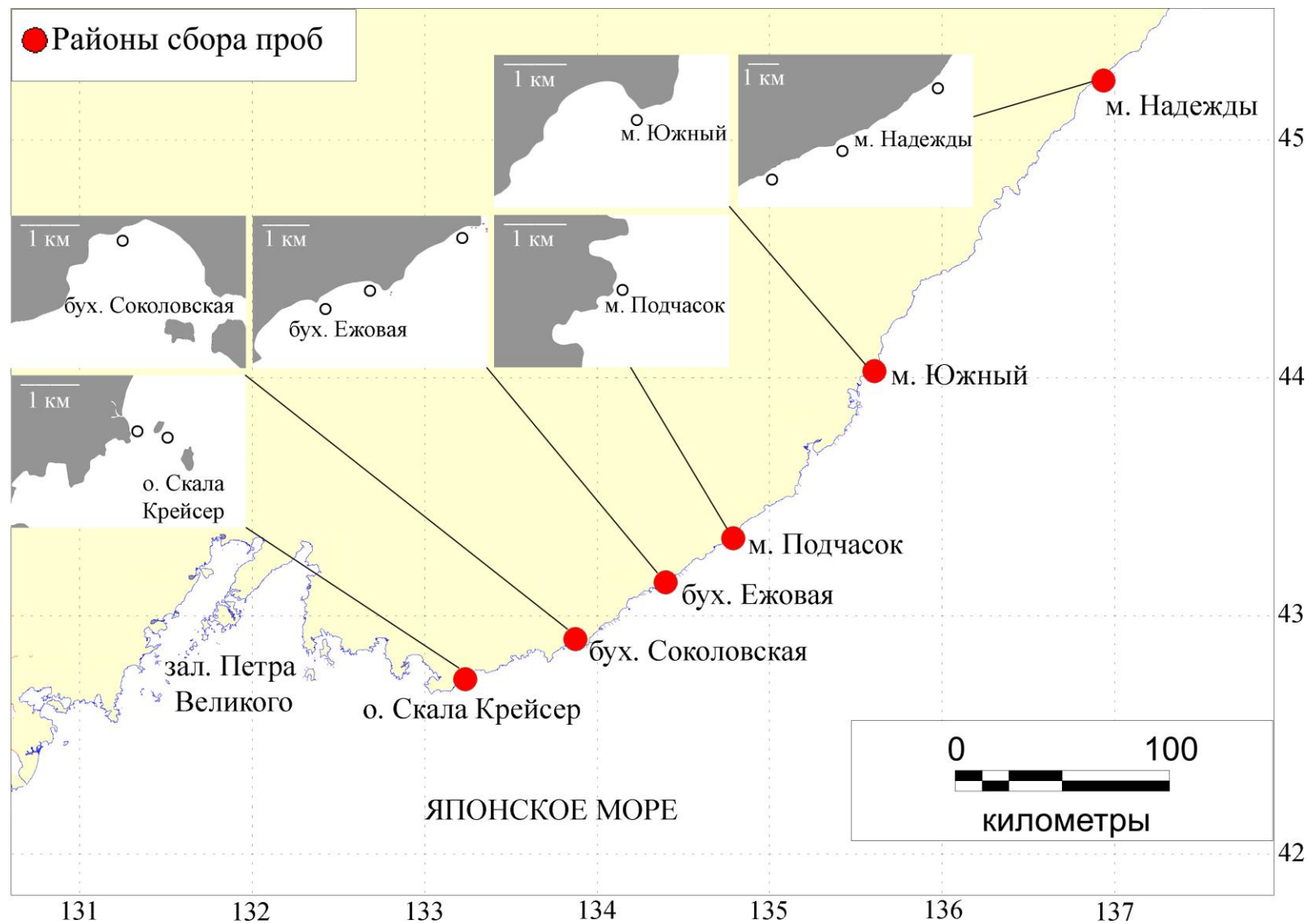


Рис. 2.1.3 Карта-схема районов сбора проб для определения размера и возраста наступления половозрелости *S. intermedius*

Для оценки влияния различных факторов среды на рост серых морских ежей в районах исследования темпов группового роста *S. intermedius* были собраны данные по численности и качественному составу водной растительности, температурному режиму воды, типу донных осадков и рельефу дна, а также плотности скоплений ежей.

Учет численности и качественного состава водной растительности был проведен на основе данных, полученных в 2015–2016 гг., а также в 2004, 2005 и 2007 гг. в рейсах на НИС «Потанино» и «Убежденный» в прибрежье Приморья. Сезоны проведения работ в разные годы исследования различались, но в целом съемками был охвачен период с мая по сентябрь.

Для определения температурного режима вод в работе были использованы все доступные данные океанологических наблюдений с 1975 по 2015 г. Основная их часть взята из океанографического массива, имеющегося в ТИНРО и дополнена данными из OCEAN DATA VIEW (Johnson et al., 2013). Всего по рассматриваемым районам было исследовано 956 станций.

Для определения плотности скоплений *S. intermedius* на большинстве участков были использованы материалы водолазной съемки, проведенной в сентябре 2015 г., на акватории от о. Скала Крейсер до мыса Лисученко – в августе 2016 г.

Анализ и обработка всех данных проводились с помощью программ «Statistica» и «Excel 2007». Для подготовки картографических материалов была использована геоинформационная система MapInfo Professional с комплектом векторных электронных карт прибрежья Приморского края.

2.2 Методики

Определение размерного состава скоплений *S. intermedius*. По всему прибрежью от мыса Поворотный до мыса Золотой выполнялись разрезы от уреза воды до распространения твердых грунтов. На каждом разрезе делалась серия водолазных погружений на глубину 3, 5, 10, 15 и 20 м. Однако в зависимости от морфологии дна и протяженности разреза на некоторых глубинах станции могли не выполняться, а на некоторых могли выполняться неоднократно. Разрезы обычно закладывались перпендикулярно береговой черте. Расстояние между разрезами в зависимости от рельефа дна и характера распределения гидробионтов составляло от 100 до 300 м, расстояние между станциями на разрезе – не более 50 м. Схема разрезов была составлена с учётом методических рекомендаций, предложенных для выполнения гидробиологических работ на акваториях большой протяженности (Лукин, Фадеев, 1982; Фадеев, Лукин, 1982). Всего в прибрежных водах Приморского края от мыса Поворотный до мыса Золотой расположено 710 водолазных разрезов. На каждой водолазной станции из трех случайным образом расположенных рамок площадью один квадратный метр отбирались все ежи. У

собранных ежей измеряли длину панциря с помощью штангенциркуля с точностью до 1 мм. Промысловыми считали ежей размером более 45 мм (Правила рыболовства..., 2019).

Определение возраста и особенностей роста *S. intermedius*. Индивидуальный возраст животных определяли путем подсчета концентрических полос роста на пластинках интерамбулакального ряда панцирей ежей. Для этого проводилась обработка пластинок по методу Йенсен (Jensen, 1969). Фрагменты панциря с внешней стороны очищали от иголок, зашлифовывали и обжигали над пламенем спиртовки, затем пластинки помещали в спирт, после чего высушивали и просматривали с помощью цифрового USB-микроскопа при 20-кратном увеличении на мониторе компьютера. Возраст каждой особи определялся по нескольким пластинкам с учетом особенностей роста панцирей ежей, описанных в главе 5.

Измерения зон роста на амбулакальных и интерамбулакальных пластинках панцирей ежей проводились с помощью программного обеспечения для USB-микроскопов Micro Capture с точностью до 0,01 мм.

Измерения гладкой и перфорированной частей амбулакальных пластинок также проводили с помощью программного обеспечения Micro Capture. Достоверность различий средних значений соотношения между гладкой и перфорированной частями пластинки проверяли по критерию Стьюдента при уровне значимости $p = 0,05$.

Количество пластин до первой задержки в росте оценивалось по количеству пластинок, на которых прослеживается первая зона роста, соответствующая этому периоду. Сбор ежей в возрасте 0+ для определения количества пластин в рядах их панцирей был невозможен в связи с малой доступностью таких особей для водолазов, а также сложностью обработки мелких пластинок при определении возраста.

Для описания группового роста *S. intermedius* было применено уравнение Берталанфи:

$$D_t = D_\infty (1 - e^{-k(t-t_0)}) \quad (1)$$

где t – момент времени, D_t – соответствующий моменту времени диаметр панциря, t_0 – возраст, при котором начинается рост тела, k – константа роста, D_∞ – асимптотический диаметр панциря. Значения коэффициентов уравнения подбирали по алгоритму, описанному Н. В. Максимовичем (1989, 1990).

В качестве показателей индивидуального роста определяли абсолютный и относительный приросты панцирей.

1. Абсолютный прирост панцирей рассчитывался по формуле:

$$\Delta y = y_n - y_0 \quad (2)$$

где Δy – общий абсолютный прирост; y_0 – размер ежа в начале временного интервала; y_n – размер ежа в конце временного интервала.

2. Для оценки относительного прироста использовали формулу удельной скорости роста Шмальгаузена–Броди (Мина, Клевезаль, 1976):

$$C_l = \frac{\lg y_n - \lg y_0}{0,4343(t_n - t_0)} \quad (3)$$

где C_l – средняя скорость линейного роста; y_0 – размер ежа в начале временного интервала t_0 ; y_n – размер ежа в конце временного интервала t_n .

Определение возраста и размера *S. intermedius* при наступлении половой зрелости.

Общий биологический анализ проводили в основном у особей размером менее 45 мм. У ежей измеряли диаметр панциря (точность ± 1 мм), общую массу и массу гонады (точность $\pm 0,1$ г). Гонадный индекс (ГИ) рассчитывали как отношение массы гонады к общей массе ежа, выраженное в процентах. Достоверность различий средних значений ГИ проверяли по критерию Стьюдента при уровне значимости $p = 0,05$. Для сравнения средних ГИ половозрелых ежей из разных районов использовались поправки, учитывающие многократность сравнений (Гланц, 1998). Пол и стадию зрелости гонады определяли на прижизненных мазках под световым микроскопом по следующей классификации (Хотимченко и др., 1993): 1 – пролиферации (начала развития), 2 – дифференциации (активного гаметогенеза), 3 – нерестовая или зрелой гонады, 4 – посленерестовая. Отдельно отмечали ежей с частично опустошенными гонадами, находящимися в состоянии нереста. Самцов и самок дифференцировали на ювенильных и половозрелых по степени развития половых желез (Fuji, 1960; Найденко, Дзюба, 1982; Agatsuma, Momma, 1988). Размером и возрастом наступления половозрелости *S. intermedius* считали размер и возраст, при котором 50% особей в скоплении становится половозрелыми. Размер и возраст 50%-ной половозрелости рассчитывали с помощью уравнения Ферхюльста (Лакин, 1990):

$$Y = \frac{100}{1 + 10^{-(\alpha + \beta \cdot x)}} \quad (4)$$

где Y – доля половозрелых животных по размерным или возрастным группам, %; x – длина либо возраст; α, β – параметры модели, оцениваемые методом наименьших квадратов.

Также по эмпирическим данным определяли размер и возраст наступления окончательной половозрелости ежей как размер и возраст, при котором большинство животных в скоплении (более 90%) становятся половозрелыми.

Оценка условий обитания *S. intermedius*. Для оценки численности и видового состава водной растительности сбор материала осуществляли водолазным способом в прибрежной зоне от уреза воды до глубины исчезновения мягких водорослей (5–10 м) в соответствии с постоянной схемой водолазных разрезов по стандартным методикам (Барашков, 1965; Блинова и др., 2003; Планирование..., 2005). Определяли видовой состав растительности, оценивали

общее проективное покрытие дна макрофитами (ОПП) и проективное покрытие отдельными видами (ПП). Сбор водорослей проводили с площади 0,25 м². Биомассу растений (кг/м²) определяли на площадках по 0,25 м² с последующим пересчетом на квадратный метр (Кулепанов, Жильцова, 2010).

Для оценки обилия макрофитов использовался индекс плотности поселений, ранее предложенный В.А. Броцкой и Л.А. Зенкевичем (1939). Индекс плотности (IP) рассчитывался по следующей формуле:

$$IP = \sqrt{BN} \quad (5)$$

где В – биомасса, кг/м²; N – частота встречаемости макрофитов на станциях, %.

Для определения плотности скоплений морских ежей на каждой водолазной станции отбор проб производили с одной или трех мерных рамок площадью 1 м² каждая, расположенных случайным образом в непосредственной близости друг от друга.

Тип грунта определялся водолазом непосредственно на дне визуально и тактильно по классификации морских осадков (Арзамасцев, Преображенский, 1990). Площадь обследуемого участка составляла от 3 до 100 м² в зависимости от видимости. На отдельных разрезах выполнялась подводная съемка камерой GoPro HERO 3. Угол наклона подводного склона оценивали по расстоянию от уреза воды до глубины 20 м с помощью геоинформационной системы MapInfo Professional.

При определении температурного режима вод к работе привлекались станции, глубина на которых не превышала 25–30 м. Затем отбраковывались недостоверные значения характеристик с применением статистических методов и учетом региональных особенностей побережья Приморья. После этой процедуры проводился расчет средних многолетних месячных значений температуры для глубин 0,5, 10,0 и 20,0 м. Полученные результаты относились к середине месяца. Это обстоятельство позволило определить сроки перехода температуры воды через 0 °С в среднемноголетнем аспекте. Расчет суммы тепла (градусо-дней) осуществлялся согласно методике, которая приводится в работе Г.И. Викторовской и В.И. Матвеева (2000).

ГЛАВА 3 РАЗМЕРНЫЙ СОСТАВ СКОПЛЕНИЙ *S. INTERMEDIUS* В ПРИБРЕЖЬЕ ОТ МЫСА ПОВОРОТНЫЙ ДО МЫСА ЗОЛОТОЙ

Серый морской еж у берегов Приморского края распространен повсеместно, создавая на подходящих субстратах скопления различной плотности. Северо-восточнее мыса Поворотный его поселения тянутся сплошной полосой, за исключением широких бухт и отдельных акваторий с песчаным и илистым дном. Но даже и здесь, на больших глубинах, где влияние волнения моря ослабевает, особей данного вида можно встретить на подвижных грунтах — галечниках, плотных илах и песках.

В отличие от ряда беспозвоночных, например инфузорных моллюсков, формирующих географически четко очерченные поселения, у серого морского ежа выделить отдельные поселения зачастую непросто ввиду непрерывности его распространения. Вместе с тем выявление поселений имеет большое научное и практическое значение. Настоящая работа посвящена выделению участков акватории, которые обладают определенным сходством размерного состава населяющих их ежей, а также определению особенностей размерного состава скоплений *S. intermedius*.

3.1 Выделение участков акватории, различающихся по размерному составу скоплений *S. intermedius*

Для выделения акваторий со сходным размерным составом серых морских ежей все прибрежные воды Приморского края (от мыса Поворотный до мыса Золотой) сначала были разбиты на 92 первичных участка (ПУ) неравной протяженности (рис. 3.1.1). Те участки, где плотность поселений *S. intermedius* была высокой, оказались более короткими. Там, где скопления носили разреженный характер, выделяли более длинные участки с целью формирования приемлемой по объему выборки. Для «нарезки» всей изученной акватории на отдельные элементарные участки использовали данные съемки 2002 г.

По каждому участку за каждый год строили гистограмму размерного состава скоплений ежей. При этом использовали 7 размерных классов: 15–24 мм, 25–34, 35–44, 45–54, 55–64, 65–74, 75 мм и более. Особей с диаметром панциря менее 15 мм не рассматривали, так как мелкоразмерные ежи зачастую прячутся в расщелинах скал, под валунами, среди водной растительности, в друзах двустворчатых моллюсков и прочих укрытиях, в связи с чем плохо учитываются водолазами. Кроме того, не во все сезоны ежи таких размеров хорошо представлены в популяциях. В летне-осенние месяцы (перед нерестом, во время нереста и после него) их количество ограничено. Крупноразмерные экземпляры (75 мм и более) в поселениях также встречаются нечасто. Поэтому они были объединены в один размерный класс.

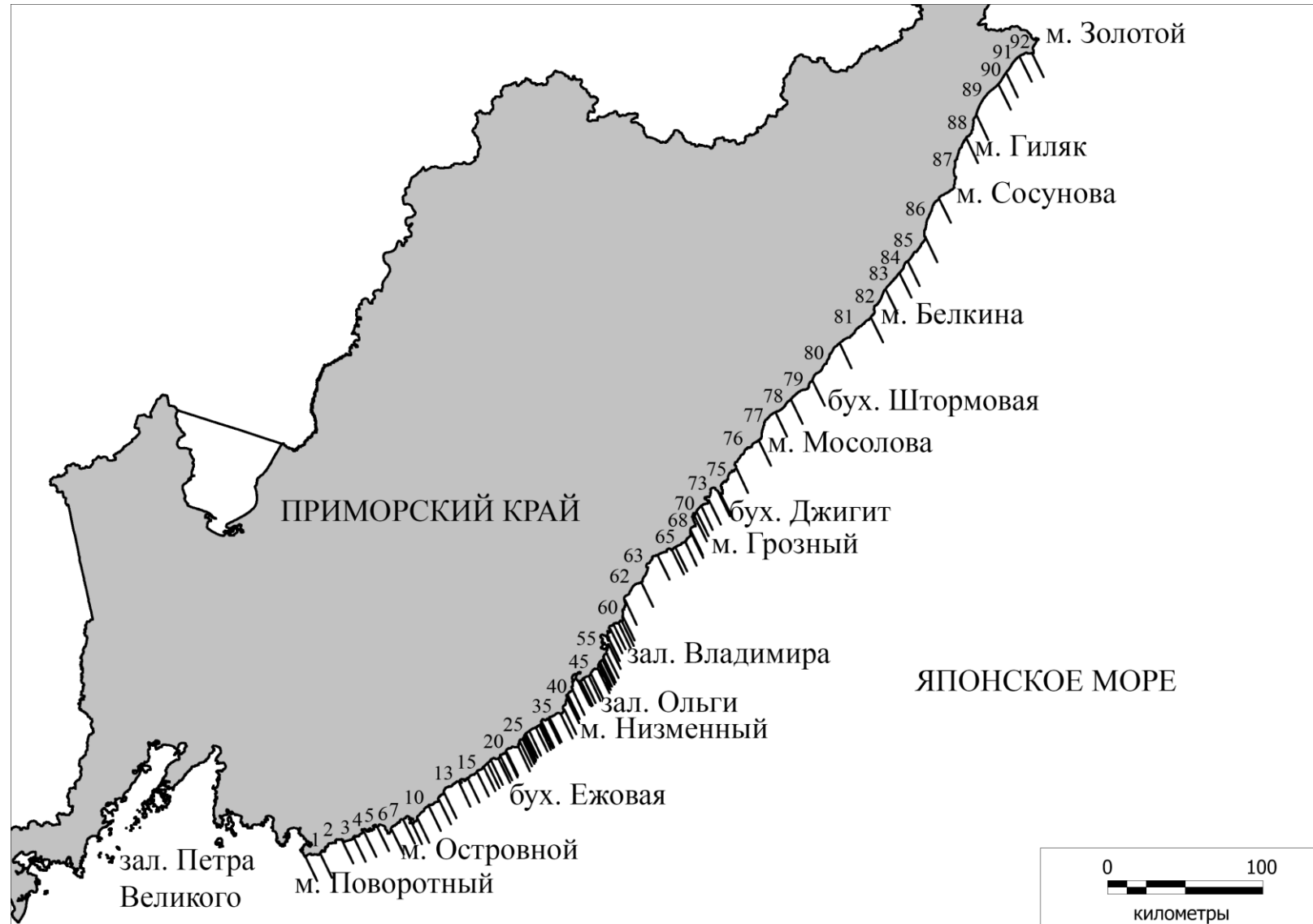


Рис. 3.1.1 Схема разделения акватории от мыса Поворотный до мыса Золотой на отдельные первичные участки

Для дальнейшего анализа были отобраны только те размерные структуры (гистограммы), для построения которых использовалось не менее 100 особей. Размерные структуры (РС) представлялись в виде кумулят, при этом последний разряд (размерный класс) всегда содержал 100 и поэтому мог быть легко отброшен без потери точности. Следовательно, каждая размерная структура представлялась вектором из шести чисел – кумулятивных частот шести размерных классов, выраженных в процентах. Всего было исследовано 905 кумулят.

Для изучения данной выборки использован анализ главных компонент (Андрукович, 1973; Аффифи, Эйзен, 1982). Факторизации подвергали матрицу ковариаций. Оказалось, что первый вектор данной матрицы учитывает 86,17 % общей дисперсии, а на второй приходится 9,70 %. Следовательно, две первые главные компоненты (ГК) учитывают свыше 95 % вариабельности изучаемых размерных структур. Это позволяет отбросить четыре младшие ГК (с третьей по шестую) как малозначачие, и все внимание сосредоточить на первых двух осях. Распределение объектов (кумулят размерного состава) в пространстве первых двух главных компонент представлено на рис. 3.1.2.

Как видно на рис. 3.1.2, точки формируют облако в виде полумесяца, ориентированного «горбушкой» вверх. Такие конфигурации нередко возникают в результате применения анализа соответствий, многомерного шкалирования и других подобных техник и известны как эффект «подковы» (horseshoe) (Джонгман и др., 1999; Podani, Miklos, 2002). Предложены также методы борьбы с этим феноменом (Джонгман и др., 1999). Однако в нашем случае это явление не мешает интерпретации результатов.

Для интерпретации осей пространства главных компонент обычно используют факторные нагрузки (коэффициенты корреляции между исходными переменными и главными компонентами) (Андрукович, 1973; Аффифи, Эйзен, 1982). Факторные нагрузки представлены в табл. 3.1.1.

Таблица 3.1.1

Факторные нагрузки

Размерные классы, мм	Главные компоненты					
	1	2	3	4	5	6
15-24	-0,741	-0,560	0,323	0,169	-0,063	0,016
25-34	-0,926	-0,357	-0,001	-0,098	0,073	-0,023
35-44	-0,986	-0,037	-0,147	-0,013	-0,061	0,031
45-54	-0,958	0,266	-0,016	0,095	0,028	-0,043
55-64	-0,860	0,433	0,243	-0,086	0,033	0,073
65-74	-0,613	0,384	0,403	-0,395	-0,325	-0,230
Собственное значение	2375,74	267,52	67,76	27,55	12,21	6,33
Доля учтенной изменчивости	86,17	9,70	2,46	0,99	0,44	0,23
Накопленная доля	86,17	95,87	98,33	99,33	99,77	100

Как следует из данной таблицы, все факторные нагрузки на первую главную компоненту имеют отрицательный знак и довольно велики по абсолютному значению. Наименьший вклад вносят первый и последний размерные классы, наибольший 3-й размерный диапазон. Факторные нагрузки на вторую ГК «являются в некотором смысле антиподом» факторных нагрузок на первую ГК. Первые три размерных класса имеют отрицательные знаки, три последующих – положительные. При этом недостаточно сильные, но все же наибольшие из имеющихся значений приходятся на первый и пятый размерные диапазоны. Отметим, что такие факторные нагрузки не позволили нам найти разумную интерпретацию главных компонент. Поэтому была предпринята попытка их интерпретации на основе расположения объектов в пространстве главных компонент. Такой способ интерпретации характерен для многомерного шкалирования (Дэйвисон, 1988; Толстова, 2006).

Предварительно каждая гистограмма была визуально отнесена к одному из трех классов: 1) имеющие выраженную одномодальную структуру; 2) имеющие полимодальную конфигурацию; 3) размерные структуры с выровненной центральной частью, образующие «плато» и по форме иногда близкие к равномерному распределению. Кроме того, каждая РС оценивалась по положению условного «центра тяжести»: смещенный влево, в область мелкогабаритных особей; смещенный вправо, в сторону крупногабаритных ежей или располагающийся в центральной части.

На рис. 3.1.2 представлено распределение точек – размерных структур в двумерном пространстве ГК. При этом точки окрашены в соответствии с визуальной классификацией положения центра. Оказалось, что в правой части полумесяца сосредоточены гистограммы с преобладанием крупногабаритных особей (центр тяжести справа, черные точки). В левой части рисунка концентрируются размерные структуры, в которых доминируют мелкогабаритные ежи (центр тяжести слева, серые точки). Наконец, в теле облака расположены точки, чей центр масс близок к центральной части. При этом наиболее выраженные одномодальные гистограммы располагаются по верхнему краю «полумесяца».

На рис. 3.1.3 такое же расположение точек раскрашено в соответствии с визуальной классификацией на одномодальные, полимодальные и размерные структуры с относительно выровненным распределением. Из этого рисунка следует, что в верхней части «полумесяца», по его «горбушке», идут одномодальные гистограммы, в центральной части – сглаженные, без явного доминирования размерных групп (черные точки), а внизу – полимодальные размерные структуры (серые точки).

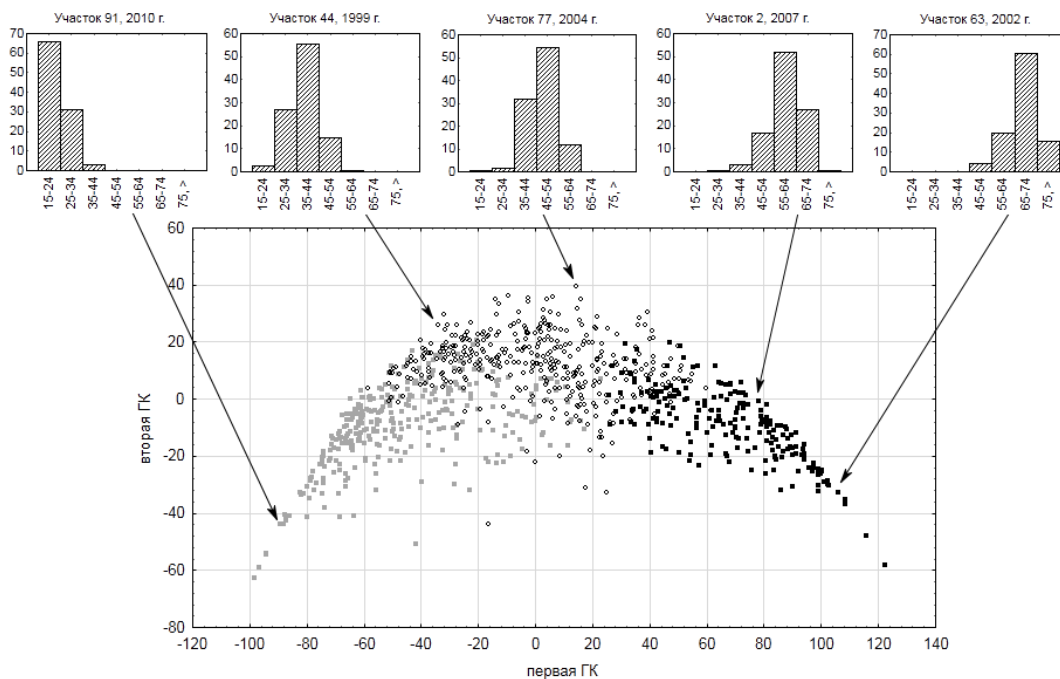


Рис. 3.1.2 Распределение точек – размерных структур в двумерном пространстве ГК: *черные точки* – гистограммы с преобладанием крупноразмерных особей; *серые точки* – размерные структуры, в которых доминируют мелкоразмерные ежи; в теле облака расположены *белые точки* с расположением центра тяжести в средней части гистограммы

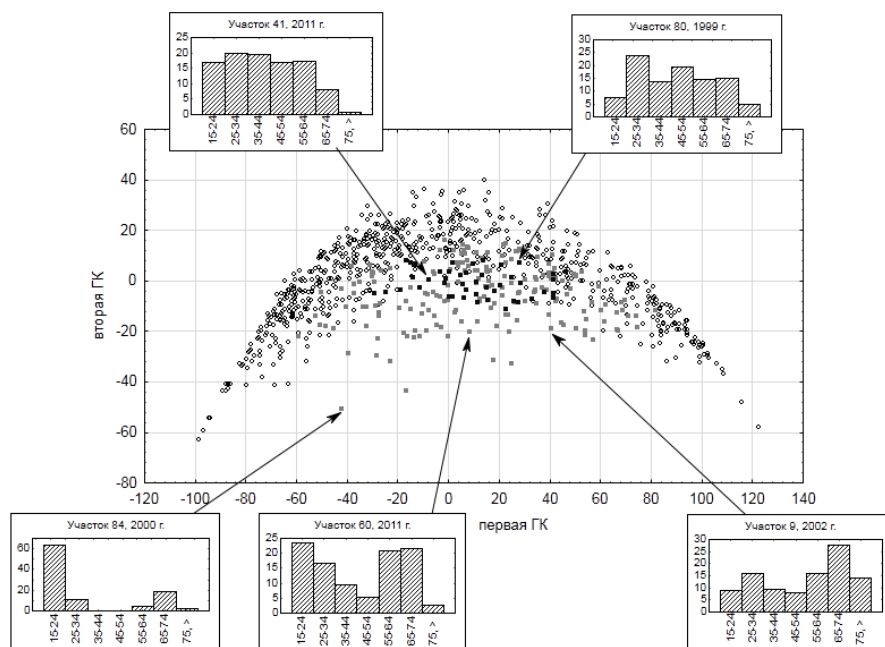


Рис. 3.1.3 Распределение точек – размерных структур в двумерном пространстве ГК в соответствии с визуальной классификацией на одномодальные (*белые точки*), полимодальные гистограммы (*серые точки*) и размерные структуры с относительно выровненным распределением (*черные точки*)

Следовательно, первая главная компонента определяет положение моды на гистограмме, описывая ее смещение слева направо. Интерпретация второй главной компоненты несколько более сложна. Можно заключить, что вторая ГК в некоторой степени описывает контраст между одномодальными и полимодальными гистограммами. Именно «в некоторой степени», поскольку это присуще только центральной части облака точек. На левом и правом краях полумесяца сосредоточены исключительно одномодальные размерные распределения.

Таким образом, анализ главных компонент, выполненный по набору 905 размерных структур, позволил существенным образом снизить размерность пространства признаков с 6 до 2 параметров при незначительной потере точности. Как указывалось выше, две первые главные компоненты учитывают свыше 95 % изменчивости исходной выборки. Кроме того, эти главные компоненты вполне интерпретируемы.

Известно, что точки, представляющие объекты в многомерном пространстве признаков (ПП) и находящиеся в некоторой малой окрестности друг от друга, характеризуются сходными значениями признаков. Аналогично точки-объекты, расположенные в непосредственной близости в пространстве ГК, также характеризуются сходными значениями свойств (Айвазян и др., 1974). На рис. 3.1.4 мы приводим пример сходства размерных структур для двух близлежащих точек.

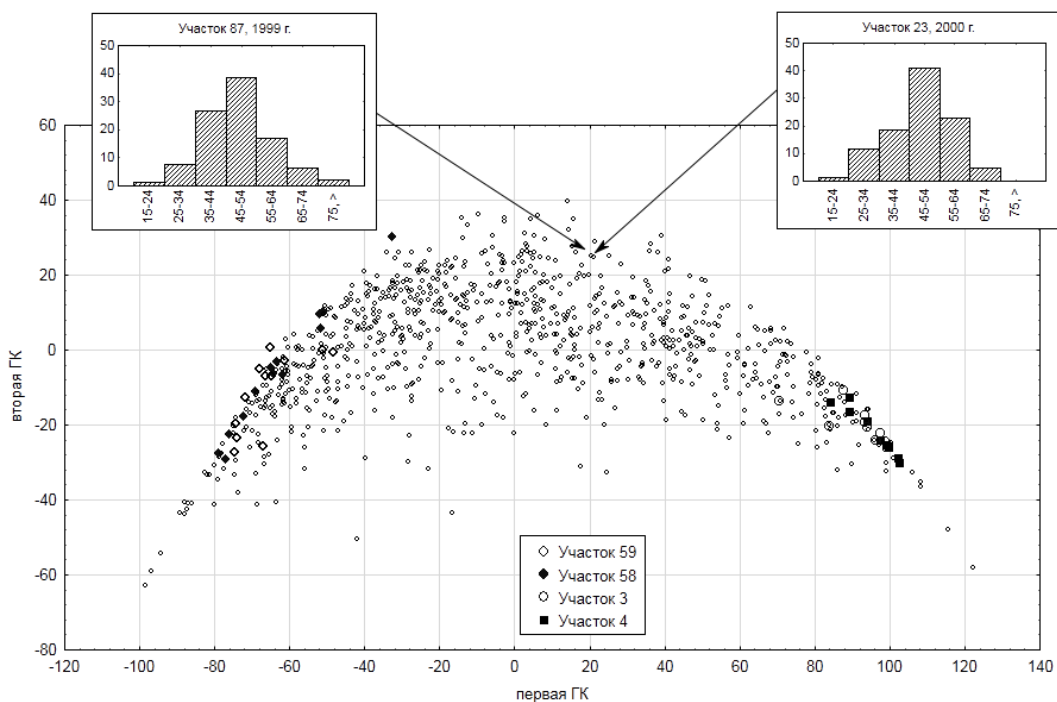


Рис. 3.1.4 Пример сходства размерных структур для двух близлежащих точек в двумерном пространстве ГК

Таким образом, точки в пространстве ГК, которые представляют размерные структуры *S. intermedius*, на конкретном участке в определенный год исследования и при этом занимающие компактные области в пространстве ГК, характеризуются похожими гистограммами. Если РС (гистограммы) для конкретного первичного участка (ПУ), полученные в разные годы, формируют смежную относительно компактную область, то из этого следует, что в течение ряда лет на этом участке сохранялось подобие размерного состава. Аналогично, если размерные структуры (точки) соседних ПУ занимают некую смежную область в пространстве ГК, это означает, что на соседних акваториях обитают близкие в смысле размерного состава поселения морских ежей. Примеры сказанному выше приведены на рис 3.1.4. Таким образом, сопоставляя гистограммы РС на соседних участках в ряду лет, можно выделить акватории (как объединение ПУ), характеризующиеся подобным размерным составом. Эта задача решалась следующим образом. Вычислялись межкластерные расстояния между каждой парой первичных участков как осредненное расстояние Евклида между всеми точками кластеров (Дюран, Оделл, 1977; Мандель, 1988). Такая же процедура выполнялась и для каждого ПУ, чтобы оценить изменчивость размерного состава в ряду лет.

В результате этой процедуры получена симметричная матрица различия (межкластерные расстояния Евклида), где представлено попарное несходство в размерном составе между первичными участками, а на диагонали лежит оценка несходства размерного состава внутри первичных участков. По способу формирования соседние строки и столбцы матрицы представляют смежные (связные) в географическом плане акватории. Надежный и испытанный временем прием анализа такой матрицы состоит в формировании порогового графа для выделения кластеров (Миркин, 1976, 1980). Для выбора величины порога мы анализировали матрицу межкластерных расстояний (осредненных Евклидовых) и отдельно ее диагональные элементы, которые описывают изменчивость размерного состава внутри первичных участков. Такой подход позволил выделить 16 акваторий, обладающих сходством размерного состава в течение исследуемого временного периода. Эти акватории представлены на рис. 3.1.5.

Для верификации полученных результатов мы применили следующий подход. Были построены полигоны размерного состава 16 выделенных акваторий по отдельным годам. При этом учитывались все данные, полученные в период исследования, даже если на отдельном ПУ было измерено менее 100 особей. Кроме того, были построены гистограммы размерного состава для 16 акваторий в годы после 2011 г., вплоть до 2019 г. Обобщенные структуры размерного состава (осредненные по 1999–2019 гг.) представлены на рис. 3.1.6 и 3.1.7.



Рис. 3.1.5 Карта-схема распределения 16 выделенных акваторий, различающихся по размерному составу скоплений *S. intermedius*

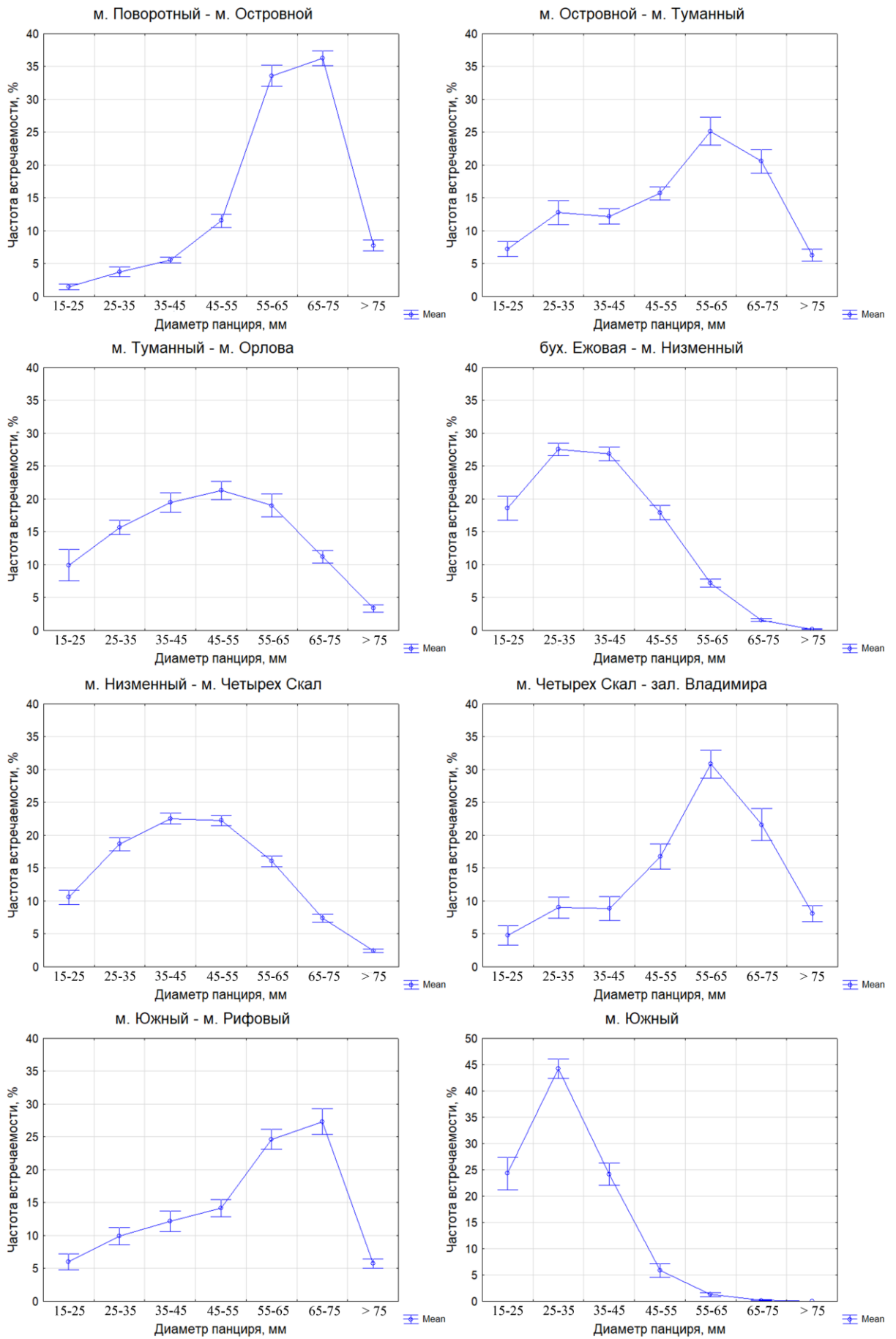


Рис. 3.1.6 Обобщенные гистограммы размерного состава скоплений *S. intermedius* с 1 по 8-й участки

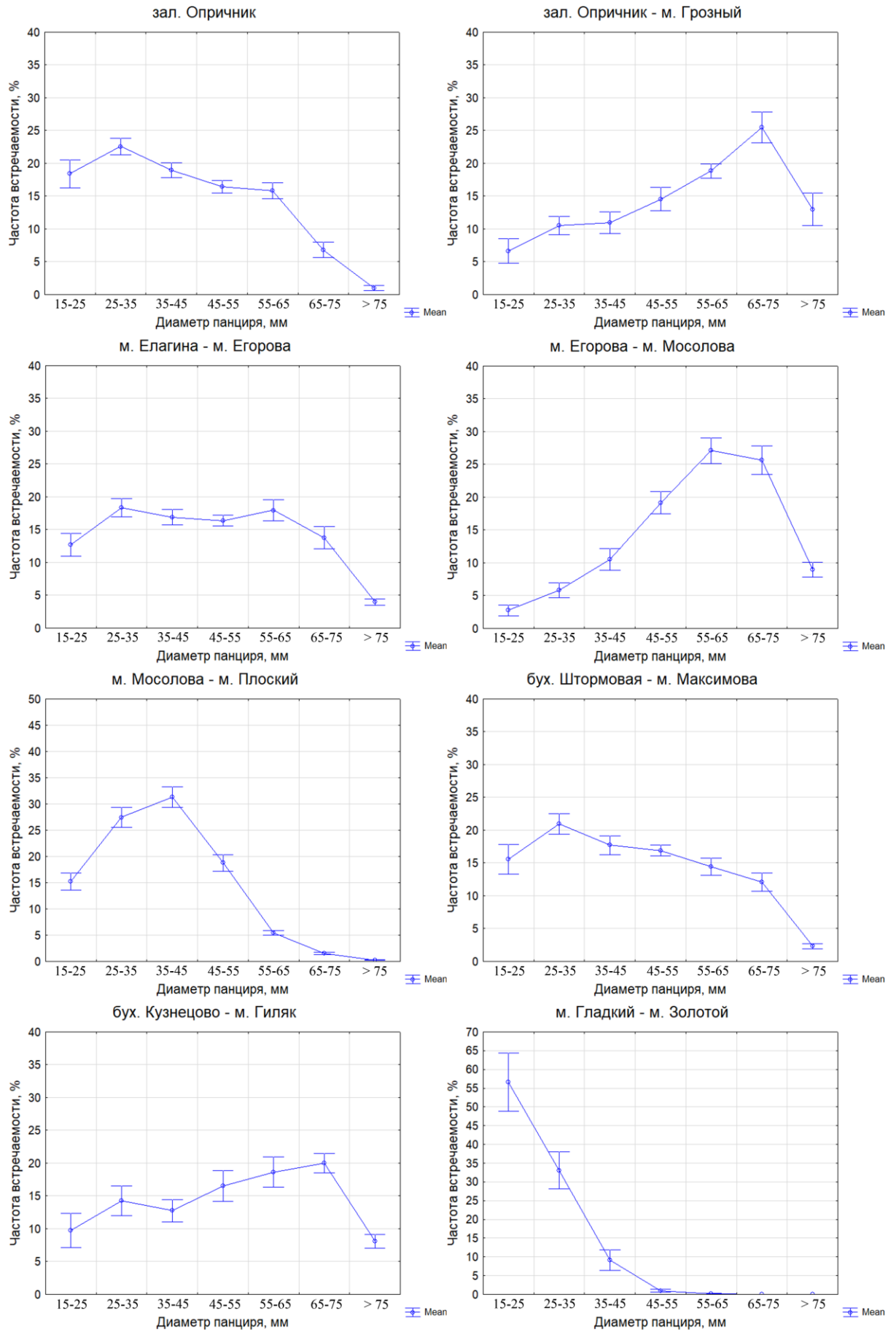
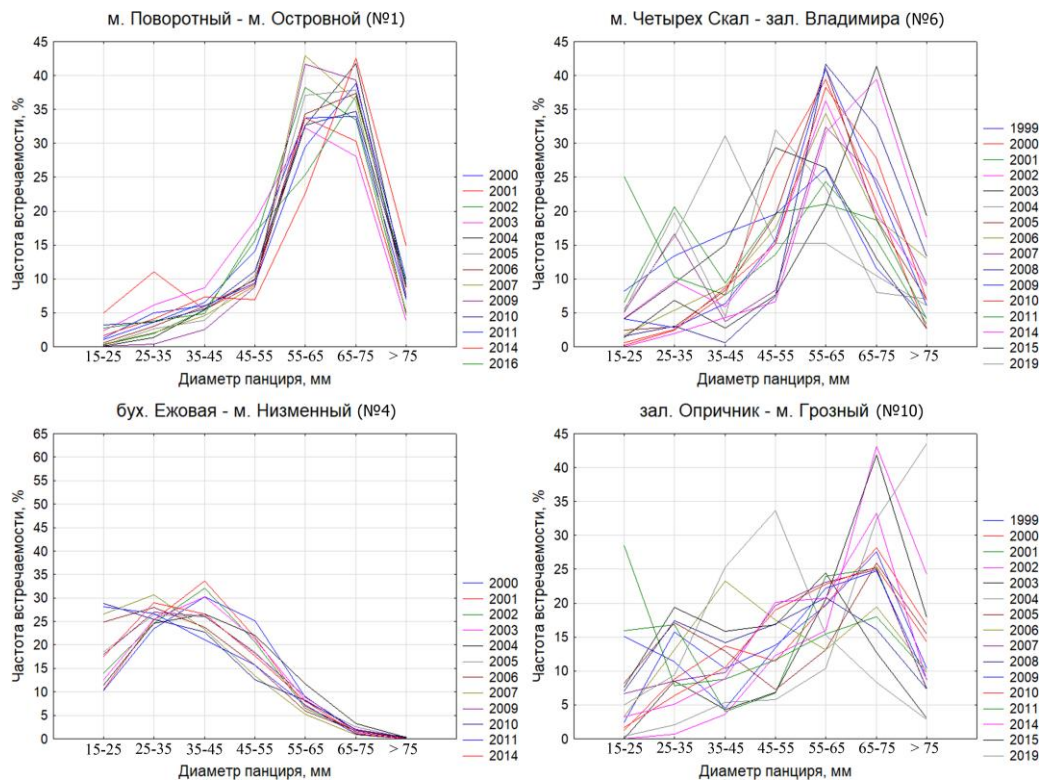


Рис. 3.1.7 Обобщенные гистограммы размерного состава скопления *S. intermedius* с 9 по 16-й участки

Визуальный анализ соответствия гистограмм размерного состава показал, что на некоторых участках размерные структуры из года в год чрезвычайно схожи, для других акваторий это сходство менее выражено. Примеры этого приведены на рис. 3.1.8.



3.1.8 Акватории со сходным размерным составом скоплений ежей в межгодовом аспекте (слева) и участки с нестабильным размерным составом скоплений (справа)

Для количественной оценки изменчивости размерного состава по годам внутри 16 укрупненных акваторий мы использовали два показателя. Сумму дисперсий двух первых главных компонент отдельных ПУ, составляющих одну из 16 обобщенных акваторий. Кроме этого, внутрикластерное осредненное расстояние Евклида между отдельными годами исследования внутри каждой из 16 укрупненных акваторий. При этом сумма дисперсий главных компонент рассчитана для периода 1999–2011 гг., а осредненные расстояния Евклида – для всего доступного нам материала (1999–2019 гг.). Результаты представлены на рис. 3.1.9. Из этого рисунка следует, что два выбранных нами показателя тесно скоррелированы, и, следовательно, закономерности, полученные на изучении массива данных 1999–2011 гг., подтверждаются последующими годами изучения. Кроме того, выявленные 16 акваторий могут быть упорядочены по степени межгодового соответствия размерного состава (рис. 3.1.9). Наилучшее соответствие демонстрируют точки (акватории), расположенные в нижнем левом углу, более изменчивыми в

межгодовом аспекте являются участки (точки), локализующиеся в правом верхнем углу графика. Несомненно, причинами обособления этих акваторий являются природные условия (особенности орографии берегов и подводного ландшафта, температурные условия, волновая нагрузка, биотическое окружение, в особенности состав и обилие водорослевого покрытия, и, может быть другие факторы).

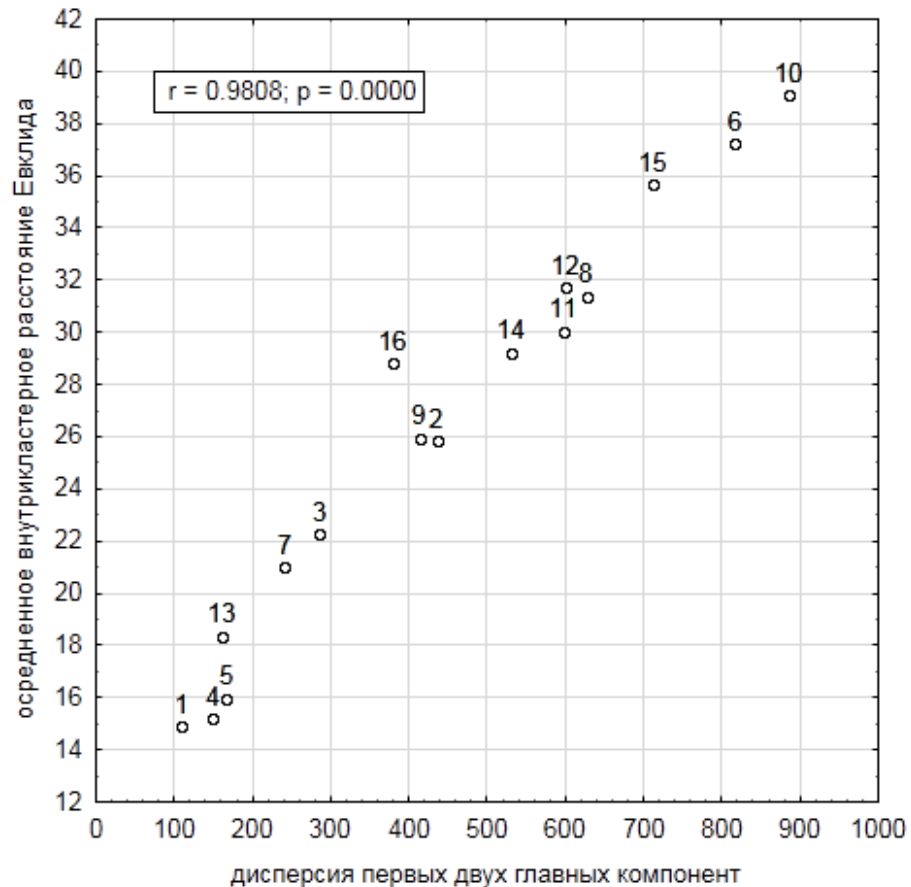


Рис. 3.1.9 Количественная оценка изменчивости размерного состава по годам внутри 16 укрупненных акваторий

3. 2 Особенности размерного состава скоплений *S. intermedius*

Среди 16 участков, выделенных с помощью методики описанной выше, отмечены 6 районов, где модальные группы в большинстве лет исследования были смещены в правую часть графика размерного состава – в область крупных промысловых ежей размером от 55 до 75 мм. Доля особей непромысловых размеров в таких районах была в основном гораздо ниже, чем промысловых. Кроме того, выделены 4 акватории, где модальные группы ежегодно смещены в левую часть графика – в область мелких непромысловых ежей. В этих районах, наоборот, доля непромысловой части скоплений обычно выше, чем доля промысловой.

К районам, где модальные группы ежегодно представлены крупными промысловыми особями, относятся следующие акватории (рис. 3.2.1):

район № 1 – мыс Поворотный – мыс Островной (общая протяженность района (S) 95,1 км);

район № 2 – мыс Островной – мыс Туманный (S=46,5 км);

район № 6 – мыс Четырех Скал – зал. Владимира (S=41,4 км);

район № 8 – мыс Южный – мыс Рифовый (S=57,1 км);

район № 10 – зал. Опричник – мыс Грозный (S=14 км);

район № 12 – мыс Егорова – мыс Мосолова (S=50 км).



Рис. 3.2.1 Карта-схема районов, где в скоплениях *S. intermedius* модальные группы постоянно составляют крупные промысловые ежи размером от 55 до 75 мм

К районам, где модальные группы были постоянно образованы мелкими непромысловыми особями, относятся акватории (рис. 3.2.2):

район № 4 – бух. Ежовая – мыс Низменный (S=82,7 км);

район № 7 – акватория у мыса Южный (S=9,6 км);

район № 13 – мыс Мосолова – мыс Платовый (S=50,9 км);

район № 16 – мыс Гладкий – мыс Золотой (S=44,9 км).



Рис. 3.2.2 Карта-схема районов, где в скоплениях *S. intermedius* модальные группы постоянно образованы мелкими ежами

В районе № 5 – мыс Низменный – мыс Четырех Скал ($S = 66,6$ км) – модальные группы в большинстве лет исследования приходились на область особей средних размерных диапазонов (35–55 мм) (рис. 3.2.3).

На остальных участках положение модальных групп в разные годы нестабильно и широко варьирует. При этом соотношение особей промысловых и непромысловых ежей в таких скоплениях примерно равное или значительно изменяется от года к году. Эти участки мы рассмотрели отдельно (рис. 3.2.4):

район № 3 – мыс Туманный – мыс Орлова ($S = 29,30$ км);

район № 11 – мыс Елагина – мыс Якубовского (мыс Егорова) ($S = 41,13$ км);

район № 14 – бухта Штормовая – мыс Максимова ($S = 99,60$ км);

район № 9 – зал. Опричник ($S = 15,40$ км);

район № 15 – бухта Кузнецово – мыс Гиляк ($S = 87,40$ км).

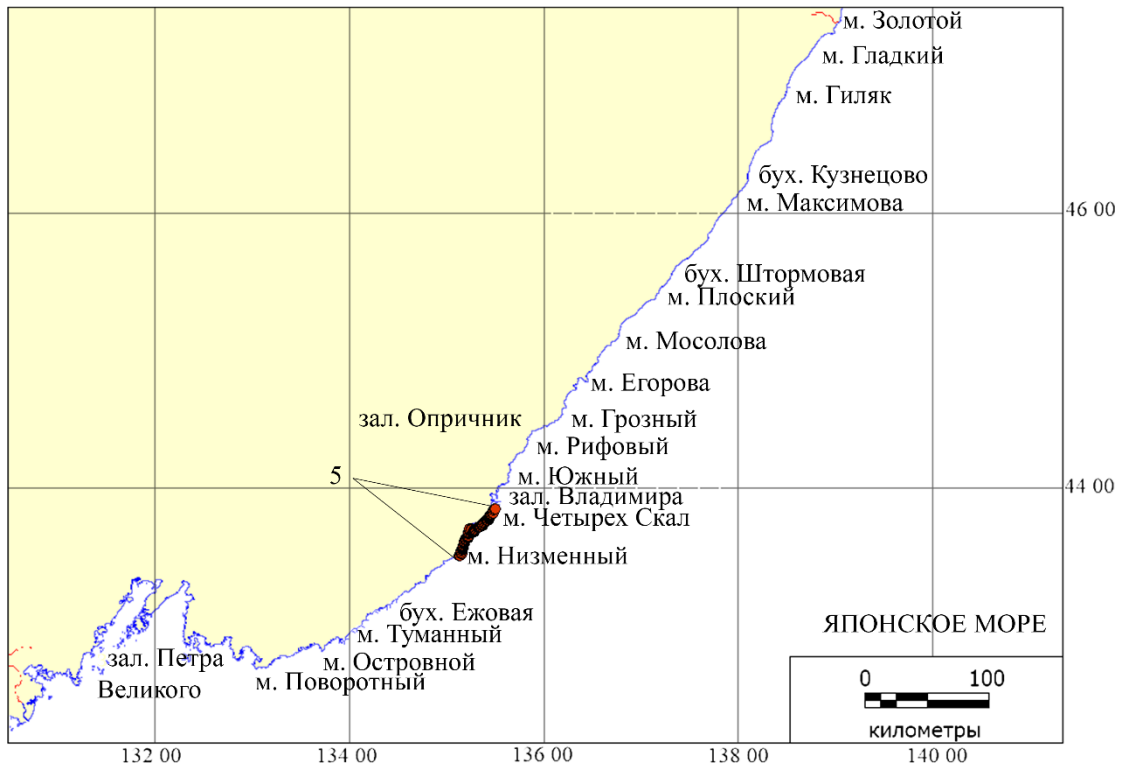


Рис. 3.2.3 Карта-схема района, где в скоплениях *S. intermedius* модальные группы приходились на особей средних размерных диапазонов от 35 до 55 мм



Рис. 3.2.4 Карта-схема районов, где положение модальных групп в скоплениях *S. intermedius* нестабильно

Для выявления особенностей размерного состава скоплений ежей для всех 16 участков построены гистограммы, в которых выборки *S. intermedius* были разделены на 7 размерных классов: 15-24 мм, 25-34 мм, 35-44 мм, 45-54 мм, 55-64 мм, 65-74 мм, а также 75 мм и более. При описании размерного состава скоплений серых морских ежей отдельное внимание уделялось величине доли самых мелких (размером от 15 до 25 мм) и самых крупных особей (размером более 75 мм). Учитывая большой период сбора данных (20 лет), для проведения сравнительного анализа размерных параметров разных скоплений *S. intermedius* были рассчитаны среднеголетние значения доли промысловых ежей (табл. 3.2.1), доли самых мелких и крупных особей, размерных классов 15–25 и >75 мм (табл. 3.2.2; 3.2.3), а также средние размеры животных за весь период исследований (табл. 3.2.4).

Рассмотрим особенности размерной структуры скоплений *S. intermedius* в районах, где модальные группы обычно представлены крупными ежами размером 55–65 и 65–75 мм (рис. 3.2.5 а, б).

На акватории от мыса Поворотный до мыса Островной (район № 1) кривые размерного ряда почти во все годы исследования были унимодальными. Модальная группа приходилась либо на особей размером 55-65 мм (средняя доля 33,6%), либо размером – 65-75 мм (средняя доля 36,3%) (рис. 3.2.5 а). При этом с 2010 г. наблюдалась тенденция к преобладанию ежей размером 65–75 мм. Доля особей в размерных классах диапазона от 15 до 45 мм была гораздо ниже, чем доля более крупных животных. В сравнении с другими акваториями, где модальные группы были представлены крупными особями промысловых размеров, данный район характеризуется наиболее стабильным состоянием размерного состава *S. intermedius* в межгодовом аспекте (3.2.5, а).

На остальных пяти участках модальные группы также в основном наблюдались в области крупных животных размером от 55 до 75 мм, однако в отдельные годы они смещались за пределы данного диапазона. Доля ежей в каждом размерном классе варьировала в более широких пределах, чем на участке №1. Кроме того, на кривых размерного состава периодически отмечались второстепенные пики численности ежей, приходящиеся на область животных промысловых размеров.

В районе от мыса Островной до мыса Туманный (№ 2) модальные группы в 8 годах из 13 были представлены крупными особями размером 55–65 мм (рис. 3.2.5, а). В 2005 и 2010 гг. кривые размерного состава были бимодальными, с модами – 45-55 мм и 65-75 мм в 2005 г. и 25-35 мм и 55-65 мм в 2010 г. Здесь в отдельные годы отмечаются плотные скопления мелких ежей размером 25–35 мм, составляющие второстепенные пики численности на кривых размерного состава в большинстве лет исследования и модальные группы в 2000 и 2011 гг. (рис. 3.2.5, а).

На участке от мыса Четырех Скал до зал. Владимира (№ 6) так же, как и в предыдущем районе, модальные группы обычно составляли крупные промысловые особи в основном размером 55–65 мм (рис. 3.2.5, а). В 2014 и 2015 гг. мода была образована животными размером 65–75 мм, а в 2003 и 2004 гг. размером 45–55 мм. Только в 2019 г. моду составляли непромысловые ежи размером 35–45 мм. В 2001 и 2011 гг. распределение было бимодальным с модами в 2001 г. 25–35 и 55–65 мм, а в 2011 г. – 15–25 и 55–65 мм. В 7 годах исследования из 15 в размерном составе *S. intermedius* выделялись второстепенные пики, приходящиеся в основном на размерный класс 25–35 мм.

На акватории от мыса Южный до мыса Рифовый (№ 8) в 8 годах из 16 (с 2001 по 2006 г., а также в 2011 и 2015 гг.) модальная группа была представлены особями размером 65–75 мм (рис. 3.2.5, а). В 2000, 2008, 2009 и 2014 гг. модальную группу образовывали животные размером 55–65 мм, в остальные годы доли особей модальных размерных классах 55–65 и 65–75 мм были примерно равными. Лишь в 2019 г. в скоплениях преобладали непромысловые ежи размером 35–45 мм. На кривых размерного состава данного района постоянно выделялись второстепенные моды, приходящиеся на мелких животных с диаметром панциря от 15 до 45 мм.

В районе от зал. Опричник до мыса Грозный (№ 10) постоянно преобладали *S. intermedius* размером 65–75 мм (в 10 годах из 16). В 2004 г. модальная группа была образована особями размером >75 мм, в 2015 г. – размером 55–65 мм, а в 2019 г. – 45–55 мм. В 2006 и 2011 гг. в скоплении преобладали непромысловые ежи с диаметром панциря 35–45 и 15–25 мм, соответственно (рис. 3.2.5, а). Второстепенные пики численности в основном приходились на ежей размером 25–35 мм. Среди всех шести участков средняя доля особей размером более 75 мм здесь была самой высокой (рис. 3.2.5, б).

На акватории от мыса Егорова до мыса Мосолова (№ 12) модальные группы обычно были образованы особями размером 55–65 мм (в 2000, 2002, 2006, 2008–2010 гг.) и 65–75 мм (в 2001, 2005, 2014 и 2015 гг.) (рис. 3.2.5, а). В 2004 и 2011 гг. доля ежей в этих размерных классах была примерно равной. В отдельные годы мода была представлена *S. intermedius* размером 45–55 мм (1999, 2003 и 2007 г.). В 2019 г. модальную группу составляли ежи размером 35–45 мм. Второстепенные пики численности животных, приходящиеся на размерные классы 25–35 и 15–25 мм, наблюдались в 2005, 2007 и 2011 гг.

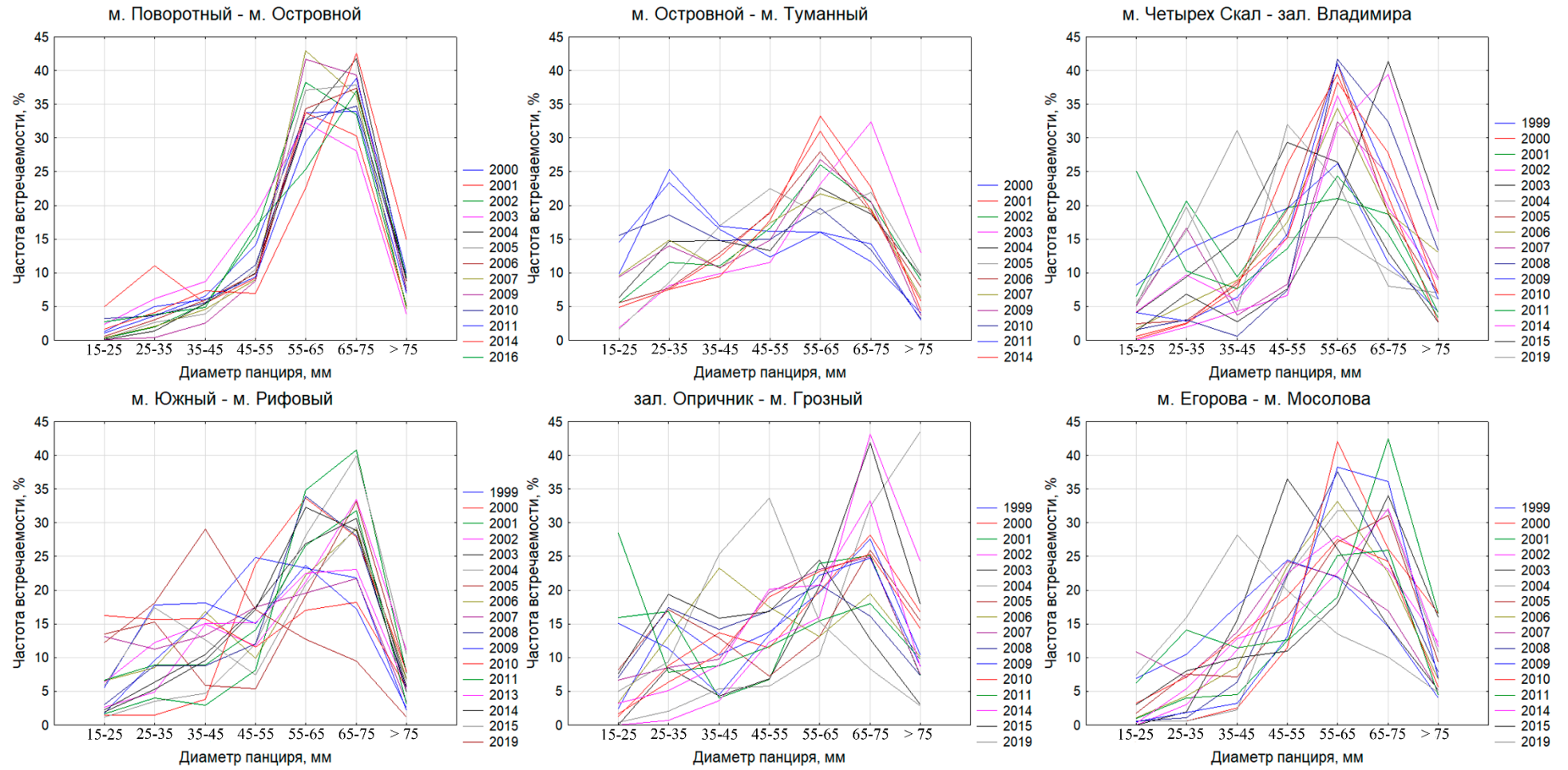


Рис. 3.2.5 (а)

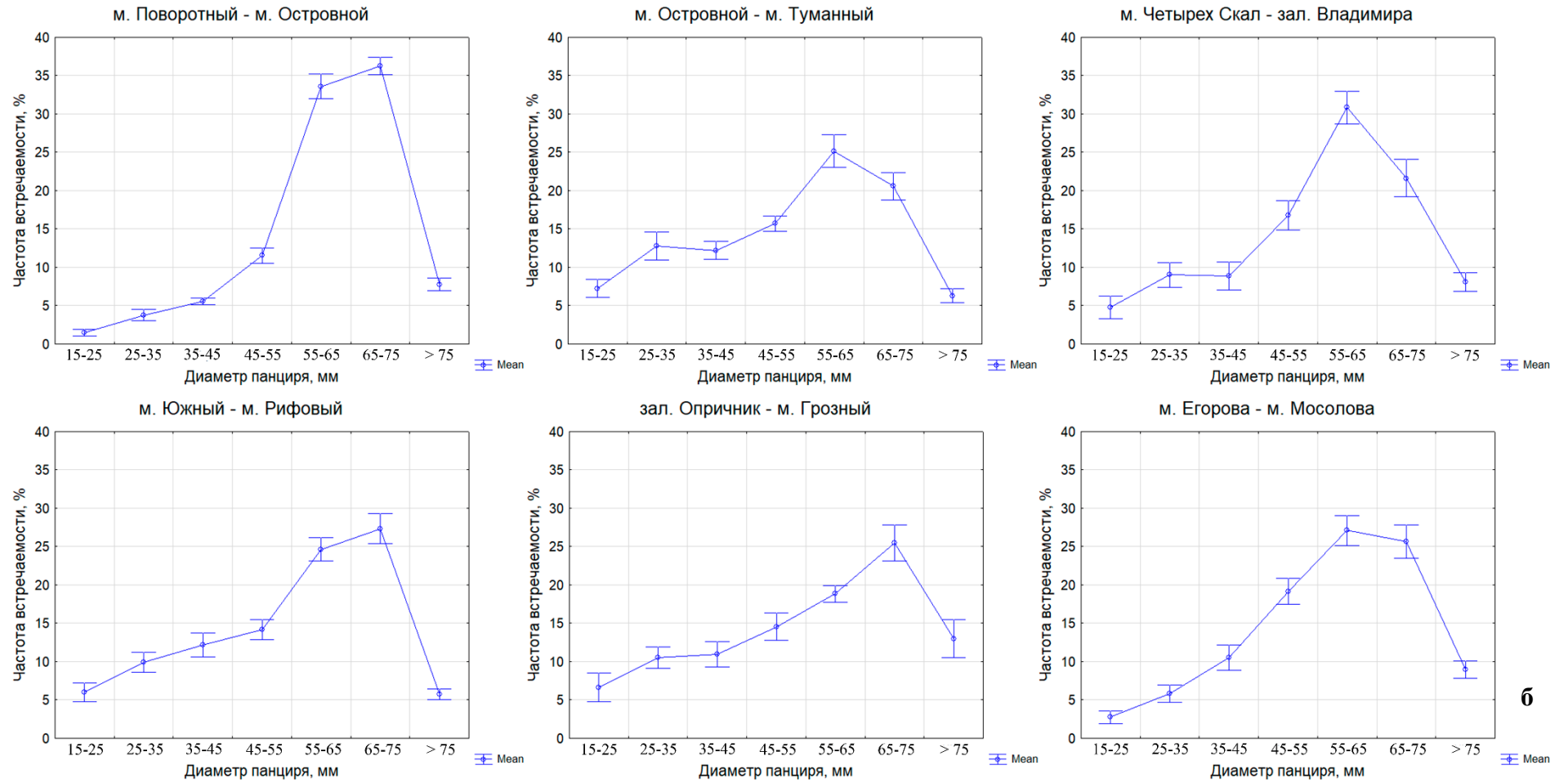


Рис. 3.2.5. Размерный состав скоплений *S. intermedius* (а), и обобщенные гистограммы размерного состава со стандартной ошибкой среднего в районах, где модальные группы в основном представлены особями промысловых размеров (б)

Характерной особенностью всех шести выделенных участков является сравнительно низкая доля особей непромысловых размеров. По среднемноголетним данным она варьировала от 10,8 % в районе мыс Поворотный – мыса Островной до 34,1 % в районе мыс Островной – мыс Туманный (табл. 3.2.1). На участке № 1 доля непромысловых ежей в разные годы исследования изменялась от 3,0 до 21,6 %. В остальных районах их доля варьировала в гораздо больших пределах, превышая в некоторые годы 50 %. Крупные скопления особей размером 15–25 мм на всех шести акваториях обычно встречались лишь в отдельные годы. В разных районах по среднемноголетним данным доля особей размером 15–25 мм варьировала от 1,5 % на участке № 1 до 6,6 % на участке № 10 (табл. 3.2.2). Максимальная доля мелких ежей – 29 % – была отмечена в районе № 12. Доля крупных экземпляров *S. intermedius* размером более 75 мм в пробах этих шести районов была обычно выше, чем на остальных акваториях (табл. 3.2.3). В среднем по районам она изменялась от 5,7 % на участке № 8 до 13,0 % на участке № 10.

Таблица 3.2.1

Среднемноголетняя доля непромысловых ежей на разных участках, %

№ района	Кол-во лет набл.	Среднее	Медиана	Минимум	Максимум	Стандарт. откл.	Ошибка средней
1	13	10,81	11,28	3,02	21,58	4,88	1,35
2	12	34,06	31,12	19,92	54,38	11,81	3,41
3	12	45,11	45,65	29,50	64,92	9,02	2,60
4	12	71,63	70,97	62,50	80,45	5,30	1,53
5	15	51,82	54,52	32,81	59,67	7,37	1,90
6	16	22,64	17,91	5,25	53,01	14,28	3,57
7	17	94,25	95,16	84,34	97,99	3,27	0,79
8	17	28,16	27,73	6,65	59,52	14,32	3,47
9	16	59,93	61,81	40,41	75,08	10,64	2,66
10	16	28,13	29,72	4,35	45,12	12,96	3,24
11	16	47,92	49,88	28,13	76,91	13,07	3,27
12	16	19,11	16,97	3,41	51,57	13,14	3,28
13	16	74,03	74,46	61,14	88,03	7,10	1,77
14	16	54,23	50,70	37,86	75,21	12,24	3,06
15	14	36,75	36,36	4,78	65,38	15,15	4,05
16	8	98,86	99,45	97,14	100,00	1,21	0,43

Среднемноголетняя доля ежей размером 15–25 мм на разных участках, %

№ района	Кол-во лет набл.	Среднее	Медиана	Минимум	Максимум	Стандарт. откл.	Ошибка средней
1	13	1,48	1,12	0,12	5,00	1,49	0,41
2	12	7,48	6,00	1,69	15,54	4,42	1,28
3	12	9,95	7,93	1,85	30,00	8,33	2,40
4	12	18,40	17,71	10,28	28,82	7,04	2,03
5	15	10,58	9,69	1,47	19,15	4,45	1,15
6	16	4,75	4,08	0,00	25,08	5,93	1,48
7	17	24,97	22,93	1,20	53,46	13,29	3,22
8	17	6,01	5,55	1,19	16,21	4,88	1,18
9	16	18,42	17,12	4,33	36,10	8,51	2,13
10	16	6,64	4,13	0,00	28,49	7,58	1,89
11	16	12,67	11,27	2,35	29,40	6,99	1,75
12	16	2,76	1,04	0,00	10,90	3,33	0,83
13	16	15,25	16,41	4,16	26,18	6,51	1,63
14	16	15,56	14,15	4,95	32,45	8,91	2,23
15	14	9,75	6,34	0,30	26,65	9,79	2,62
16	8	56,67	57,15	26,07	87,20	21,92	7,75

Таблица 3.2.3

Среднемноголетняя доля ежей размером более 75 мм на разных участках, %

№ района	Кол-во лет набл.	Среднее	Медиана	Минимум	Максимум	Стандарт. откл.	Ошибка средней
1	13	7,77	7,76	3,82	14,83	2,92	0,81
2	12	6,58	6,04	2,98	12,94	3,17	0,92
3	12	3,38	2,98	1,18	7,44	1,93	0,56
4	12	0,21	0,21	0,02	0,46	0,14	0,04
5	15	2,49	2,29	0,85	4,23	1,12	0,29
6	16	8,10	6,91	2,64	19,31	4,95	1,24
7	17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
8	17	5,74	5,50	1,16	11,09	2,76	0,67
9	16	1,00	0,51	0,00	5,50	1,56	0,39
10	16	12,99	9,92	2,87	43,57	9,89	2,47
11	16	3,98	4,10	1,22	7,70	1,98	0,50
12	16	8,97	7,38	3,98	16,56	4,46	1,12
13	16	0,27	0,06	0,00	1,32	0,40	0,10
14	16	2,32	2,19	0,28	6,02	1,49	0,37
15	14	8,09	9,36	1,49	13,16	4,04	1,08
16	8	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Для акваторий, где модальные группы обычно образованы промысловыми ежами, были характерны наиболее крупные средние размеры животных. По среднемноголетним данным они варьировали от 51,6 мм на участке № 2 до 60,7 мм на участке №1 (табл. 3.2.4).

Максимальные размеры серых ежей изменялись от 90 мм в районах № 8 и 12 до 95 мм в районе № 6. Учитывая большую протяженность выделенных участков (от 15,4 до 95,1 км), нами также были проанализированы максимальные размеры ежей на каждом разрезе. Как видно на рис. 3.2.6, в исследуемых районах преобладали разрезы с максимальными размерами ежей в пробах более 75 мм.

В отдельной категории рассмотрены районы, где положение модальных групп во все годы исследования приурочено к левой части полигонов размерного состава *S. intermedius*, к размерному диапазону 15–45 мм. В отличие от участков, где модальные группы в основном приходились на крупных особей размером 55–75 мм, в этих районах доля непромысловых ежей гораздо выше, чем промысловых. Кроме того, данные акватории характеризуются более стабильным размерным составом, чем рассмотренные ранее, что отчасти связано с меньшим размерным диапазоном ежей в этих скоплениях.

Таблица 3.2.4

Среднемноголетние размеры ежей на разных участках, мм

№ района	Кол-во лет набл.	Среднее	Медиана	Минимум	Максимум	Стандарт. откл.	Ошибка средней
1	13	60,74	61,16	56,29	63,33	2,16	0,60
2	12	51,60	53,18	44,00	59,07	4,66	1,34
3	12	46,62	47,20	38,01	51,89	3,47	1,00
4	12	37,18	37,31	33,66	40,54	2,31	0,67
5	15	44,18	43,88	41,15	50,76	2,58	0,67
6	16	55,27	56,59	45,98	64,68	5,97	1,49
7	17	30,76	30,84	26,64	37,36	2,55	0,62
8	17	53,98	54,27	42,91	61,88	5,07	1,23
9	16	40,84	40,79	34,09	49,64	4,33	1,08
10	16	55,15	53,80	46,06	69,07	6,70	1,68
11	16	46,21	45,27	34,98	54,46	5,22	1,30
12	16	56,96	58,72	46,34	63,04	4,94	1,23
13	16	37,15	36,59	33,78	40,98	2,28	0,57
14	16	43,33	44,22	34,32	50,78	4,83	1,21
15	14	50,75	52,97	40,37	57,59	5,28	1,41
16	8	24,67	24,55	20,44	30,15	3,38	1,19

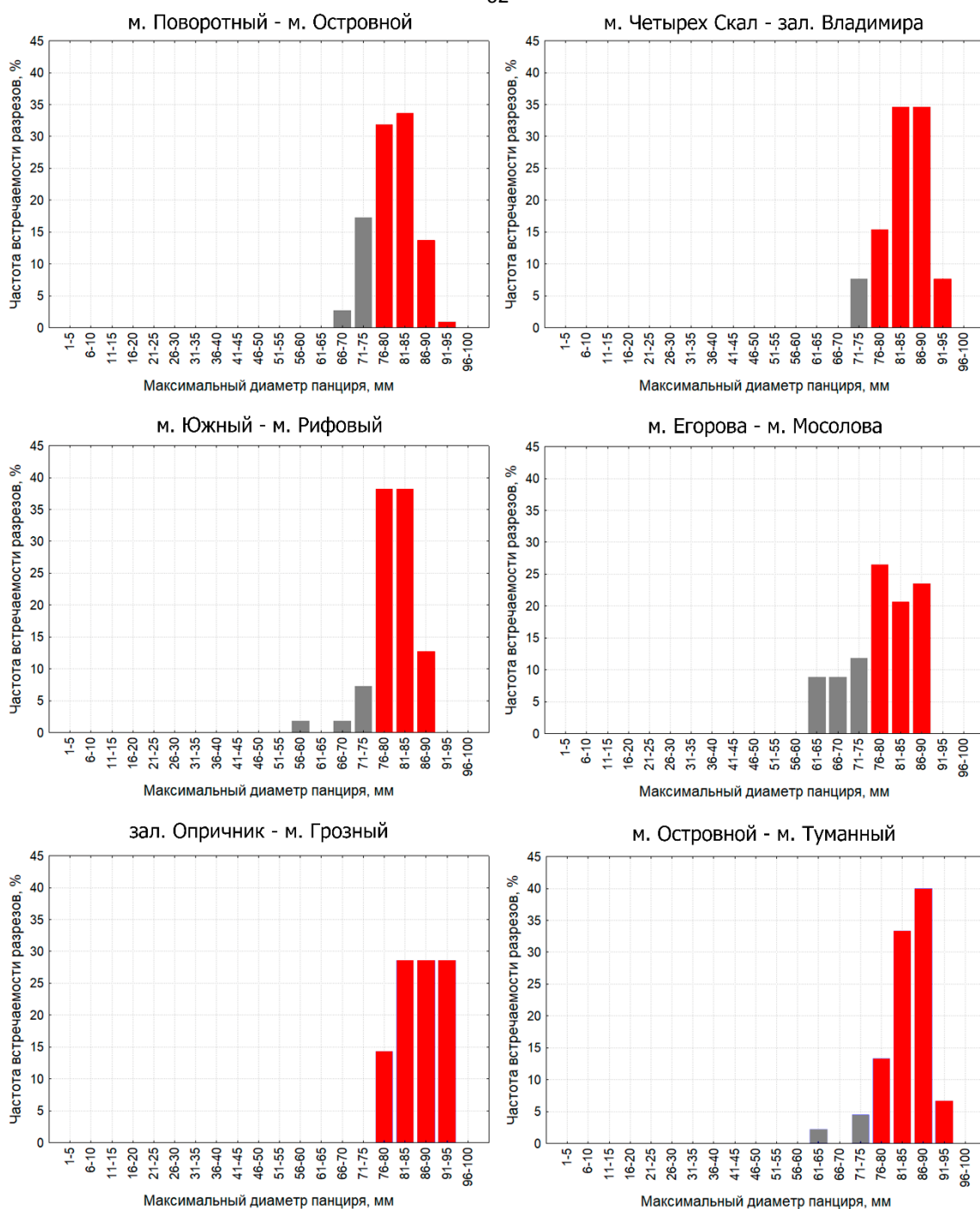


Рис. 3.2.6 Распределение частоты встречаемости разрезов по максимальным размерам *S. intermedius* в районах, где модальные группы в основном представлены особями промысловых размеров.

На участке от бухты Ежовая до мыса Низменный в период до 2004 г. модальные группы были представлены размерными классами 35–45 мм (со средней долей 26,9 %), а с 2006 г. – 25–35 мм (со средней долей 27,6 %), в 2005 и 2009 гг. соотношение между этими модальными размерными группами было примерно равное (рис. 3.2.7, а). Второстепенные пики не наблюдались. Во все годы исследования преобладали особи непромысловых размеров со

средней долей 71,6 %. Данный район, так же как и участок № 1, характеризуется наиболее стабильной размерной структурой скоплений. Наибольшие значения ошибки средней доли наблюдались в размерном классе 15–25 мм. Доля ежей размером более 55 мм была постоянно низкой (рис. 3.2.7, б).

У мыса Южный в большинстве лет модальные группы были образованы особями размером 25–35 мм (со средней долей 44,2 %). В 2007, 2010 и 2011 гг. мода была представлена ежами размером 15–25 мм, а в 2014 г. – 35–45 мм (рис. 3.2.7, а). Доля самых мелких ежей размером 15–25 мм, как и в районе № 4, значительно варьировала в межгодовом аспекте, о чем свидетельствуют высокие значения показателей изменчивости средней (3.2.7, б; табл. 3.2.2). В размерном классе 45–55 мм наблюдалось резкое снижение доли *S. intermedius*, в среднем доля промысловых особей на этой акватории составляла всего 5,7%.

На участке от мыса Мосолова до мыса Плоский модальную группу в основном составляли особи размером 35–45 мм (со средней долей 31,3 %), в 2002, 2006, 2008, 2015 и 2017 гг. мода была образована особями размером 25–35 мм (со средней долей 27,5 %), в 2005 г. 45–55 мм (рис. 3.2.7, а). В 2005, 2009 и 2010 гг. зафиксированы второстепенные пики численности, приходящиеся на *S. intermedius* размером 15–25 мм. Доля непромысловых ежей была примерно такой же, как и в районе бухта Ежовая – мыс Низменный – 74 %.

На участке от мыса Гладкий до мыса Золотой с 2000 по 2003 г. модальная группа приходилась на особей размером 15–25 мм (со средней долей 56,7 %) (рис. 3.2.7). В 2004, 2005 и 2013 гг. мода была образована особями размером 25–35 мм (со средней долей 33,1 %). Доля непромысловых ежей по среднемноголетним данным составляла 98,9 % (см. табл. 3.2.1). Ежи размером более 45 мм здесь практически не встречались.

Характерной особенностью выделенных участков (№ 4, 7, 13 и 16) является сравнительно высокая доля животных размером 15–25 мм, которая по среднемноголетним данным изменялась от 15,2 в районе № 13 до 56,7% в районе № 16 (см. табл. 3.2.2). При этом в этом размерном классе отмечены наибольшие значения стандартного отклонения, что, вероятно, связано с межгодовыми различиями величины пополнения.

Особи размером более 75 мм на всех четырех акваториях почти не встречались (см. табл. 3.2.3). В районе № 4 доля таких ежей в среднем составила 0,2 %, а в районе № 13 — 0,3 %, при этом крупные экземпляры попадались в выборки лишь в некоторые годы исследования, максимальная их доля составила всего 1,3 %. На участке № 7 размеры ежей не превышали 75 мм, доля экземпляров размером 65–75 мм составляла здесь в среднем 0,2 %. На участке № 16 наибольшая размерная группа была представлена особями размером 55–65 мм со среднемноголетней долей 0,2 %.

Средние размеры *S. intermedius* на участках № 4, 7, 13 и 16 были низкими и по среднемноголетним данным варьировали по районам от 24,7 мм в районе № 16 до 37,2 мм в районе № 4 (см. табл. 3.2.4). На участке № 4 и № 13 размеры самых крупных особей составляли 90 и 81 мм, соответственно, однако на большинстве разрезов максимальные размеры ежей в этих районах не превышали 75 мм (рис. 3.2.8). На участке № 7 максимальный размер ежей составил 71 мм, а на участке № 16 всего 63 мм.

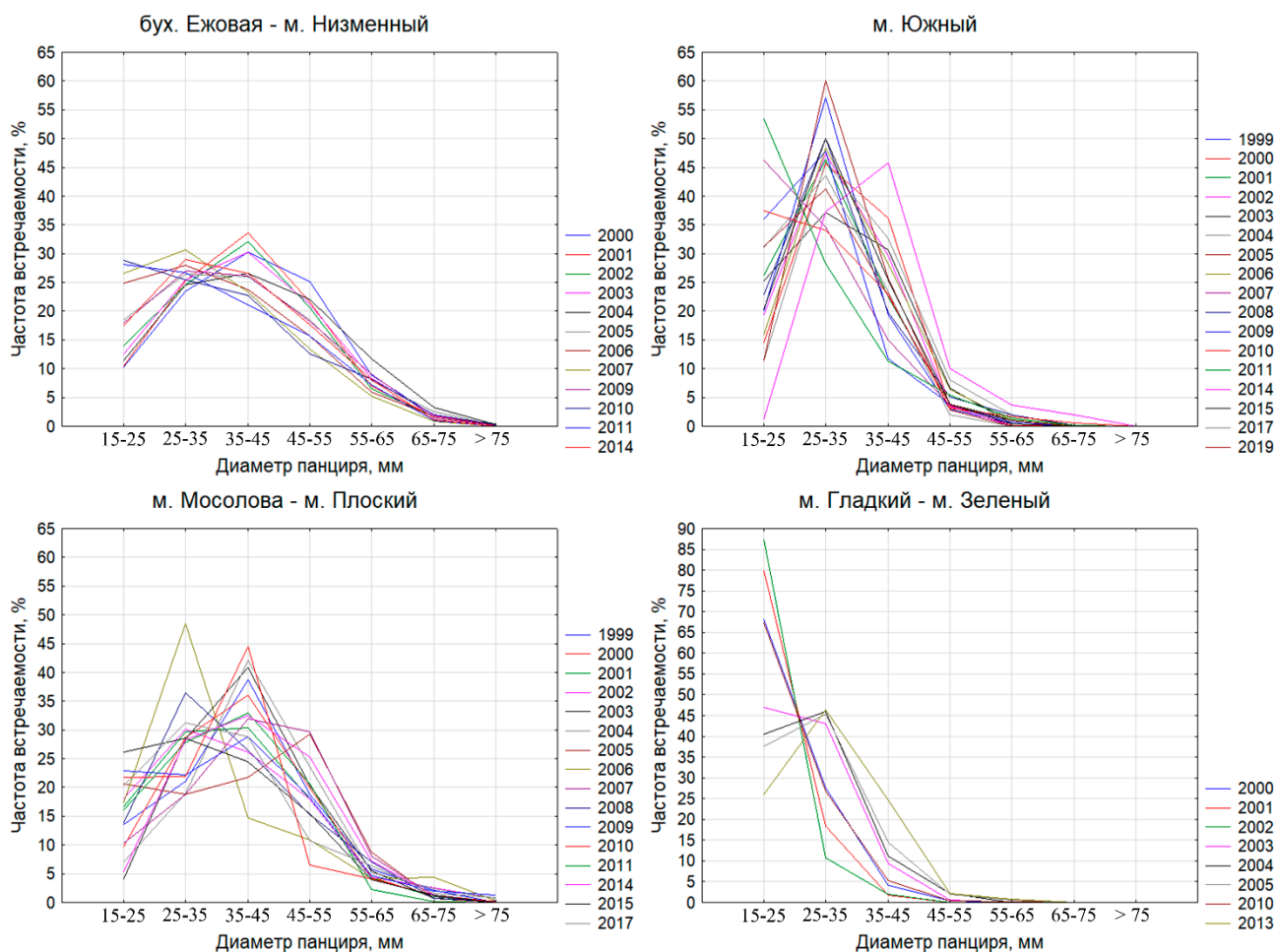


Рис. 3.2.7 (а)

а

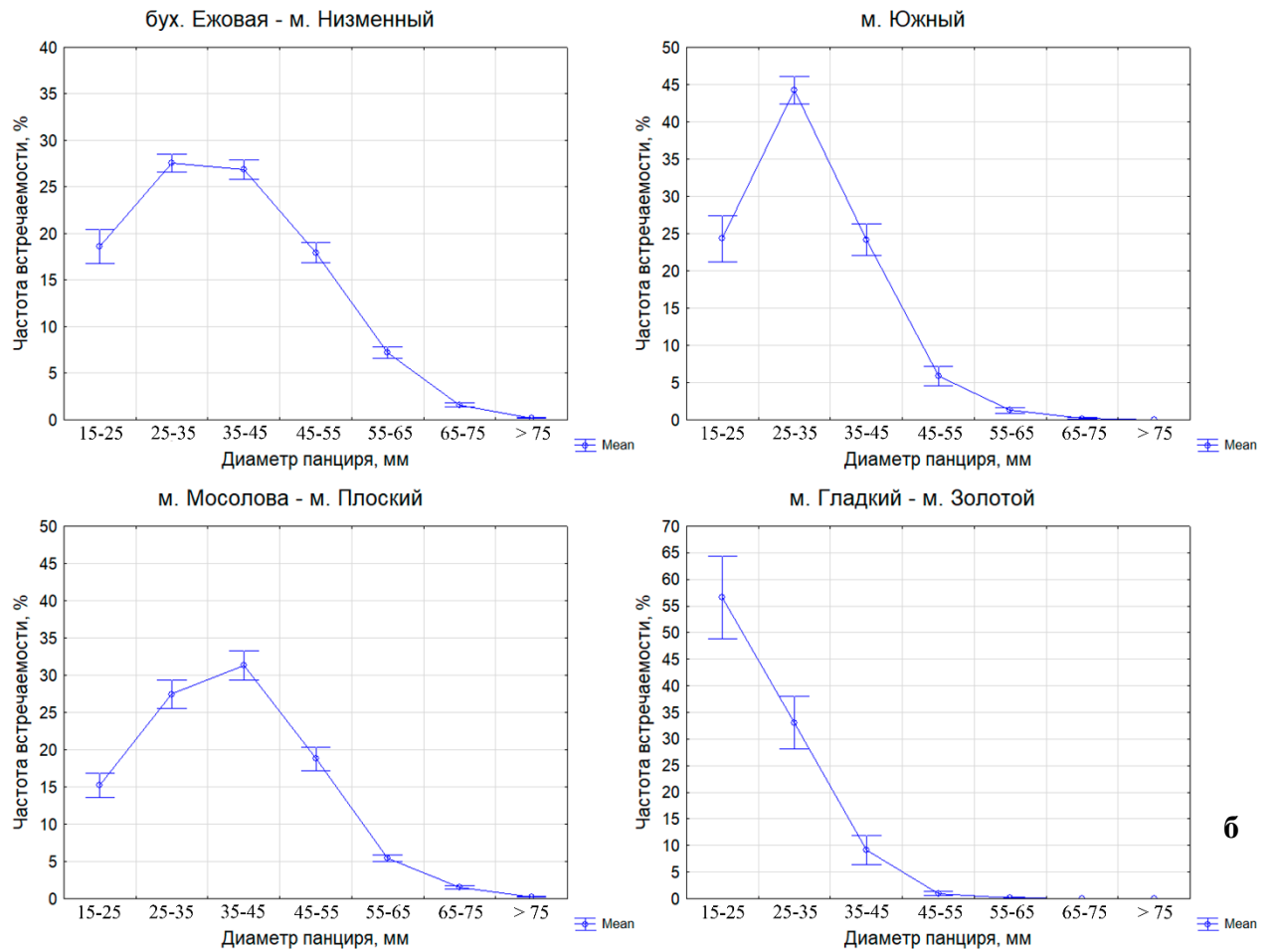


Рис. 3.2.7 Размерный состав скоплений *S. intermedius* (а), и обобщенные гистограммы размерного состава со стандартной ошибкой среднего в районах, где модальные группы в основном представлены мелкими особями (б)

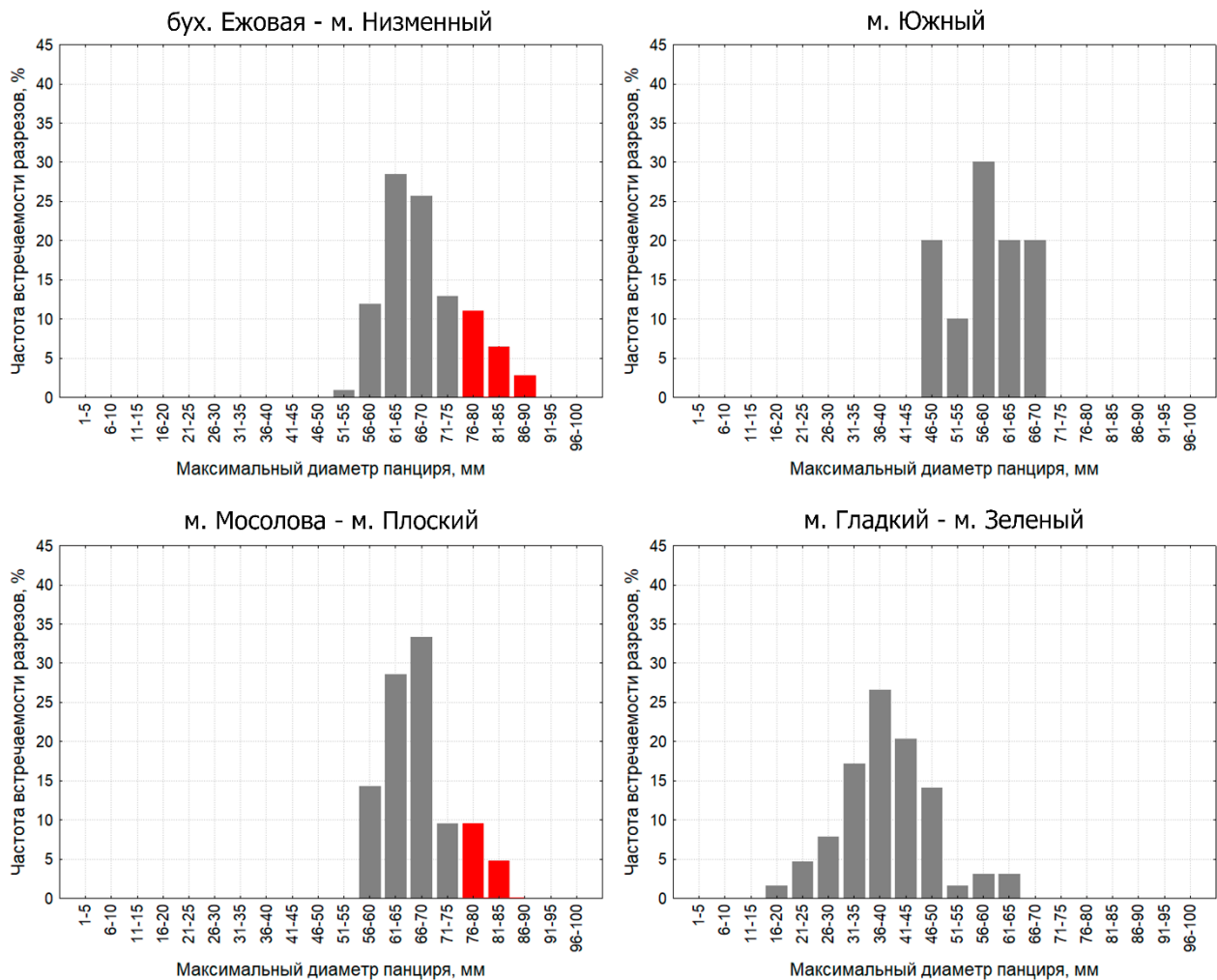


Рис. 3.2.8. Распределение частоты встречаемости разрезов по максимальным размерам *S. intermedius* в районах, где модальные группы в основном представлены мелкими особями.

Отдельно стоит рассмотреть участок от мыса Низменный до мыса Четырех Скал (№ 5), где модальные группы в основном приходились на область особей средних размерных диапазонов. В этом районе в большинстве лет исследования (2000, 2003–2005, 2007, 2008 и 2011 гг.) моды были образованы несколькими размерными классами – 25–35, 35–45 и 45–55 мм, в которых доли особей были примерно равными (в среднем 18,7, 22,5 и 22,3 %) (рис. 3.2.9, а). В 1999, 2001 и 2015 гг. модальную группу составляли особи размером 35–45 мм, а в 2002, 2006, 2009 и 2014 гг. – 45–55 мм. В 2010 г. модальную группу составляли *S. intermedius* размером 15–25 мм. Частота встречаемости ежей здесь в разных размерных классах варьировала от года к году в меньшей степени, чем в остальных районах (рис. 3.2.9, б).

По среднемноголетним данным доля промысловых особей здесь составляла 51,8% и варьировала по годам от 32,8 до 59,7% (табл. 3.2.1). Доля особей размером 15-25 мм изменялась в пределах от 1,5 до 19,1%, при средней 10,6% (табл. 3.2.2). Экземпляры размером более 75 мм в районе №5 были немногочисленны, их доля в разные годы варьировала от 0,9 до 4,2%, при

среднегодовой 2,5% (табл. 3.2.3). Средний размер *S. intermedius* за все года исследования составил 44,4 мм (табл. 3.2.4), а максимальный – 94 мм, при этом на 46 % разрезов максимальные размеры были меньше 75 мм (3.2.10).

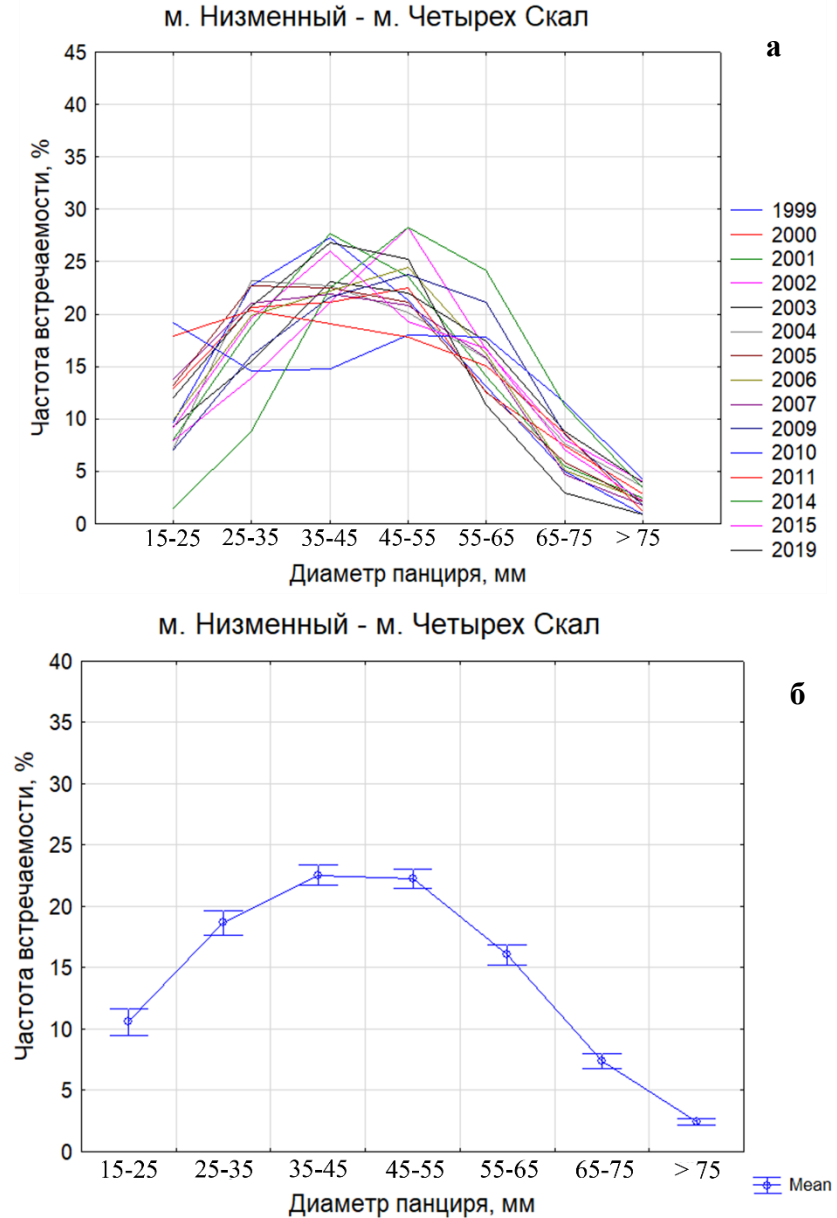


Рис. 3.2.9 Размерный состав скоплений *S. intermedius* (а) и обобщенная кривая размерного состава со стандартной ошибкой среднего в районе, где модальные группы приходятся на ежесредних размерных диапазонов (б)

м. Низменный - м. Четырех Скал

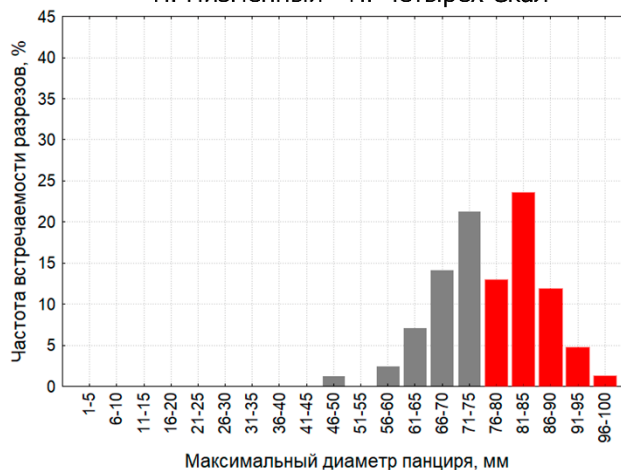


Рис. 3.2.10 Распределение частоты встречаемости разрезов по максимальным размерам *S. intermedius* в районе, где модальные группы приходятся на ежей средних размерных диапазонов

На остальных пяти акваториях — № 3, 9, 11, 14 и 15 — положение модальных групп было нестабильно. В районах от бухты Кузнецово до мыса Гиляк (№ 15) в основном преобладали промысловые особи, однако в отличие от участков, где модальные группы постоянно представлены крупными промысловыми ежами, здесь положение модальных групп варьирует от года к году в широких пределах. На участках № 3, 9, 11 и 14 соотношение промысловых и непромысловых ежей было примерно равным. Кривые размерного состава на всех пяти акваториях часто были бимодальными или полимодальными, либо помимо модальных групп отмечались высокие второстепенные пики численности особей. Как правило, при модальных группах, приходящихся на ежей непромысловых размеров, отмечались высокие второстепенные пики численности особей промысловых размеров и, наоборот, при модальных группах, представленных крупными животными, выделялись второстепенные пики численности ежей непромысловых размеров.

В районе от бухты Кузнецово до мыса Гиляк (район № 15) в 2004, 2005 и 2007 гг. мода приходилась на особей размером 65–75 мм, в 1999 г. — размером 45–55 мм, а в 2003 г. – 55–65 мм (рис. 3.2.11, а). С 2009 по 2012 г. в модальную группу входили три размерных класса – 45–55, 55–65 и 65–75 мм. В 2004, 2007 и 2012 г. при преобладании крупных промысловых ежей на полигонах были отмечены второстепенные пики, приходящиеся на животных размером 25–35 и 35–45 мм. В 2000, 2006 и 2008 гг. моду составляли *S. intermedius* размером 25–35 мм, а в 2001 и 2002 гг. — размером 15–25 мм, при этом выделялись второстепенные моды, приходящиеся на особей размером 55–65 и 65–75 мм. Значения ошибки средних долей ежей в каждом размерном классе здесь в сравнении с другими подобными участками были наибольшими.

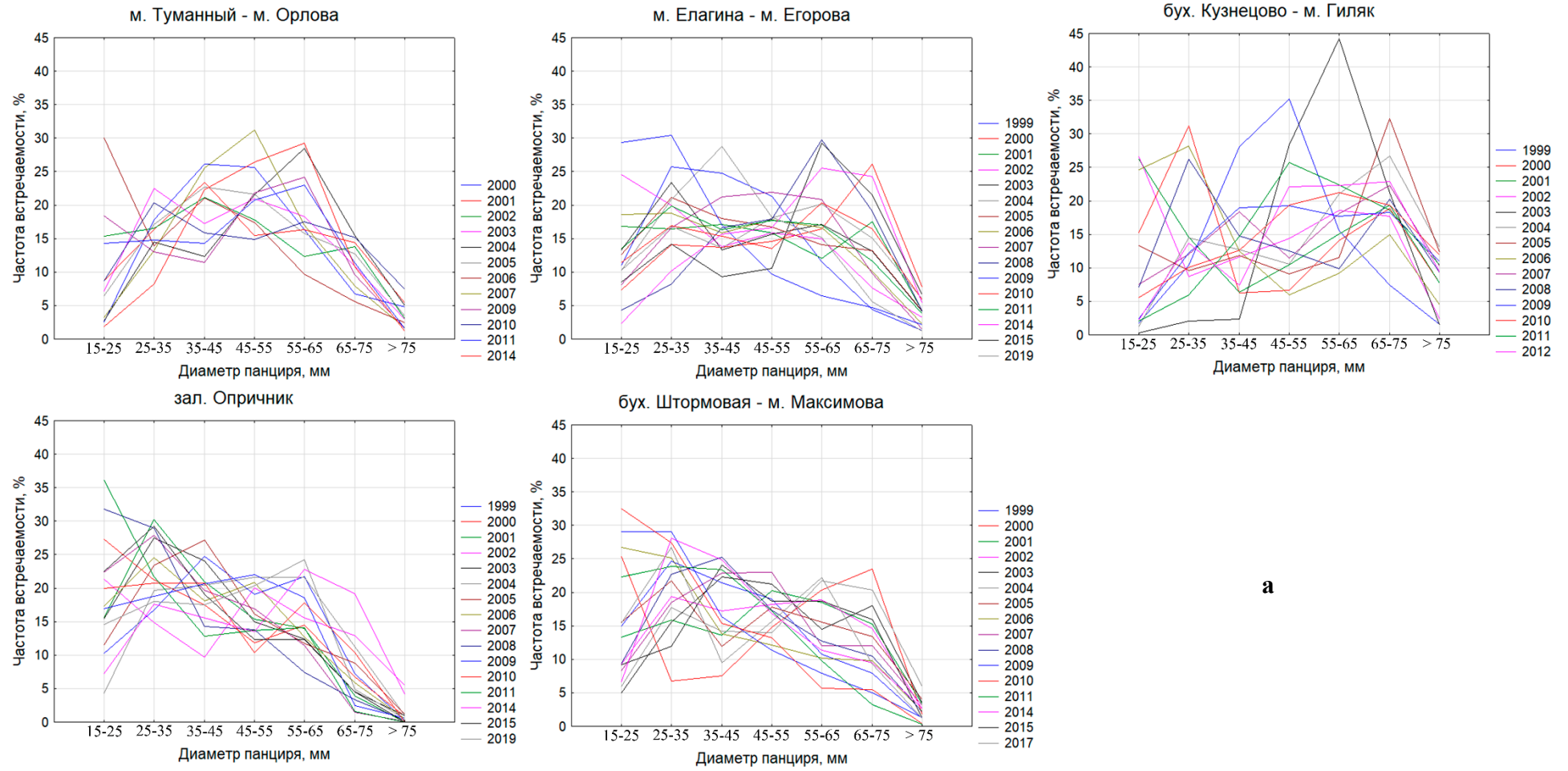
На участке от мыса Туманный до мыса Орлова (район № 3) в 2004, 2009, 2011 и 2014 гг. модальная группа была представлена особями размером 45–55 мм, а в 2007 г. – 55–65 мм (рис. 3.2.11, а). В 2001, 2002, 2006 и 2010 гг. моды были образованы особями непромысловых размеров – от 15 до 45 мм. В 2000 и 2005 гг. распределение было бимодальным с модами 35–45 и 45–55 мм. В 2003 г. моды приходились на особей размером 25–35 и 45–55 мм. На участке № 3 частота встречаемости ежей по размерным классам в сравнении с остальными четырьмя районами характеризовалась наименьшей изменчивостью в межгодовом аспекте (рис. 3.2.11 б).

На участках от мыса Елагина до мыса Егорова (№ 11), от бухты Штормовая до мыса Максимова (№ 14) и в зал. Опричник (район № 9) положение мод в разные годы изменялось от размерного класса 15–25 мм до размерного класса 65–75 мм, однако в большей степени модальные группы были приурочены к левой части графика, представленной особями непромысловых размеров (рис. 3.2.11, а).

В зал. Опричник в большинстве лет исследования преобладали ежи непромысловых размеров. В 1999, 2000, 2008 и 2011 гг. модальные группы были представлены особями размером 15–25 мм, а в 2001, 2003, 2006, 2007 и 2015 гг. размером 25–35 мм. В отдельные годы распределение было бимодальным – с модами 15–25 мм и 45–55 мм в 2002 г. и 35–45 мм и 55–65 мм в 2010 г. В 2004 и 2009 гг. соотношение ежей в размерных классах диапазона от 25 до 65 мм было примерно равным (рис. 3.2.11). Лишь в 2014 и 2019 гг. моды были представлены крупными особями размером 55–65 мм.

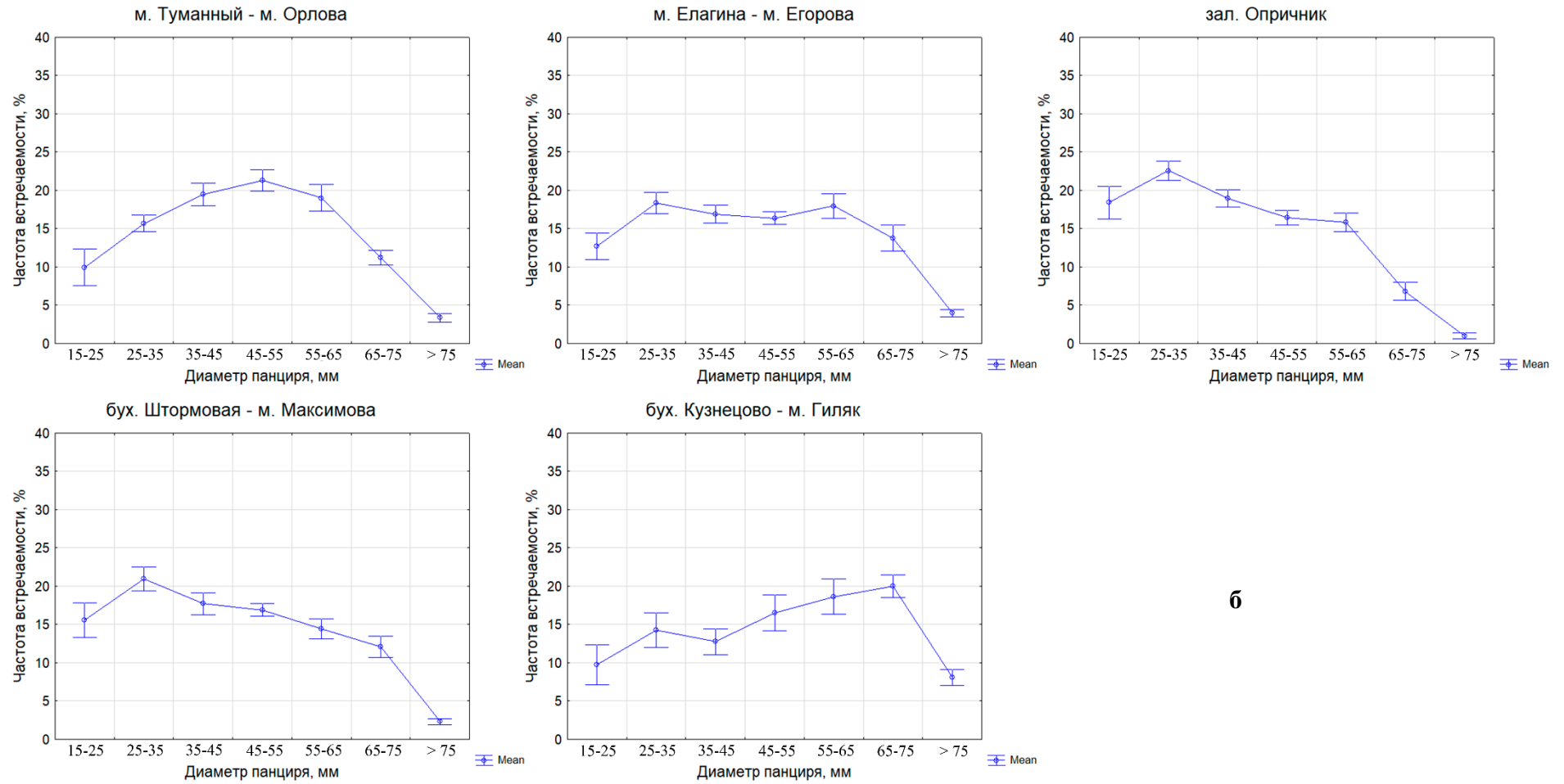
На участке от мыса Елагина до мыса Егорова в 1999, 2002, 2003, 2005, 2009 и 2019 гг. моды были образованы особями размером 15–25, 25–35 и 35–45 мм. В 2008 и 2015 гг. в модальную группу входили ежи размером 55–65 мм, а в 2000 и 2014 гг. – размером 65–75 мм (рис. 3.2.11, а). В 2010 г. распределение ежей было бимодальным с модами, приходящимися на особей размером 25–35 и 55–65 мм. В остальные годы распределения были полимодальными. Как видно на рис. 3.2.11 (б), в среднем наибольшая доля ежей наблюдалась в размерных классах 25–35 и 55–65 мм.

На участке от бух. Штормовая до мыса Максимова модальные группы в основном приходились на размерный диапазон от 15 до 45 мм (в 10 годах из 16) (3.2.11 а). В 2000 г. моды были представлены особями размером 15–25 и 65–75 мм, а в 2002 г. – 25–35 и 55–65 мм. В 2001 и 2004 гг. в выборках преобладали особи промысловых размеров: в 2001 г. мода приходилась на ежью размером 45–55 мм, а в 2004 г. – размером 55–75 мм.



а

Рис. 3.2.11 (а)



6

Рис. 3.2.11 Размерный состав скоплений *S. intermedius* (а), и обобщенные гистограммы размерного состава со стандартной ошибкой среднего в районах, где положение модальных групп от года к году значительно варьирует (б)

На участке № 15 доля непромысловых ежей обычно была ниже, чем промысловых, однако в отдельные годы превышала долю промысловых особей. В среднем она составляла 36,8% и изменялась по годам – от 4,8 до 65,4% (табл. 3.2.1). На участках № 3, 9, 11 и 14 соотношение промысловых и непромысловых ежей в скоплениях было примерно равным либо преобладали непромысловые животные. По среднесулетним данным доля непромысловых особей в этих районах составляла соответственно 45,1, 59,9, 47,9 и 54,2 % (табл. 3.2.1).

Доля особей размером от 15 до 25 мм на участках № 3, 9, 11, 14 и 15 в сравнении с районами, где модальные группы постоянно были представлены крупными промысловыми ежами, была выше и варьировала от 10 % в районе № 3 до 18,4 % в районе № 9 (см. табл. 3.2.2). Однако на всех пяти участках среди ежей размером 15-25 мм наблюдалась наибольшая изменчивость частоты встречаемости.

Доля особей размером >75 мм на акватории № 15 в среднем была так же высока, как и в районах, где постоянно преобладали промысловые особи (см. табл. 3.2.3), и варьировала от 1,5 до 13,2 % при средней 8,0 %. В районах № 3, 9, 11 и 14 доля самых крупных ежей в среднем была ниже – соответственно 3,4, 1,0, 3,4 и 2,3 %.

Средние размеры животных на участках, где положение модальных групп нестабильно, в целом были ниже, чем на акваториях, где в скоплениях преобладают крупные ежи, при этом от года к году довольно сильно варьировали. На участке № 15 средние размеры особей в разные годы изменялись в пределах от 40,4 до 57,6 мм при среднесулетнем 50,8 мм. На остальных участках они варьировали от 40,8 мм в районе № 9 до 46,6 мм в районе № 3.

Максимальные размеры животных по участкам изменялись от 84 мм (на участке № 9) до 94 мм (в районе № 15). Максимальные размеры по разрезам также в основном были больше 75 мм (рис. 3.2.12).

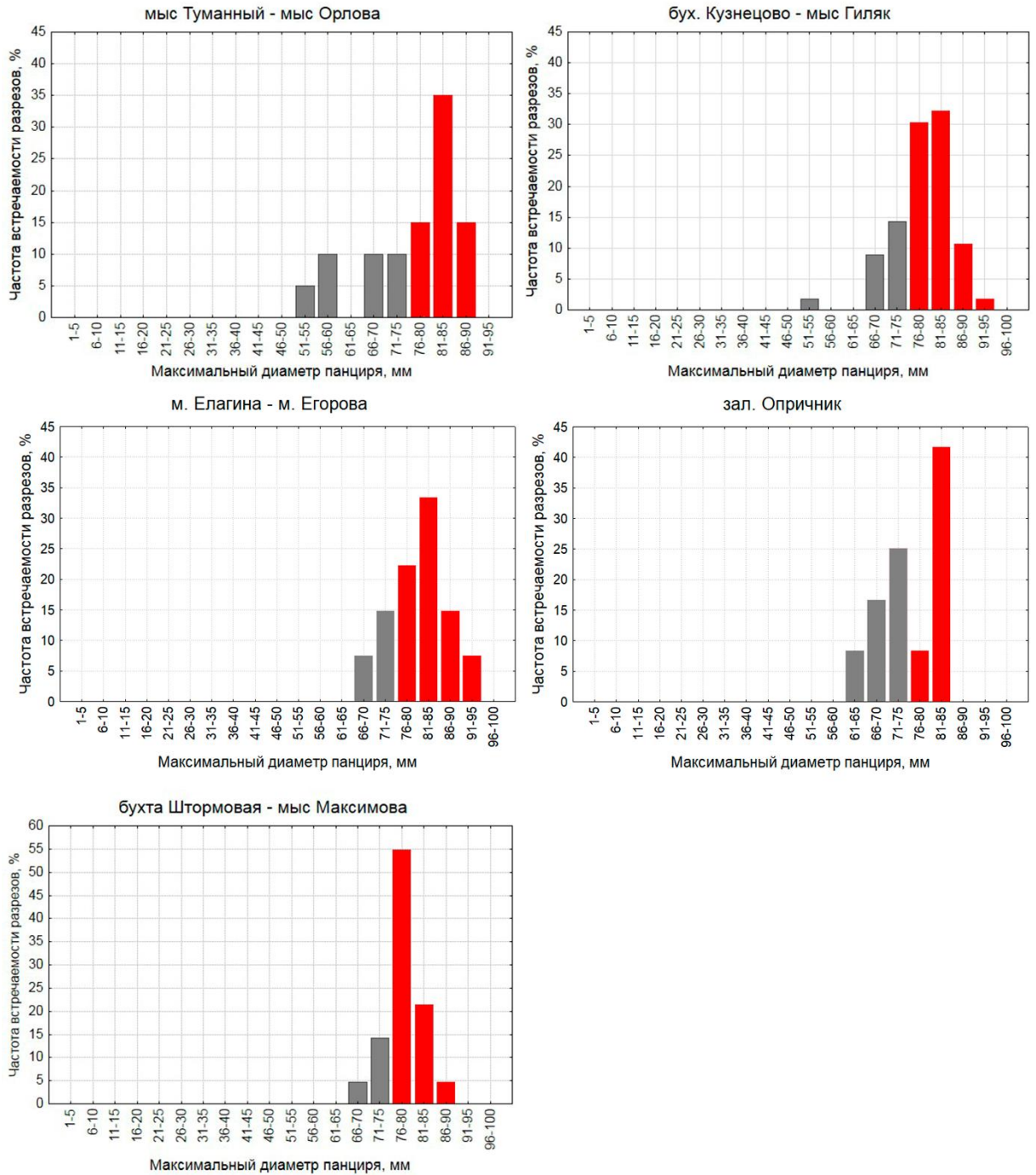


Рис. 3.2.12 Распределение частоты встречаемости разрезов по максимальным размерам *S. intermedius* в районах, где положение модальных групп от года к году значительно варьирует

Таким образом, в настоящей работе выделены обширные участки, где скопления *S. intermedius* представлены в основном мелкоразмерными ежами, – от бухты Ежовая до мыса Низменный, у мыса Южный, от мыса Мосолова до мыса Плоский и от мыса Гладкий до мыса Золотой. Для этих скоплений характерны небольшие средние (<45 мм) и предельные размеры животных, а также низкая доля особей промысловых размеров. Общая протяженность отмеченных районов составила 188,1 км (21 % от протяженности всего района исследования).

Также отмечены участки, где в скоплениях ежей, наоборот, постоянно преобладают крупные промысловые животные – от мыса Поворотный до мыса Островной, от мыса Островной до мыса Туманный, от мыса Четырех Скал до зал. Владимира, от мыса Южный до мыса Рифовый, от зал. Опричник до мыса Грозный и от мыса Егорова до мыса Мосолова. В этих районах *S. intermedius* в среднем крупнее, чем на других участках, при этом доля непромысловых особей здесь довольно низкая. Общая протяженность участков, где в скоплениях модальные группы постоянно представлены крупными особями промысловых размеров, составила 304,1 км (34 % от всего района исследования).

На одном из выделенных участков – от мыса Низменный до мыса Четырех Скал – модальные группы в большинстве лет приходились на ежей средних размерных диапазонов, при этом соотношение промысловых и непромысловых ежей в этом районе было примерно равным.

Остальные акватории характеризуются довольно нестабильным положением модальных групп, варьирующим в разные годы исследования в широких пределах. По величине средних размеров *S. intermedius* данные районы занимают промежуточное положение между предыдущими категориями. Одной из характерных особенностей таких скоплений является довольно высокая доля непромысловых ежей. При модальных группах, представленных крупными промысловыми особями, в этих районах часто отмечаются второстепенные пики, образованные мелкими непромысловыми ежами и наоборот. Все это указывает на сравнительно стабильное пополнение данных скоплений молодью. Общая протяженность таких участков составляет 272,8 км (30,5 % от всего района исследования).

По результатам исследования роста *S. intermedius* в прибрежье северного Приморья (Чалиенко, 2017а, 2017б; Чалиенко, Турчинская, 2017; Чалиенко, 2018а), установлено, что меньшие средние и максимальные размеры животных на участках № 4, 7, 13 и 16, в сравнение с другими участками, связаны со снижением темпов роста ежей.

В районах, где скопления в основном были представлены крупными промысловыми ежами (участки № 1, 2, 6, 8, 10 и 12), низкая доля особей непромысловых размеров может быть обусловлена нерегулярным ослабленным пополнением скоплений молодью либо недоучетом мелких ежей водолазом.

Как правило, при водолазных сборах морских ежей происходит недоучет самых мелких экземпляров размером до 15 мм, так как они концентрируются в различного рода укрытиях (под камнями, в расщелинах скал, среди водной растительности). С увеличением размеров ежей от 15 до 45 мм частота их встречаемости в пробах постепенно повышается. В некоторых районах меньшая доступность мелкоразмерных *S. intermedius*, в сравнение с другими участками, вероятно, связана с особенностями рельефа дна и типа твердых грунтов.

Основной причиной низкой доли промысловых особей на всех шести участках может быть ослабленное, нестабильное пополнение скоплений молодью. Возможно, что в районах № 1, 2, 6, 8, 10 и 12 личинки часто не находят подходящих условий для оседания (субстратов, круговоротов и турбулентции, способствующей данному процессу) либо молодь может выедаться другими массовыми видами гидробионтов. Многими исследователями отмечена определенная взаимосвязь между размерным составом морских ежей и типом грунтов. Скопления, представленные в основном крупными промысловыми особями, как правило, приурочены к биотопам с крупнообломочными грунтами (скалистыми платформами и валунами) с широко развитой каймой бурых водорослей (Ebert, 1968; Евсеева, 2001; Бажин, Степанов, 2012; Чалиенко, 2017а; Чалиенко и др., 2018). Поселения, где в основном распространены мелкие ежи, обычно встречаются на участках со слабым уклоном дна, представленного плоской скалистой платформой, при слабо развитой водной растительности (Бажин, Степанов, 2012). Вполне возможно, что на разных типах твердых грунтов и их сочетаний складываются различные условия для выживания и оседания молодежи.

Кроме того, низкую долю молодых особей в рассматриваемых скоплениях можно объяснить выносом личинок течениями. Так, например, предположено, что в районе от мыса Поворотный до мыса Островной (район №1) происходит вынос личинок *S. intermedius* поверхностным прибрежным течением, наблюдающимся в мае-сентябре и направленным к северу от мыса Поворотный до 46° с.ш. (Борисовец и др., 2000). Пополнение скоплений молодью на этом участке, вероятно, происходит тогда, когда периодически складываются благоприятные условия для оседания и выживания личинок, например, когда временно ослабевают выносные течения и шторма (Борисовец и др., 2000). Либо новое поколение формируется за счет заносных личинок. Пополнение скоплений ежей возможно с более глубоководных районов. В прибрежье северного Приморья, в том числе и на участке от мыса Поворотный до мыса Островной, твердые грунты часто распространены глубже 20-метровой изобаты. Можно предположить, что на глубинах более 20 м, где влияние гидродинамики снижено, происходит более успешное оседание личинок и образующиеся глубоководные поселения ежей являются источником пополнения мелководных участков.

В отдельных районах ослабленное пополнение скоплений молодью связано со снижением концентрации фертильных особей. На некоторых видах морских ежей было показано, что при удалении животных друг от друга на расстояние более 4 м уровень оплодотворения довольно низкий. Хотя морские ежи образуют агрегации, при небольшом количестве пятен и уменьшении их размера эффективность оплодотворения снижается (Бажин, Степанов, 2012). В нашем исследовании установлено, что на акватории от мыса Поворотный до мыса Островной плотность промысловых ежей гораздо ниже, чем в остальных районах, при этом доля

непромысловых особей по среднемноголетним данным здесь также была самой низкой (10,8%). По данным 2016 г. на участке от мыса Поворотный до мыса Островной (участок № 1) плотность промысловых ежей в среднем составляла всего 1,2 экз./м², при этом на большинстве станций плотность животных не превышала 0,5 экз./м² (65 % станций) (Рейсовый отчет..., 2016), в районе от мыса Островной до мыса Туманный средняя плотность особей составляет 6,0 экз./м² (Рейсовый отчет..., 2019), на участке от мыса Четырех Скал до зал. Владимира (участок № 2) – 2,7 экз./м², в районе от мыса Южный до мыса Рифовый — 2,5 экз./м², от зал. Опричник до мыса Грозный – 4,8 экз./м², а в районе от мыса Егорова до мыса Мосолова – 4,9 экз./м² (Рейсовый отчет..., 2019). Следует отметить, что в отличие от остальных районов на участке от мыса Поворотный до мыса Островной совместно с серым морским ежом обитает черный морской еж *Mesocentrotus nudus* с таким же спектром питания, что и у серого. Перекрытие экологических ниш этих двух видов, возможно, является предпосылкой для конкуренции между ними за жизненное пространство и пищу. Данное обстоятельство может отражаться на величине скоплений *S. intermedius* и успешности их пополнения.

А.И. Буяновским (2004) предположено, что низкая доля непромысловых ежей в скоплениях, где преобладают старшие размерно-возрастные когорты, связана с пространственной сегрегацией, когда особи одного возраста занимают одни участки, а особи другого возраста – иные. При этом мелкие ежи обитают достаточно компактно, в то время как ежи, обладающие большими дефинитивными размерами, путем активных миграций рассредоточиваются по более обширной территории, тем самым увеличивая вероятность обнаружения поселений, где массовыми являются старшие размерно-возрастные когорты. Данное предположение подтверждается результатами исследований распределения *S. intermedius* в зал. Петра Великого, согласно которым выявлено, что для скоплений этого вида характерна пространственная структура с преобладанием отдельных возрастных классов в структуре поселений разных мест (Гаврилова, Сухин, 2000).

Таким образом, на акваториях № 1, 2, 6, 8, 10 и 12 низкая доля непромысловых особей в скоплениях может быть обусловлена целым комплексом различных факторов. Появление довольно крупных пиков численности особей размером 15–35 мм в отдельные годы на участках № 2, 6, 8, 10 и 12 (от мыса Островной до мыса Туманный, от мыса Четырех Скал до зал. Владимира, от мыса Южный до мыса Рифовый, от зал. Опричник до мыса Грозный, от мыса Егорова до мыса Мосолова) свидетельствует о периодах успешного пополнения данных скоплений молодью. Что касается акватории от мыса Поворотный до мыса Островной (№ 1), где плотности промысловых ежей сравнительно небольшие, а приток молодежи наиболее ослаблен, промысловая эксплуатация скоплений данного участка должна проводиться с особой осторожностью.

ГЛАВА 4 ОСОБЕННОСТИ ГРУППОВОГО РОСТА *S. INTERMEDIUS* У БЕРЕГОВ ПРИМОРЬЯ

4.1 Групповой рост *S. intermedius*

Настоящая работа посвящена исследованию темпов группового роста *S. intermedius* на шести участках, различающихся по размерному составу поселений, вдоль побережья северного Приморья. По особенностям размерного состава исследуемые скопления можно условно разделить на две группы. К первой группе относятся акватории, где размерный ряд был представлен в основном мелкими непромысловыми ежами: бухта Ежовая – мыс Хитрово, мыс Южный и мыс Надежды. Вторую группу составляют районы, где соотношение промысловых и непромысловых *S. intermedius* было примерно одинаковым либо преобладали особи промысловых размеров: зал. Опричник – мыс Грозный, о. Скала Крейсер – мыс Лисученко, а также мыс Сосунова – бухта Плитняк.

В первой группе районов доля непромысловых особей варьировала от 83 до 100 %. Средние размеры ежей изменялись от 29 мм у мыса Южный до 37 мм на акватории бухта Ежовая – мыс Хитрово (табл. 4.1.1) (Чалиенко, 2018а). На участке бух. Ежовая – мыс Хитрово модальную группу составляли ежи размером – 36-40 мм (26%). У мыса Южный преобладали *S. intermedius* размером 21-25 мм (34%) и 31-35 мм (31%), а у мыса Надежды – 26-30 мм (23%) (рис. 4.1.1).

Таблица 4.1.1

Размерные характеристики *S. intermedius* в районах сбора проб, мм

Район	Кол-во, экз.	Среднее	Минимум/максимум	Ошибка среднего	Коэф. вариации	Доля непромысловых ежей, %
О. Скала Крейсер – мыс Лисученко	102	50	6–75	1,3	26,66	28
Бухта Ежовая – мыс Хитрово	177	37	10–58	0,7	26,2	83
Мыс Южный	52	29	18–43	0,9	21,57	100
Зал. Опричник – мыс Грозный	135	48	18–80	1,4	33,79	43
Мыс Надежды	52	33	12–58	1,3	29,81	90
Мыс Сосунова – бухта Плитняк	35	73,5	60–89	1,35	10,88	0

На акватории о. Скала Крейсер – мыс Лисученко средний размер ежей составил 50 мм, доля непромысловых особей – 28,0 %, в модальную группу вошли животные размером 46-50 мм (22%) (рис. 4.1.1). Для акватории зал. Опричник – мыс Грозный средний размер *S.*

intermedius был чуть меньше – 48 мм, а размерный ряд был представлен полимодальной кривой с модами – 21-30 мм (19%), 41-45 мм (10,3%) и 60-65 мм (16,2%). Доля непромысловых ежей здесь составляла 43%. В самом северном районе – мыс Сосунова – бух. Плитняк особи непромысловых размеров не встречались, в основном были отмечены животные размером от 60 до 85 мм (90%).

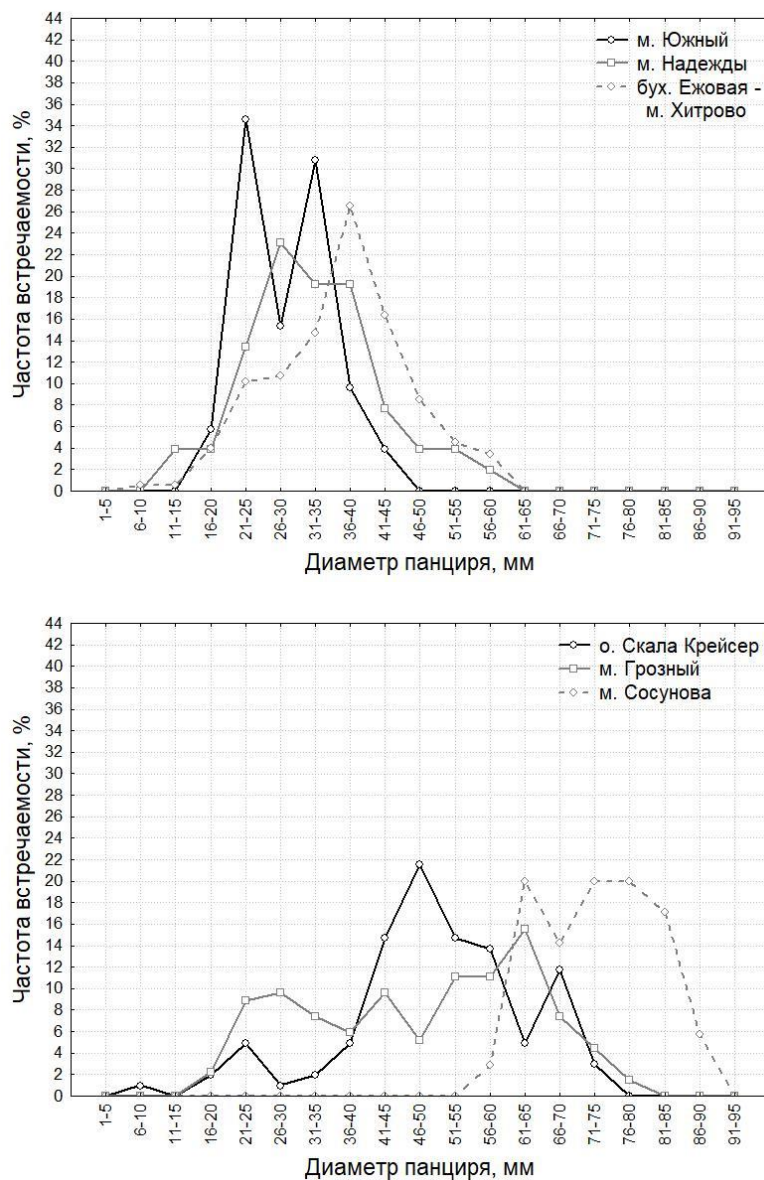


Рис. 4.1.1 Размерный состав скоплений *S. intermedius* в районах сбора проб

Для описания группового роста *S. intermedius* в исследуемых районах было применено уравнение Берталанфи. Значения коэффициентов уравнения подбирали по алгоритму, описанному Н.В. Максимовичем (1989, 1990) (табл. 4.1.2). Так как существенных межгодовых различий в ростовых характеристиках ежей, собранных в 2001, 2015, 2016 и 2017 гг., отмечено не было, для построения графиков роста данные по возрасту ежей в эти периоды были

объединены для каждого района в одну выборку (рис. 4.1.2). Для района мыс Сосунова – зал. Опричник кривая роста не представлена в связи с небольшим объемом собранных проб ежей и отсутствием возрастных групп младше 5 лет.

Таблица 4.1.2

Параметры уравнения Берталанфи, описывающие линейный рост *S. intermedius* из разных мест обитания

Район	n	L_{∞}	k	t_0
О. Скала Крейсер – мыс Лисученко	368	69,0	0,2428	-0,433
Бухта Ежовая – мыс Хитрово	143	54,0	0,2899	0,09
Мыс Южный	561	38,0	0,3018	-0,5179
Мыс Грозный – зал. Опричник	206	79,6	0,1928	-0,6895
Мыс Надежды	173	38,5	0,3499	-0,3219

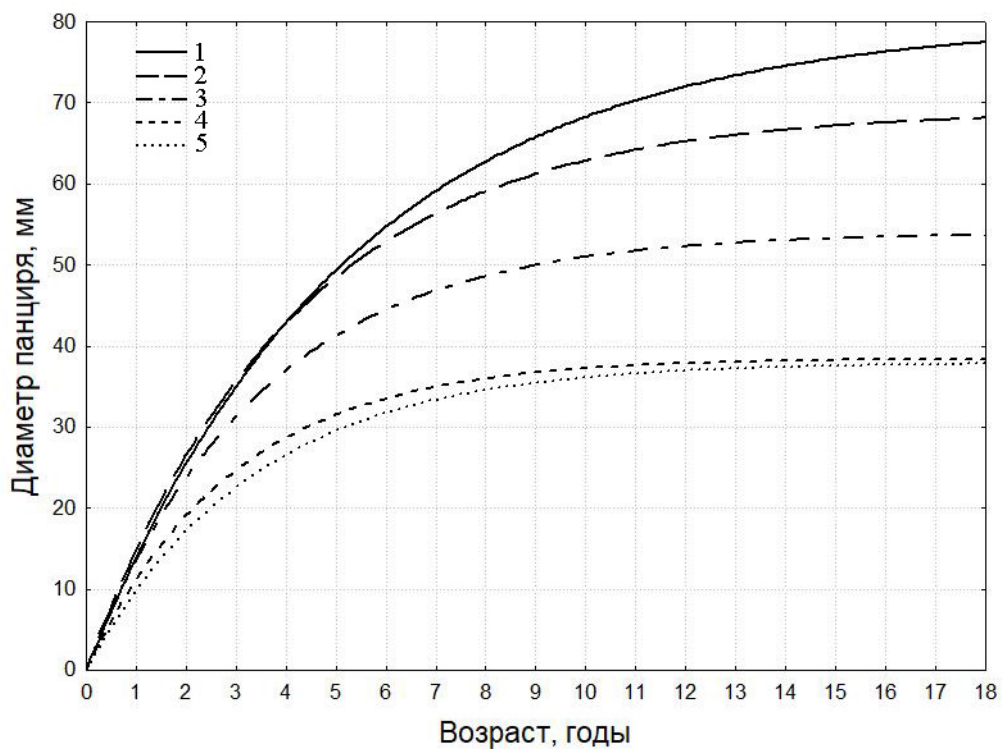


Рис. 4.1.2 Кривые группового роста серого морского ежа у побережья Приморья, построенные с помощью уравнения роста Берталанфи: 1 – зал. Опричник – мыс Грозный; 2 – о. Скала Крейсер – мыс Лисученко; 3 — бухта Ежовая – мыс Хитрово; 4 – у мыса Надежды; 5 – у мыса Южный

В результате проведенных исследований установлено, что наибольшие темпы роста характерны для *S. intermedius* на акватории от зал. Опричник до мыса Грозный (рис. 4.1.2), где 50 % ежей достигают промысловых размеров 45 мм в возрасте около 3,5+, а также в районе о.

Скала Крейсер – мыс Лисученко, где промысловыми ежи становятся в основном в возрасте 4,5+ (рис. 4.1.3) (Чалиенко, 2017а, 2017б, 2018а). На акватории мыс Сосунова – бухта Плитняк в связи с отсутствием в пробах ежей младше 5+ лет точно установить возраст достижения промысловых размеров затруднительно. Однако, учитывая, что темпы роста животных в этом районе довольно высокие и средние размеры ежей в соответствующих возрастных классах сходны со средними размерами ежей в районе зал. Опричник – мыс Грозный, можно предположить, что в районе мыс Сосунова – бухта Плитняк половина особей в скоплении становятся промысловыми в возрасте от 3,5+ до 4,0+. Наименьшие темпы роста *S. intermedius* отмечены для акваторий у мыса Южный и у мыса Надежды. Большинство серых ежей в данных районах не достигают промысловых размеров (см. рис. 4.1.2) (Чалиенко, 2017а, 2017б; Чалиенко, Турчинская, 2017; Чалиенко, 2018а).

Промежуточное положение по ростовым характеристикам занимают ежи, собранные в районе бухта Ежовая – мыс Хитрово, где промысловыми половина особей в скоплении становится в возрасте 6+ (см. рис. 4.1.3).

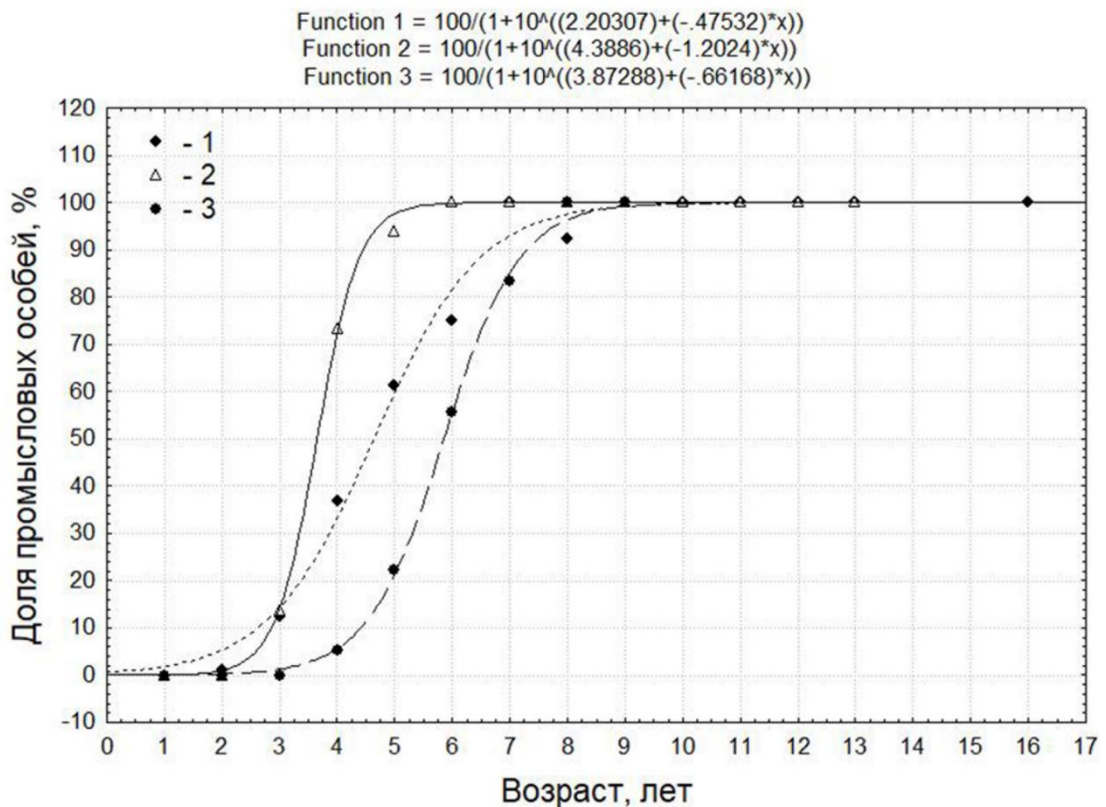


Рис. 4.1.3 Кривые изменения доли *S. intermedius* промысловых размеров в разных возрастных группах, построенные с помощью уравнения Ферхюльста: 1 – о. Скала Крейсер – мыс Лисученко; 2 – зал. Опричник – мыс Грозный; 3 – бухта Ежовая – мыс Хитрово

Максимальный возраст *S. intermedius* – 19 лет – был отмечен у особи размером 73 мм в районе мыса Сосунова. На акватории бух. Ежовая – мыс Хитрово максимальный возраст ежей в пробах в сравнении с другими участками был самым низким – 9 лет (табл. 4.1.3).

Таблица 4.1.3

Размерные характеристики *S. intermedius* по возрастным группам, рассчитанные по фактическим данным

Район	Возраст, годы	Кол-во экз.	Среднее ± ошибка среднего, мм	Min–Max, мм	Стандарт. откл., мм	Коэф. вариации, %
О. Скала Крейсер – мыс Лисученко	1+	57	20,90±0,69	12–32	5,20	24,95
	2+	98	30,30±0,58	15–45	5,70	18,93
	3+	56	38,50±0,96	29–66	7,21	18,70
	4+	54	44,0±1,14	28–72	8,58	19,50
	5+	31	49,90±1,57	39–71	8,74	17,52
	6+	28	54,50±1,90	30–68	10,15	18,62
	7+	11	59,80±1,78	54–70	5,90	9,86
	8+	13	60,50±2,10	44–73	7,69	12,71
	9+	7	62,60±3,30	46–72	8,87	14,17
	10+	4	64,25±2,30	58–68	4,50	7,0
	11+	5	65,60±3,60	57–77	7,99	12,18
	12+	2	65,0±3,0	62–68	4,24	6,53
	13+	1	64,0			
	16+	1	70,0			
Бухта Ежовая – мыс Хитрово	1+	2	13,50±2,50	11–16	3,53	26,19
	2+	3	27,30±1,20	25–29	2,08	7,62
	3+	15	27,70±1,70	18–42	6,43	23,25
	4+	38	31,90±1,20	19–45	7,43	23,30
	5+	54	40,30±0,91	25–55	6,70	16,63
	6+	18	45,94±1,60	29–56	6,80	14,80
	7+	6	46,80±1,20	44–51	2,92	6,25
	8+	5	51,80±3,40	46–61	7,53	14,54
	9+	2	51,0±1,0	50–52	1,41	2,77
Мыс Южный	1+	87	14,30±0,40	8–23	3,50	24,60
	2+	61	18,80±0,50	10–28	4,0	21,10
	3+	62	25,10±0,60	15–35	4,80	19,02
	4+	54	29,0±0,60	20–38	4,30	14,80
	5+	72	31,40±0,60	20–43	4,70	15,10
	6+	89	33,20±0,40	24–42	4,10	12,50
	7+	67	33,30±0,50	26–45	4,40	13,30
	8+	44	34,10±0,60	27–43	4,0	11,70
	9+	12	37,10±1,30	30–42	4,40	11,80
	10+	7	36,30±2,40	31–47	6,50	17,80
	11+	6	36,20±1,10	33–41	2,80	7,70

Район	Возраст, годы	Кол-во экз.	Среднее ± ошибка среднего, мм	Min–Max, мм	Стандартное отклонение, мм	Коэф. вариации, %
Мыс Грозный – зал. Опричник	1+	4	24,0±1,10	21–26	2,20	9,0
	2+	14	29,40±1,60	21–43	6,10	20,8
	3+	22	34,90±1,90	19–48	8,80	25,2
	4+	30	48,80±2,10	26–71	11,20	23,0
	5+	32	57,60±1,50	37–79	8,50	14,7
	6+	39	61,60±1,0	51–75	6,30	10,1
	7+	25	65,80±1,20	56–77	6,0	9,1
	8+	13	63,50±1,70	54–74	6,20	9,7
	9+	13	66,20±1,50	60–75	5,30	8,0
	10+	7	66,70±2,60	59–79	6,90	10,3
	11+	3	69,0±7,50	54–78	13,10	18,9
	12+	2	67,50±5,50	62–73	7,80	11,5
	13+	1	80,0			
Мыс Надежды	1+	48	14,80±0,70	5–23	4,70	31,6
	2+	5	21,80±2,60	13–28	5,70	26,2
	3+	20	27,70±1,0	20–33	4,50	16,4
	4+	19	28,30±1,20	17–37	5,20	18,5
	5+	15	28,90±1,80	19–41	7,0	24,2
	6+	25	33,0±1,40	21–46	7,0	21,4
	7+	18	35,40±1,10	27–42	4,50	12,6
	8+	9	38,0±1,90	26–44	5,70	15,1
	9+	8	40,60±1,0	36–44	2,90	7,1
	10+	6	37,0±2,20	33–48	5,50	14,9
Мыс Сосунова – бухта Плитняк	5+	2	63,50±0,50	63–64	0,70	1,1
	6+	2	63,50±1,50	62–65	2,10	3,3
	7+	3	66,30±4,50	60–75	7,80	11,7
	9+	7	67,90±3,10	59–78	8,30	12,2
	10+	7	70,40±3,80	56–81	10,0	14,2
	11+	5	70,80±2,0	66–77	4,50	6,4
	12+	5	69,0±1,0	66–72	2,20	3,2
	13+	1	80,0			
	14+	2	70,50±0,50	70–71	0,710	1,0
	15+	2	70,50±1,50	69–72	2,10	3,0
	16+	1	71,0			
	17+	1	69,0			
19+	1	73,0				

Предельные размеры в скоплениях ежей с низкими темпами роста были ниже, чем в скоплениях, где наблюдались сравнительно высокие темпы роста. Как видно из данных табл. 4.1.2, по расчетным данным наибольших предельных размеров (L_{∞}) *S. intermedius* достигают в районе мыс Грозный – зал. Опричник (79,6 мм), а наименьших – в районах у мыса Южный и мыса Надежды (38,0 мм). Рассчитанные значения L_{∞} в основном были ниже реального диаметра панциря у наиболее крупных особей.

Во всех исследуемых районах наблюдался довольно сильный разброс индивидуальных значений величины диаметра панциря одновозрастных особей, причем наибольшие коэффициенты вариации установлены для 1 и 2-летних животных (см. табл. 4.1.3), что, вероятно, связано с растянутостью сроков нереста и неоднородностью условий обитания для осевших личинок. Следует отметить, что средние размеры *S. intermedius* в возрасте 1+, рассчитанные по экземплярам в собранных нами выборках, могут быть несколько завышены в сравнении с реальными средними размерами однолетних животных в скоплениях, особенно для районов, где были отмечены низкие темпы роста животных, что связано с малой доступностью самых мелких 1-летних ежей (размером <15 мм) для водолаза (см. рис. 4.1.2, табл. 4.1.3) (Чалиенко, 2018а).

Таким образом, для поселений *S. intermedius* у берегов Приморья характерна пространственная вариабельность в скорости роста, что определяет отмеченные ранее различия в размерном составе скоплений. У мыса Южный, в районе от бухты Ежовая до мыса Низменный и от мыса Мосолова до мыса Плоский, где пробы ежей на возраст были взяты соответственно на участках у мыса Южный, в акватории бухта Ежовая – мыс Хитрово и у мыса Надежды, темпы роста ежей в большей или меньшей степени снижены. Учитывая общие черты размерного состава скоплений *S. intermedius* на участке от мыса Гладкий до мыса Зеленый (низкие средние и максимальные размеры животных) и в районах, где были взяты пробы для определения возраста ежей, можно предположить, что на этой акватории распространены тугорослые особи.

4.2 Условия обитания *S. intermedius* в скоплениях с разными темпами роста

Выявленные пространственные различия в темпах роста *S. intermedius* в прибрежье северного Приморья могут быть обусловлены целым комплексом факторов. По мнению ряда исследователей, ключевым фактором, определяющим локальные различия в скорости роста морских ежей, являются условия питания (Sumich, McCauley, 1973; Pearse, Pearse, 1975; Gage, 1987; Brey et al., 1995; Брегман, 2000). На соматический рост сублиторальных видов в некоторой степени влияют особенности гидродинамического режима (Ebert, 1968; Бажин, Степанов, 2012). Некоторые исследователи отмечают определенную связь между интенсивностью роста морских ежей и плотностью их скоплений (Ebert, 1968). Кроме того, температура воды, влияя на метаболизм *S. intermedius*, может определять пространственные различия в скорости их роста (Taki et al., 1992).

Ранее было установлено, что темпы роста морских ежей в прибрежье Приморья значительно варьируют, что определяет пространственные различия в размерном составе их скоплений (Чалиенко, 2018а). В настоящей работе проведен сравнительный анализ условий

обитания серых морских ежей в шести скоплениях, различающихся по темпам роста и средним размерам особей. Рассмотрены особенности качественного и количественного состава водной растительности, а также гидрологических условий.

1. Обилие и состав водной растительности

Серые морские ежи – всеядные животные с преобладанием фитофагии, и естественно, обилие пищи существенно определяет их ростовые характеристики. Морские ежи питаются всеми видами водной растительности. Пищевой спектр определяется преимущественно составом доступного корма (Сухин, 2002). Отмечено избирательное поедание ежами зеленых пластинчатых водорослей (Сухин, 2006). Другие исследователи отмечают предпочтение в питании бурых водорослей (Крупнова, Павлючков, 2000). Установлено, что питание ежей на ламинариевых плантациях даже при низких рационах увеличивает их соматический и гонадный рост, повышает репродуктивный эффект и плодовитость (Minor, Scheibling, 1997). В настоящей работе для оценки условий питания *S. intermedius* рассмотрен качественный и количественный состав водной растительности в каждом районе исследования.

Мыс Лисученко – о. Скала Крейсер. Макрофиты в данном районе произрастали на твердых грунтах до глубины 17 м. Общее проективное покрытие (ОПП) растениями варьировало от долей процента до 100 %. Видом-эдификатором была бурая водоросль *Saccharina japonica* первого и второго года вегетации, доминировали также *Costaria costata* и *Desmarestia viridis*. Проективное покрытие дна этими видами колебалось от 14 до 30 %, биомасса сахарины первого года вегетации составляла 2,03 кг/м², сахарины второго года вегетации – 13,96 кг/м², костарии – 4,11 кг/м², десмарестии – 1,42 кг/м². Красные и зеленые водоросли встречались единично. Биомасса красных не превышала 2,20 кг/м², зеленых – 0,16 кг/м². На мелководье до глубины 5 м встречался *Stephanocystis crassipes*. Проективное покрытие *Phyllospadix iwatensis* изменялось от 5 до 20 %, биомасса в среднем составляла 1,79 кг/м².

Бухта Ежовая – мыс Хитрово. ОПП макрофитами местами доходило в этом районе до 100 %. Преобладали бурые водоросли – костария, сахарина, десмарестия, их среднее ПП составляло соответственно 31,5, 17,0 и 7,0 %. Средняя биомасса костарии – 2,77 кг/м², сахарины первого года вегетации – 0,88 кг/м² (водорослей второго года вегетации – 5,36 кг/м²), десмарестии – 0,96 кг/м². ПП красных и зеленых – до 10 %, средняя биомасса 0,63 кг/м². Проективное покрытие дна филлоспадиксом 5–10 %, средняя биомасса 1,71 кг/м².

Мыс Южный. В исследуемом районе растительность развита очень слабо. Единично встречались десмарестия и филлоспадикс (ОПП не более 5 %). Средняя биомасса макрофитов составляла 0,61 кг/м².

Зал. Опричник – мыс Грозный. На этой акватории растительность обильна, частота встречаемости макрофитов на станциях составляла 88,1 %, средняя биомасса – 2,74 кг/м². Из

бурых водорослей по частоте встречаемости и биомассе преобладали сахарина, костария, десмарестия, стефаноцистис. Сахарина первого и второго года вегетации, как вид-эдификатор, доминировала на глубинах 5–7 м (ПП до 40 %). Её биомасса была 0,51 кг/м² у растений первого года вегетации и 6,15 кг/м² у двухлетних растений. Из красных водорослей преобладали виды рода одонтолия (ПП до 20 %). Частота встречаемости красных водорослей – 35,7 %, зеленых – 9,1 %.

Мыс Надежды. В исследуемом районе дно образовано скальным плато. Пояс твердых грунтов достаточно узок, с глубины 5 м начинался песок, на котором произрастала морская трава *Zostera asiatica* (ПП – 30,3 %, средняя биомасса 2,79 кг/м²). На скалах преобладала костария (ПП до 70 %). Её средняя биомасса составляла 4,16 кг/м². На втором месте (по ПП) находилась сахарина японская. ПП сахарины первого года вегетации составляло 7 %, сахарины второго года вегетации – 14 %. Средняя биомасса – соответственно 2,997 и 7,01 кг/м². Единично встречались другие виды бурых водорослей: *Agarum clathratum*, *S. crassipes*, *D. viridis*.

Мыс Сосунова – бухта Плитняк. В прибрежье севернее устья р. Светлая наблюдалось обилие макрофитов. На многих станциях ОПП составляло 100 %, в среднем – 50 %. По биомассе преобладали бурые водоросли: сахарина японская, костария, десмарестия, стефаноцистис. Встречались и другие виды бурых водорослей – *A. clathratum*, *Alaria ochotensis*, *Saccharina cichorioides*. Субдоминантами в растительности являлись красные водоросли – *Odonthalia corymbifera* и *Neorhodomela teres*. Проективное покрытие красных водорослей достигало 60 % (среднее ПП – 13 %), средняя удельная биомасса – 0,67 кг/м².

По результатам определения состава и обилия водной растительности, исследуемые районы можно условно разделить на три группы.

1. Районы с богатой и обильной растительностью. Это прибрежья от мыса Сосунова до бухты Плитняк, от зал. Опричник до мыса Грозный и от мыса Лисученко до о. Скала Крейсер, где индекс плотности (IP) макрофитов варьирует от 13,80 до 15,72 (табл. 4.2.1). Видом-эдификатором в этих районах является *Saccharina japonica* (первого и второго года вегетации), доминантами – *Costaria costata*, *Desmarestia viridis*. По литературным данным здесь расположены устойчивые промысловые скопления ламинарии японской с проективным покрытием более 30 % (Суховеева, Ревенко, 2002; Кулепанов, Ерышев, 2016).

2. Районы, где растительность развита слабее. Это прибрежья от бухты Ежовой до мыса Хитрово и у мыса Надежды (индекс плотности соответственно 11,65 и 12,94). Видовой состав доминантов и эдификаторов тот же, добавляется морская трава филлоспадикс. На этих участках песчаные грунты начинаются с глубины 5–8 м, в результате полоса растительности гораздо уже.

3. Районы, где водорослевая кайма практически отсутствует. Это акватория у мыса Южный. Твердые грунты представлены скалистой платформой. Индекс плотности водорослей в этом районе составляет всего 7,01 (табл. 4.2.1).

Таблица 4.2.1

Количественные характеристики обилия растительности в исследованных районах

Район	Среднее ОПП	Биомасса (В), кг/м ²	Частота встречаемости на станциях (N), %	IP = \sqrt{BN}
Мыс Лисученко – о. Скала Крейсер	34	2,47	77,2	13,80
Бухта Ежовая – мыс Хитрово	35,3	1,67	81,3	11,65
Мыс Южный	2,8	0,61	80,0	7,01
Зал. Опричник – мыс Грозный	42,6	2,74	88,1	15,53
Мыс Надежды	24,2	2,11	79,2	12,94
мыс Сосунова – бухта Плитняк	50,3	2,72	91,0	15,72

Таким образом, акватории, где отмечены наиболее высокие темпы роста животных – это побережья от мыса Сосунова до бухты Плитняк, от зал. Опричник до мыса Грозный и от мыса Лисученко до о. Скала Крейсер, – характеризуются наибольшей плотностью и видовым разнообразием макрофитов. У мыса Южный, где темпы роста морских ежей самые низкие, растительность была менее обильна. На участках от бухты Ежовая до мыса Хитрово и у мыса Надежды показатели обилия водной растительности были довольно высокими (IP соответственно 11,65 и 12,94) (табл. 4.2.1), однако в данных районах снижение интенсивности роста морских ежей, вероятно, обусловлено дефицитом свободного жизненного пространства и активным воздействием гидродинамики. На этих участках в местах сбора проб плотность *S. intermedius* гораздо выше, чем на других (табл. 4.2.2): так, на акватории от бухты Ежовая до мыса Хитрово она достигает 55,0 экз./м² при средней 17,2 экз./м², а у мыса Надежды – 34,0 экз./м² при средней 20,8 экз./м². Связь между темпами роста ежей и плотностью их скоплений отмечается и многими другими исследователями (Leighton et al., 1966; Ebert, 1968; Селин, 1993а; Abe, Tada, 1994). Кроме того, эти акватории характеризуются довольно узкой полосой твердых грунтов, пригодных для обитания серых ежей (до глубины 5–8 м). Таким образом, область обитания *S. intermedius* в этих районах ограничена участками дна, в наибольшей степени подверженных воздействию гидродинамики и с более выраженными сезонными изменениями температурного режима воды.

Плотность поселений *S. intermedius* в местах отбора проб на возраст, экз./м²

Район	Кол-во станций	Среднее	Минимум	Максимум	Ошибка среднего
О. Скала Крейсер – мыс Лисученко	37	0,66	0	5,5	0,2
Бухта Ежовая – мыс Хитрово	12	17,20	0	55,0	5,6
Мыс. Южный	9	9,80	4,0	25,0	1,8
Зал. Опричник – мыс Грозный	33	7,20	0,1	18,0	1,7
Мыс Надежды	6	20,80	0	34,0	5,9
Мыс Сосунова – бухта Плитняк	24	0,16	0	1,5	0,1

2. Условия гидродинамики

Помимо условий питания на рост сублиторальных морских ежей существенно влияет волновая активность, оказывающая истирающее воздействие на панцири и игольный покров животных (Ebert, 1968; Бажин, Степанов, 2012). У открытых побережий с высокой степенью прибойности у морских ежей затрачивается больше энергии на восстановление поврежденных игл, чем в защищенных районах, и, соответственно, меньше энергии направлено на рост.

Мыс Лисученко – о. Скала Крейсер. На исследуемой акватории берега большей частью, за исключением бухт Спокойная и Окунева, высокие обрывистые и приглубые, изобата 20 м проходит здесь на расстоянии от 0,2 до 0,6 км от берега. В районах, где были собраны пробы *S. intermedius*, грунты представлены крупнообломочными материалами – выходами скальных пород, глыбами, крупными и мелкими валунами, с глубины 15 м в основном распространен песок.

Бухта Ежовая – мыс Хитрово. Данный район отличается слабой изрезанностью береговой линии и открытостью для воздействия морского прибоя. У мысов подводный склон представлен плоской скалистой платформой, местами покрытой валунами и глыбами, твердые грунты распространены здесь на глубинах до 8 м, в бухте Ежовая грунт – песок. Берег более отмелый, чем в районе о. Скала Крейсер – мыс Лисученко, изобата 20 м проходит здесь на расстоянии 0,95 км от берега.

Мыс Южный значительно выступает в море – на 8,3 мили к северо-востоку от мыса Балюзек. В отличие от остальных районов, акватория западнее мыса Южный открыта для волнового воздействия в основном только с юга и востока. Рельеф дна в исследуемом районе довольно ровный, грунт представлен выходами скальных пород, простирающимися вплоть до изобаты 20 м. В сравнении с остальными районами побережье отмелое, изобата 20 м проходит на расстоянии 1,2 км от берега.

Зал. Опричник – мыс Грозный. Для данной акватории характерна высокая степень прибойности. Участок зал. Опричник – мыс Грозный довольно приглубый, изобата 20 м проходит здесь на расстоянии 0,6 км от берега. Грунты так же, как и в районе мыс Лисученко – о. Скала Крейсер, представлены крупнообломочными материалами – скальными плитами, глыбами, крупными и мелкими валунами. Твердые грунты здесь распространены до глубины 18 м.

Мыс Надежды. Акватория у мыса Надежды является одной из самых мелководных из шести исследованных участков. 20-метровая изобата располагается здесь на расстоянии 1,5–2,2 км от уреза воды. В исследуемом районе пояс твердых грунтов достаточно узок, до глубины 5 м дно образовано скальным плато, глубже начинается песок.

Мыс Сосунова – бухта Плитняк. На акватории от мыса Сосунова до бухты Плитняк грунт представлен крупными валунами, глыбами и булыжниками, местами с песком. Твердые грунты здесь распространены вплоть до 20-метровой изобаты, которая проходит на расстоянии 1 км от берега. В этом районе выходит сток двух рек – Плитняковой и Светлой, устьевая часть которых расположена соответственно в бухте Плитняковой и у мыса Сосунова,.

Анализ топографии береговой линии в исследуемых районах показал, что в большинстве акваторий, кроме участка о. Скала Крейсер – мыс Лисученко, берега отличаются слабой изрезанностью береговой линии и открытостью для воздействия морского прибоя. Участок о. Скала Крейсер – мыс Лисученко имеет более сложную береговую линию. Здесь расположены бухты Окуневая и Спокойная. Берега во всех исследуемых районах достаточно приглубые, на акваториях у мыса Южный и у мыса Надежды подводный склон наиболее отлогий. В целом все исследуемые районы можно отнести к открытому типу побережий с довольно высокой степенью воздействия гидродинамики.

Гидродинамические условия также определяются характером рельефа дна. Серые морские ежи в мелководной зоне открытого побережья встречаются в довольно широком диапазоне грунтов – от гравийно-галечных до крупнообломочных материалов. Однако наиболее благоприятным субстратом являются крупнообломочные грунты (валуны, глыбы), которые предоставляют животным укрытия и защищают от стрессового воздействия прибоя, а также способствуют задержке и оседанию объектов седиментационной природы (Ebert, 1968; Бажин, Степанов, 2012). В таких районах средние и предельные размеры ежей, как правило, выше, чем в районах с более плоской поверхностью дна (Ebert, 1968; Евсеева, 2001; Бажин, Степанов, 2012).

В настоящей работе установлено, что на акваториях, где наблюдались высокие темпы роста ежей (о. Скала Крейсер – мыс Лисученко, зал. Опричник – мыс Грозный, мыс Сосунова – бухта Плитняк), грунты были представлены крупнообломочными материалами – глыбами, крупными и мелкими валунами. На акваториях у мыса Южный, мыса Надежды и в районе

бухта Ежовая – мыс Хитрово морские ежи обитают на слабозащищенных участках дна, образованного плоской скалистой платформой, местами покрытой булыжниками, галькой и песком, в связи с этим в данных районах *S. intermedius* в большей степени подвержены воздействию волн, что также способствует снижению темпов их роста.

3. Температурный режим воды

Известно, что на темпы роста морских ежей влияют локальные особенности температурного режима, которые непосредственно воздействуют на интенсивность метаболизма животных и косвенно, через обеспеченность их пищей, на трофность водоемов и уровень первичной продукции (Константинов, 1986; Мина, Клевезаль, 1976). Акватория вдоль северо-западного побережья Приморья от мыса Поворотный до бух. Плитняк относится к центральной части ареала *S. intermedius*, где он обитает преимущественно в верхнесублиторальной зоне, до 25 м, совершая незначительные вертикальные миграции (Бажин, Степанов, 2012). В летний период оптимальный температурный диапазон для *S. intermedius* варьирует от 10-12 до 20-23°C, температура выше 24-27°C и ниже 5°C приводит к замедлению скорости роста морских ежей даже при благоприятных условиях питания (Бажин, Степанов, 2012).

Мыс Лисученко – о. Скала Крейсер. По среднегодовым данным в районе мыс Лисученко – о. Скала Крейсер стабильный переход температуры от отрицательных значений к положительным отмечается в первой декаде апреля (рис. 4.2.1). В целом весной прогрев вод происходит с интенсивностью 1–2 °С в декаду. Максимальных значений температура воды на поверхности достигает в середине августа и составляет 19,9 °С, а на горизонтах 10 и 20 м – в сентябре (соответственно 17,0 и 14,8 °С) (рис. 4.2.1). Осеннее выхолаживание происходит более интенсивно до 3–4 °С в декаду, однако, в декабре и январе температуры воды в слое 10–20 м еще положительные. Таким образом, период отрицательных температур здесь длится всего 35–40 сут (с начала февраля по первую декаду марта). В целом за год в этом районе на поверхности сумма положительных температур составляет 2570 градусо-дней, на глубине 10 м – 2250 и на глубине 20 м – 1720 (рис. 4.2.2).

Бухта Ежовая – мыс Хитрово. Рассматриваемый участок относится к южной части северного Приморья (Викторовская, Матвеев, 2000). Внутригодовой ход температуры здесь практически такой же, как и на участке мыс Лисученко – о. Скала Крейсер. Продолжительность дней с отрицательными температурами воды составляет 35–40. Наряду с общими закономерностями в районе бухта Ежовая – мыс Хитрово можно отметить следующие особенности. Прогрев вод происходит во всем слое (0–20 м) с одинаковой интенсивностью, и в период максимального прогрева температура воды в слое 0–20 м практически одинакова (см. рис. 4.2.1). На поверхности ее значения составляют 18,7 °С, на горизонте 10 и 20 м –

соответственно 18,2 и 18,4 °С. Отличительной особенностью этого района является тот факт, что температура на глубине 10 м ниже, чем на поверхности и глубине 20 м. Это обстоятельство обусловило и практически одинаковую сумму положительных температур, причем на глубине 20 м она была выше, чем на глубине 10 м (см. рис. 4.2.2). Так, на поверхности сумма положительных градусо-дней составляет 2435, а на глубинах 10 и 20 м – соответственно 2225 и 2246 (рис. 4.2.2).

Мыс Южный. Отрицательные температуры воды в районе мыса Южный прослеживаются с середины января по третью декаду марта и составляют в целом 55–60 дней (см. рис. 4.2.1). Наиболее интенсивный рост температуры воды отмечается с июня по июль. На поверхности температура воды изменяется от 6,4 до 14,2 °С, на горизонте 10 м – от 5,5 до 13,0 °С и на глубине 20 м – от 4,2 до 12,1 °С (рис. 4.2.1). С июля по сентябрь температура воды на поверхности остается практически постоянной. При этом в августе на поверхности вода прогревается еще на 1,0–1,5 °С, а у дна наблюдается незначительное понижение температуры. Такая ситуация может быть обусловлена прохождением циклонов.

Зал. Опричник – мыс Грозный. Переход к положительным температурам в этом районе отмечается в первой декаде апреля (см. рис. 4.2.1). В сентябре температура воды достигает максимальных для этого района значений – 16,2, 17,2 и 14,7 °С – соответственно на поверхности, глубинах 10 и 20 м. Как и в рассмотренном выше районе, здесь наблюдается повышение температуры воды во всем слое в ноябре. Такая ситуация может быть обусловлена потоком теплого течения открытого моря, распространяющегося в область мелководья.

Несмотря на то, что этот район расположен севернее мыса Южный, сумма градусо-дней здесь несколько выше. Так, на поверхности она составляет 2400, на горизонте 10 м – 2190 и на глубине 20 м – 1900 (см. рис. 4.2.2).

Мыс Надежды. Акватория у мыса Надежды является одной из самых мелководных из шести исследованных участков. 20-метровая изобата располагается здесь на расстоянии 1,5–2,2 км от уреза воды. Это обстоятельство приводит к достаточно быстрому прогреву и выхолаживанию вод. Интенсивность прогрева вод здесь может достигать 6 °С за месяц (см. рис. 4.2.1). Переход к положительным температурам отмечается в середине марта, и к августу температура воды на поверхности составляет 18,7 °С, на глубине 10 м – 16,9 °С, а на глубине 20 м – 14,0 °С. Это самая высокая температура, которая отмечается в северной части северного Приморья летом. В результате этого обстоятельства здесь количество градусо-дней практически такое же, как на самом южном участке, а на глубине 20 м даже выше. Сумма температур на поверхности составляет 2520, на глубине 10 м – 2230, а на 20 м – 1950 градусо-дней (см. рис. 4.2.2).

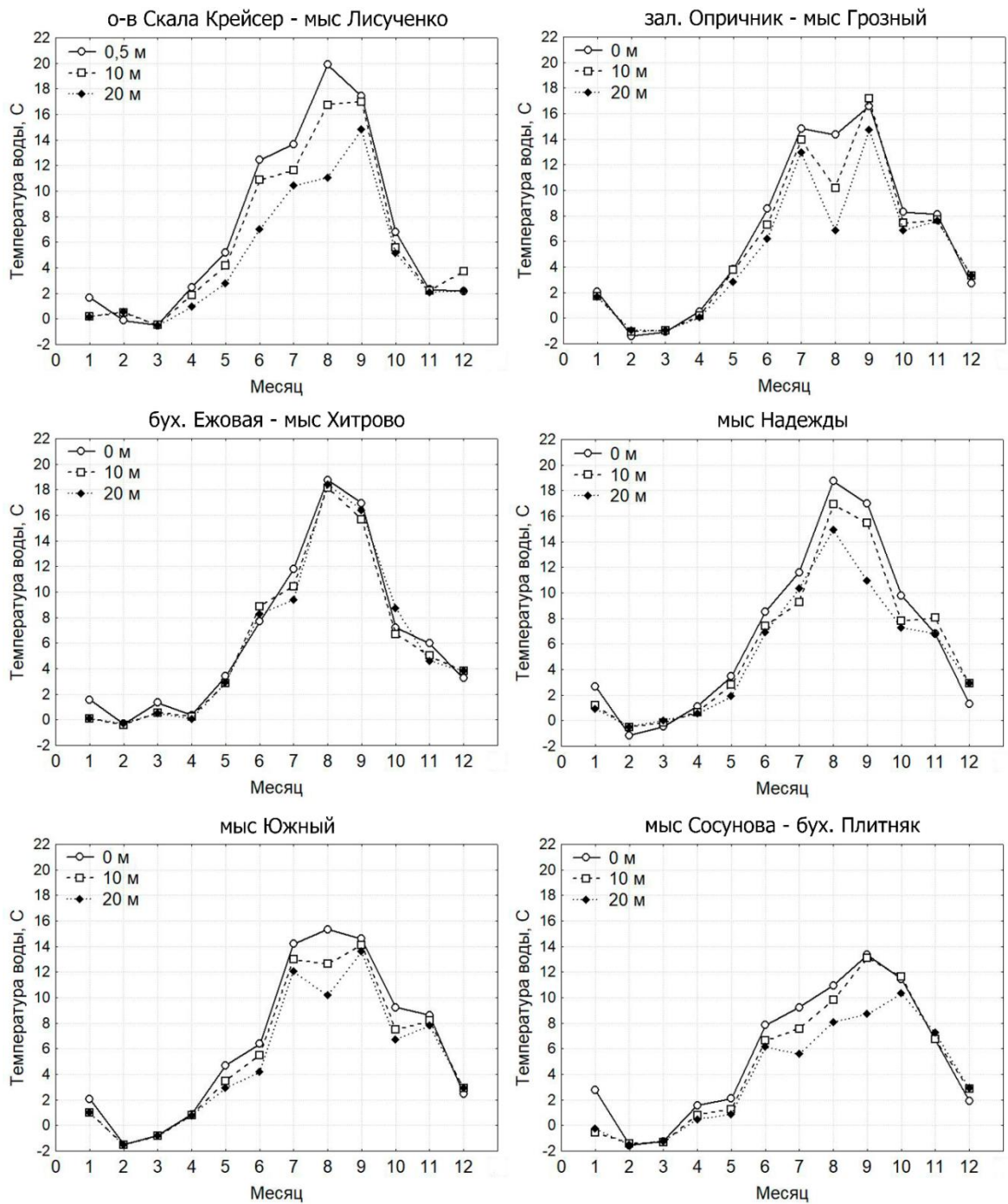


Рис. 4.2.1 Внутригодовой ход температуры воды в районах исследования

Сумма положительных температур здесь несколько ниже, чем в двух предыдущих районах. Так, на поверхности она составляет 2370, на глубине 10 м – 2090 и на глубине 20 м – 1870 градусо-дней (см. рис. 4.2.2).

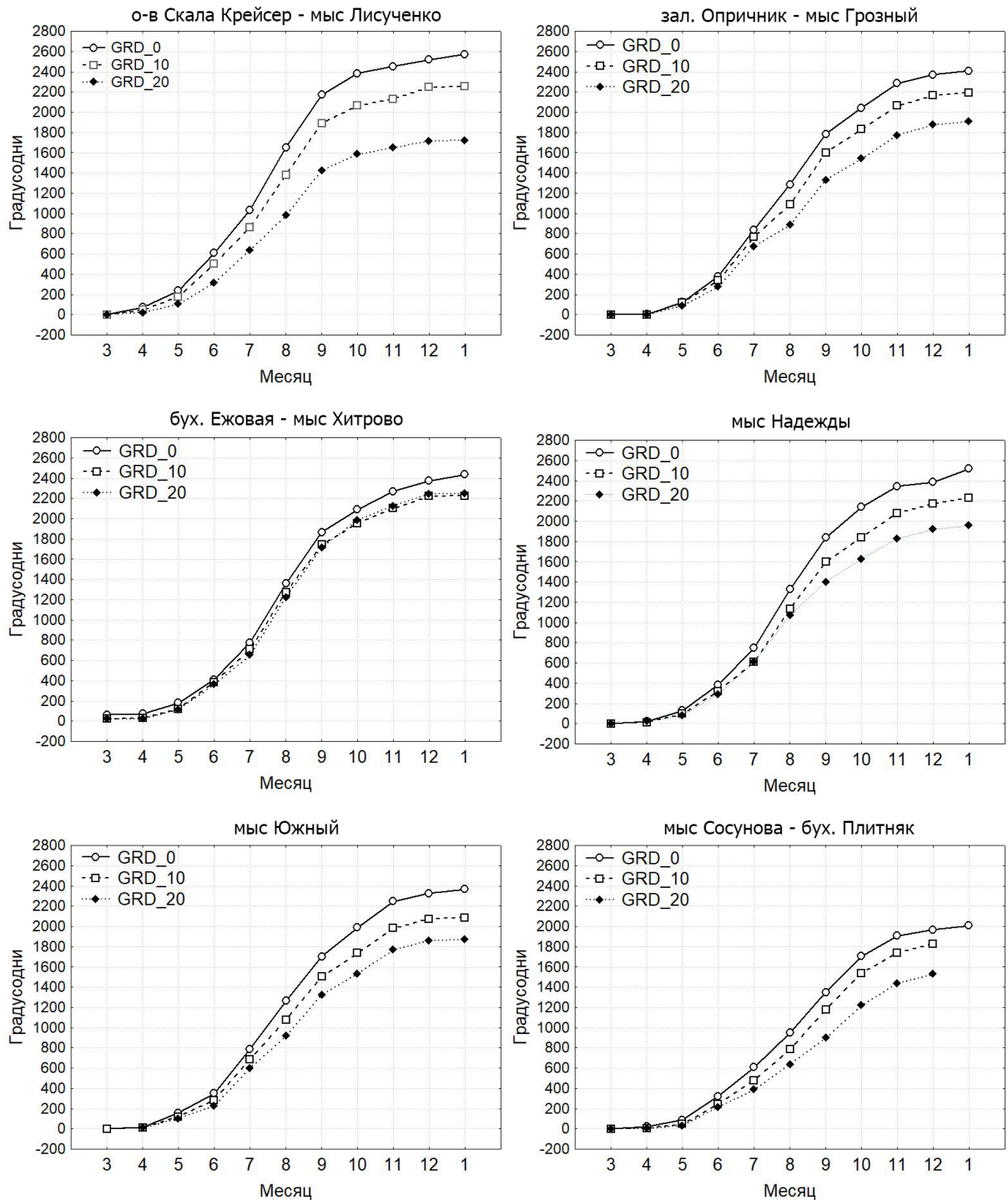


Рис. 4.2.2 Количество положительных градусо-дней на разных глубинах в районах обитания *S. intermedius*

Мыс Сосунова – бухта Плитняк. Среди всех рассматриваемых районов на участке мыс Сосунова – бухта Плитняк наблюдается самый продолжительный период отрицательных температур. В придонном слое, на глубинах 10–20 м, он продолжается около 80 сут – с января по 3-ю декаду марта (см. рис. 4.2.1). Максимальные значения температуры воды не превышают 14 °С в августе. При этом количество градусо-дней здесь наиболее низкое. Так, на поверхности

за год сумма температур составляет 2000 градусо-дней, на глубине 10 м – 1800 и на глубине 20 м – 1500 (см. рис. 4.2.2).

Из приведенных данных следует, что исследуемые участки довольно сильно различаются по степени прогрева/выхолаживания, а также средним значениям температуры воды в разные сезоны года. Однако скопления *S. intermedius* с высокими темпами роста наблюдаются как в наиболее теплых, так и в наиболее холодных районах. Например, на самой южной из исследованных акваторий – о. Скала Крейсер – мыс Лисученко (с суммой тепла на разных глубинах от 2570 до 2250 градусо-дней) – и на самой северной акватории – мыс Сосунова – бухта Плитняк (с суммой тепла от 1800 до 2000 градусо-дней) – средние размеры одновозрастных ежей различаются незначительно (Чалиенко и др., 2018). В районах бух. Ежовая – мыс Хитрово и у мыса Надежды, где темпы роста *S. intermedius* снижены, максимальные температуры воды и суммы положительных температур выше, чем в районах мыс Сосунова – бух. Плитняк и зал. Опричник – мыс Грозный, где наблюдаются сравнительно высокие темпы роста особей. По-видимому, среднегодовалые температурные условия на всех исследованных акваториях находятся в пределах оптимума для серых морских ежей и ключевым фактором, обуславливающим пространственные различия их роста в этих районах, является обеспеченность доступной пищей. Данное предположение, подтверждается результатами ранее проведенных исследований, показавших, что при благоприятных условиях питания высокие темпы роста ежей могут наблюдаться как в южной, так и в северной частях Приморья (Брегман, 2000; Чалиенко и др. 2018).

Таким образом, на основе полученных результатов можно выделить некоторые характерные черты биотопов скоплений с низкими и высокими темпами роста животных. Для отмеченных поселений ежей со сниженными темпами роста (у мыса Южный, мыса Надежды и в районе бухта Ежовая – мыс Хитрово) были характерны довольно высокие плотности скоплений (до 55 экз./м²) при небольших средних (<45 мм) и предельных размерах животных. Такие скопления распространены в биотопах на слабозащищенных местах побережья, с выровненным рельефом дна. В этих районах, в сравнении с акваториями, где обитают животные с высокими темпами роста, отмечаются более низкая плотность и видовое разнообразие зарослей макрофитов, а также неблагоприятные условия питания в связи с дефицитом жизненного пространства и активным воздействием гидродинамики. В районах со сравнительно высокими темпами роста *S. intermedius* средние размеры ежей больше 45 мм, соотношение промысловых и непромысловых особей было примерно одинаковым либо преобладали животные промысловых размеров. Для биотопов подобных поселений, как правило, был характерен сложный рельеф дна, покрытого крупнообломочными грунтами, а также высокий индекс плотности зарослей макрофитов.

ГЛАВА 5 РЕТРОСПЕКТИВНЫЙ АНАЛИЗ РОСТА *S. INTERMEDIUS*

Наличие зон роста на минерализованных структурах животных позволяет провести ретроспективную оценку их роста, что давно широко используется ихтиологами (Костарев, 1967; Бирман, 1968; Брюзгин, 1969; Куликова, 1970; Ковтун, 1981; Темных, 1999; Хрусталева, Леман, 2007; Заволокин и др., 2008, 2012; Панченко, 2012; Каев, 2015; и др.) и малакологами (Wilbur, Owen, 1964; Золотарев, 1989; Селин, 1993б, 2000; Колпаков, Колпаков, 2004; Зотин, 2009; Явнов, Игнатъев, 2009; Kubota et al., 2017; и др.). Так, для двустворчатых моллюсков оценка индивидуальных особенностей роста производится путем прямых измерений ежегодных приростов на их раковинах. В ихтиологических исследованиях размеры рыб на каждом году жизни восстанавливаются методом обратных расчислений (Мина, Клевезаль, 1976) по соотношению приростов на чешуе. У морских ежей зоны роста прослеживаются на пластинках панциря, иглах и элементах аристотелева фонаря, однако возможность их использования для ретроспективной оценки процессов индивидуального роста ежей не исследована. В настоящей работе сделана попытка восстановления размеров *S. intermedius* по приростам на пластинках панциря для каждого года его жизни (Чалиенко, 2018б; Чалиенко, 2019).

5.1 Особенности роста пластин панциря *S. intermedius* и некоторые аспекты методики определения возраста по зонам роста

Прежде чем перейти к описанию методики восстановления размеров ежей по приростам на их пластинках, остановимся подробнее на некоторых особенностях роста панциря и пластин правильных морских ежей, которые необходимо учитывать при определении их возраста.

Для тела правильных морских ежей характерна пятилучевая симметрия (Левин, Коробков, 2003). Их панцирь можно подразделить на две части: нижнюю – оральную, в центре которой располагается рот; и верхнюю – аборальную, на которой находится анальное отверстие. Панцирь морских ежей состоит из 10 рядов амбулакральных и 10 рядов интерамбулакральных пластинок (рис. 5.1.1). На амбулакральных пластинках имеются мелкие отверстия для выхода амбулакральных ножек – тонких эластичных трубочек, заканчивающихся присасывательным диском. Анальное отверстие размещается на апикальном поле из пяти генитальных и пяти окулярных пластинок (Бажин, Степанов, 2012).

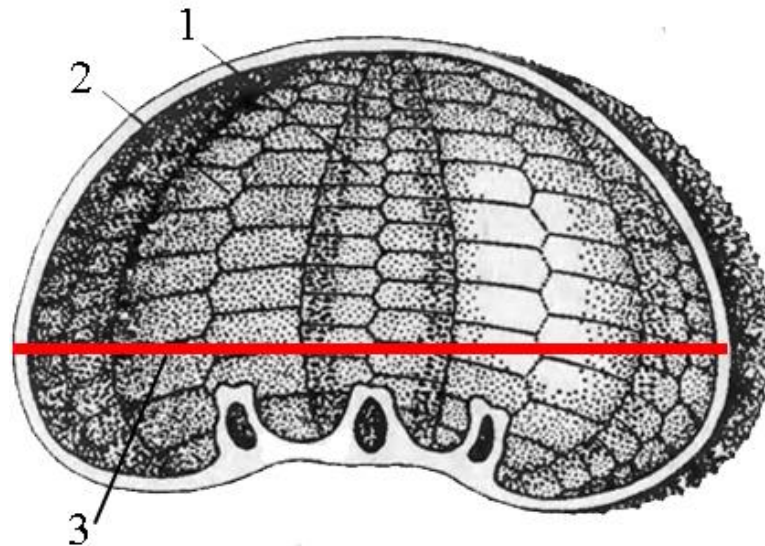


Рис. 5.1.1 Вертикальный разрез панциря морского ежа: 1 – амбулакральные пластинки, 2 – интерамбулакральные пластинки, 3 – амбитус (наиболее широкая в горизонтальном сечении часть панциря) (из: Левин, Коробков, 2003)

Известно, что увеличение диаметра панциря морского ежа происходит за счет не только роста пластин по периферии, но также и добавления новых пластинок, которые появляются на краю окулярных пластинок апикальной системы (Raup, 1968). В результате этих двух процессов у взрослых ежей пластинки всегда больше по размеру и многочисленнее, чем у молодых особей. Поскольку пластинки панциря добавляются на разных этапах жизненного цикла животных, на новых пластинках будут отсутствовать зоны роста, характеризующие рост ежа в предыдущие годы его жизни. Кроме того, по мере добавления новых пластинок скорость роста предыдущих пластин снижается, при этом наиболее старые пластинки, расположенные ближе к ротовому отверстию, практически не растут (Raup, 1968). Отмеченные различия в росте пластин наглядно демонстрирует рис. 5.1.2. На нем представлен интерамбулакральная пластинка *S. intermedius* в возрасте 1+. С внешней стороны темной зоны роста показан прирост пластинок в течение летне-осеннего периода (светлая зона). Как видно из рис. 5.1.2, прирост в этот период на наиболее старых пластинках, расположенных внизу, ближе к ротовому отверстию, гораздо меньше, чем на более молодых, расположенных сверху, ближе к апикальному полю (Чалиенко, 2018а).

Рост пластин в разных направлениях неодинаков и также зависит от положения пластинки на панцире. Ранее Рауп (Raup, 1968) было показано, что проксимальный край пластинки (верхний), расположенный ближе по направлению к апикальной системе, растет интенсивнее, чем дистальный, нижний край пластины, расположенный дальше от апикальной

системы. По мере удаления пластинки от апикального поля различия в скорости роста дистального и проксимального краев пластины постепенно снижаются.

Следующей особенностью роста пластин является то, что интенсивность их бокового роста выше, чем меридионального. При этом пластинки, расположенные на амбитусе, самые длинные в латеральном направлении, а пластинки, расположенные по краям рядов панциря самые маленькие (Raup, 1968).

В нашем исследовании отмечено, что боковой рост пластин (как амбулакральных, так и интерамбулакральных) со стороны заостренного и прямого краев не симметричен относительно центра и его соотношение в направлении от амбитуса до ротового отверстия изменяется.

Как видно из рис. 5.1.3 А на интерамбулакральной пластинке в районе амбитуса прирост в сторону острого края больше, чем в сторону ровного. А на самой первой от ротового отверстия пластинке, наоборот, прирост пластины в сторону ровного края превышает прирост в сторону с острым краем. В связи с этим на самых первых пластинках от ротового отверстия ядро пластин значительно смещено в сторону острых концов.

На амбулакральных пластинках, расположенных в зоне амбитуса, соотношение между гладкой и перфорированной частями варьировало от 0,66 до 1,01 при среднем $0,84 \pm 0,01$ и коэффициенте вариации 9,38 % и было достоверно больше, чем на пластинках у ротового отверстия с соотношением от 0,38 до 0,94 при среднем $0,70 \pm 0,09$ и коэффициенте вариации 12,56 %. На рис. 5.2.3 Б также показано, что на амбулакральной пластине, расположенной у ротового отверстия, прирост перфорированной части значительно больше, чем прирост гладкой, а на амбитусе эти различия выражены в меньшей степени.



Рис.5.1.2 Интерамбулакральные пластинки панциря *S. intermedius* в возрасте 1+

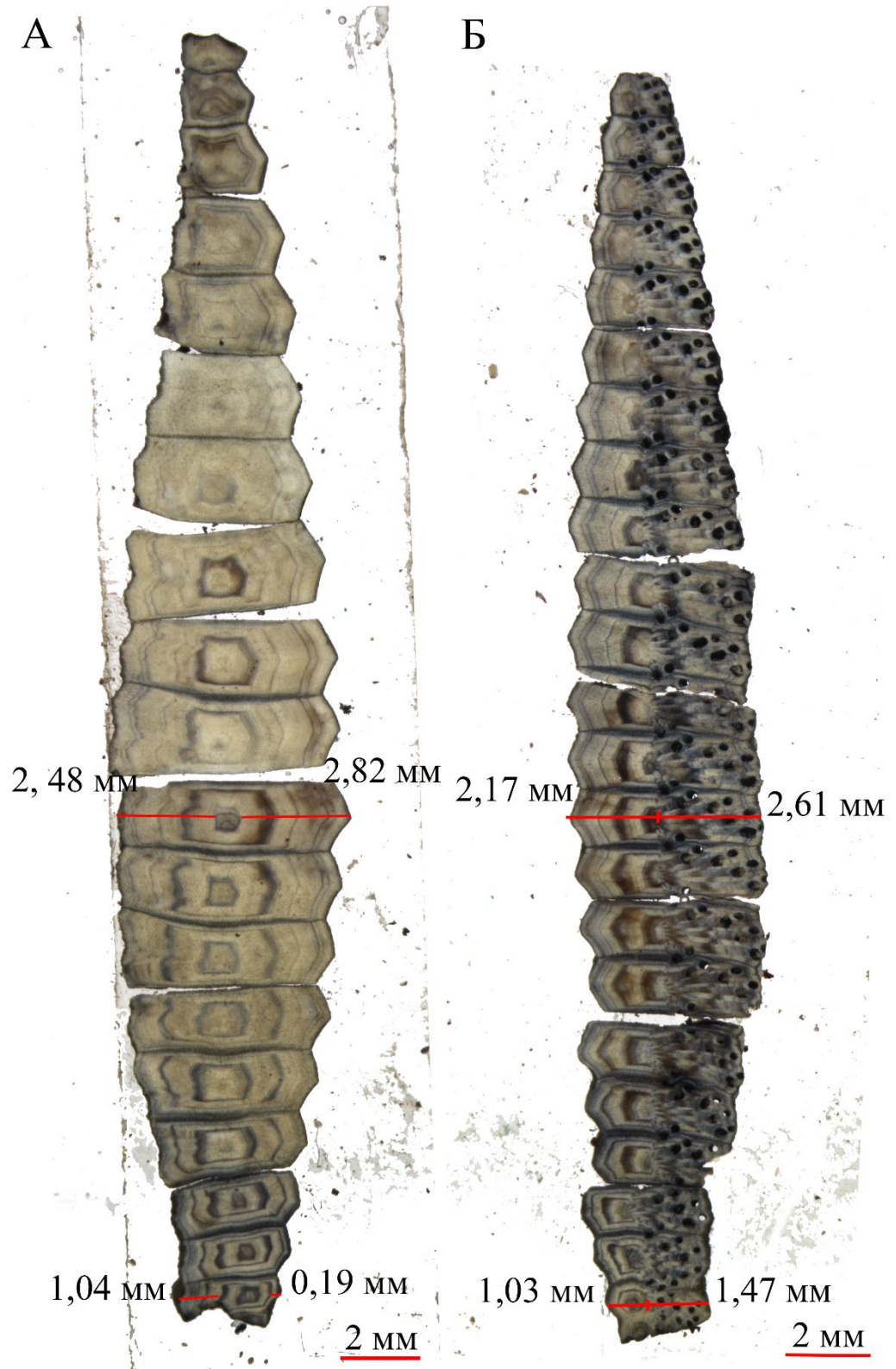


Рис. 5.1.3 Пластинки панциря *S. intermedius*: А – интерамбулакральный ряд; Б – амбулакральный ряд

Таким образом, из приведенных данных можно заключить следующее:

- 1) вдоль одного ряда пластин (как амбулакральных, так и интерамбулакральных) размеры светлых и темных зон роста и их соотношение значительно различаются;
- 2) количество зон роста на пластинках с разных участков панциря может не совпадать из-за разного времени образования пластинок;
- 3) скорость роста пластины в различных направлениях неодинакова и зависит от положения пластинки на панцире.

В связи с отмеченными выше особенностями роста пластин правильных морских ежей возникают вопросы, по каким же пластинкам следует определять возраст особей. Некоторые авторы считают, что наиболее подходящими для определения возраста морских ежей являются первые 7 пластинок от ротового отверстия (Raup, 1968; Jensen, 1969; Брыков, 1975). Йенсен (Jensen, 1969) было показано, что у *S. droebachiensis* до первой задержки в росте закладываются около 7 пластинок и, соответственно, они содержат наибольшее количество зон роста.

В нашем исследовании также был проведен подсчет количества пластинок у *S. intermedius* до первой задержки роста. Результаты наших исследований показали, что у серых ежей, обитающих у мыса Южный, до первой задержки роста количество пластинок варьирует от 3 до 10 шт. при среднем $6,0 \pm 0,14$ шт. и коэффициенте вариации 23,88 %. У большинства ежей в возрасте 0+ было отмечено 5 (27 %), 6 (21 %) и 7 (22 %) пластинок.

Из приведенных результатов можно заключить, что количество пластин до первой задержки в росте у разных видов ежей и среди особей одного вида может сильно варьировать и зависит от условий обитания и сроков оседания личинок. При определении возраста *S. intermedius*, для выявления первых зон роста лучше начинать их подсчет с самых старых пластинок, как минимум с 3-й от ротового отверстия. При подсчете зон роста у крупных медленно растущих особей необходимо учитывать, что по мере увеличения панциря ежей скорость роста самых первых пластин значительно снижается и крайние приросты на них могут быть неразличимы. У таких особей для подсчета крайних зон необходимо проследить их образование на пластинах, появившихся позже, при этом чем старше особь, тем более молодые пластинки (расположенные ближе к апикальному полю) необходимо использовать.

Ранее было установлено, что сроки размножения серого морского ежа на разных акваториях побережья от мыса Поворотный до мыса Золотой различаются, что обусловлено влиянием температуры воды (Викторовская, Матвеев, 2000). В целом у побережья северного Приморья массовый нерест *S. intermedius* наблюдается со второй-третьей декады июля до конца сентября (Викторовская, Матвеев, 2000). При температуре воды 15–18 °С, которая является оптимальной для роста и оседания личинок *S. intermedius*, их развитие длится около месяца (Крючкова, 1976; Евдокимов, 2008). Учитывая сроки массового нереста ежей и примерную

продолжительность личиночной стадии до метаморфоза, перед первой задержкой роста, происходящей в зимне-весенний период, возраст ежей может варьировать от 2 до 5 мес. В связи с этим в настоящей работе первая зона роста (светлый центр), соответствующая этому периоду, записывалась нами как 0+. Таким образом, в последующих возрастных классах у всех просмотренных экземпляров возраст был определен более одного года и отмечался нами как 1+, 2+, 3+ и т.д. с учетом роста в течение первых месяцев жизни до первой задержки.

Рядом авторов в ходе экспериментальных работ по изучению периодичности формирования зон роста на пластинках панциря сублиторальных морских ежей с помощью мечения их тетрациклином и других методов была подтверждена годовая периодичность формирования зон роста (Jensen, 1969; Sumich, McCauley, 1973; Брыков, 1981; Gage, 1991; Brey et al., 1995). Однако установлено, что у взрослых медленно растущих особей могут появляться дополнительные либо сдвоенные кольца роста (Gage, 1991).

В настоящем исследовании при определении возраста *S. intermedius* изначально было сделано допущение о том, что одна светлая и одна темная полосы роста образуются в течение года, при этом светлые широкие полосы отражают период интенсивного роста (летне-осенний рост), а темные – период медленного роста или его прекращения (зимний и весенний) (Gage, 1991). В ходе работ было отмечено, что у части особей на фоне ярко выраженных годовых колец роста на пластинках имеются дополнительные зоны роста, которые проявляются в виде тонких темных полос и выражены слабее, чем годовые задержки в росте. В некоторых случаях отмечалась цикличность в их образовании. Возможно, они образуются в результате кратковременных изменений условий среды или нереста животных. Кроме того, установлено, что на участках, где происходит наиболее интенсивный рост пластины, темные зоны роста могут распадаться на несколько тонких полос, которые можно принять за годовые.

Таким образом, при определении возраста *S. intermedius* надо дифференцировать основные годовые полосы роста от дополнительных. Для идентификации добавочных полос необходимы сравнительный анализ их положения на разных пластинках и даже на разных участках одной пластины, а также сопоставление их положения с общей картиной соотношения других зон роста.

5.2 Методика ретроспективной оценки роста *S. intermedius*

В предыдущей главе, было отмечено, что по мере добавления на краю апикальной системы панцирей морских ежей новых пластинок более старые пластинки смещаются в направлении к ротовому отверстию и их скорость роста по мере удаления от апикальной системы снижается. В связи с этим величина каждой годовой зоны на разных пластинках различается и зависит от положения пластинки на панцире. При вычислении размеров ежей в

прошлые годы жизни по приростам какой-то одной пластинки мы получим результат, который будет отличаться от расчетов, полученных по любой другой пластинке, и ни один из них не будет отражать действительные изменения размеров особей в процессе роста. В данной главе предложено два метода ретроспективной оценки роста *S. intermedius*, основанных на измерении каждого годового кольца на той пластинке панциря ежей, на которой оно имеет наибольшую длину в латеральном направлении. Рассмотрим подробнее первый метод (далее Методика 1).

Как известно, измерение диаметра панциря морских ежей происходит по амбигусу – наиболее расширенной в горизонтальном сечении части панциря (см. рис. 5.1.1). Пластинки, расположенные в зоне амбигуса, самые длинные в латеральном направлении. Сумма длин этих пластинок, как амбулакральных, так и интерамбулакральных, образует периметр панциря ежа. Полагая, что в проекции контур панциря может быть приближен к окружности и что пятилучевая симметрия распространяется на размеры рядов пластин, зная периметр особи, легко вычислить ее диаметр. Таким образом, для определения размеров *S. intermedius* на каждом году жизни необходимо знать длину амбулакральной и интерамбулакральной пластинок, расположенных в зоне амбигуса, в соответствующем возрасте.

Учитывая, что по мере роста панциря ежа происходит смещение пластинок, расположенных на амбигусе, по направлению к ротовому отверстию и замещение их на амбигусе более новыми пластинками, для определения размеров пластин, расположенных на амбигусе в прошлые годы жизни животного, нужно использовать пластинки, расположенные между амбигусом и ротовым отверстием.

Размеры интерамбулакральных пластин, расположенных на амбигусе в предыдущие годы жизни ежа, определяются по размерам соответствующих годовых колец. Так как пластинки, расположенные на амбигусе, самые длинные в латеральном направлении, соответственно, каждое годовое кольцо будет также иметь наибольшую длину на той пластинке, которая была расположена на амбигусе в прошлые годы жизни животного.

Таким образом, измерение каждого годового кольца проводится на той пластинке, на которой оно имеет наибольшую длину в латеральном направлении. Например, у ежа с диаметром панциря 33 мм в возрасте 5 лет на амбигусе расположена 9-я от ротового отверстия интерамбулакральная пластинка, а в возрасте 1 года амбигусной была 4-я пластинка, так как на ней соответствующая первому году жизни зона роста наибольшая (рис. 5.2.1).

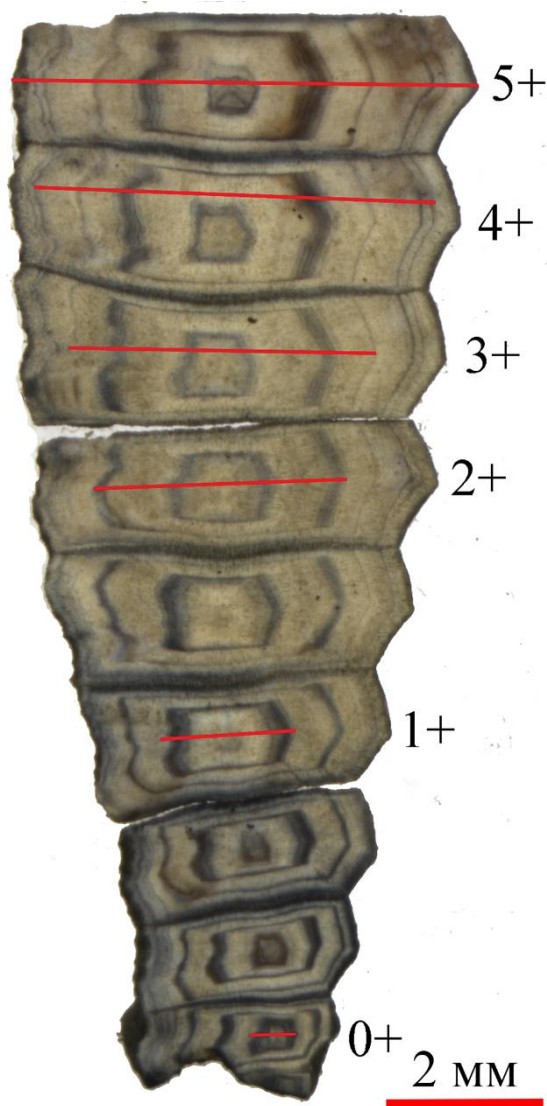


Рис. 5.2.1 Пластинки интерамбулакального ряда панциря *S. intermedius*, расположенные от амбитуса до ротового отверстия

Поскольку пластинки между соседними рядами соединены внахлест, для расчета периметра панциря промеры годовых колец проводятся по наибольшей и наименьшей длине в латеральном направлении: от переднего до заднего конца вдоль центральной оси пластины (L1) и от переднего до заднего конца вдоль верхнего края пластины (L2) (рис. 5.2.2).

Определение размеров амбулакальных пластинок, расположенных на амбитусе, для каждого года жизни ежа путем прямого измерения зон роста осложнено тем, что половина этой пластины перфорирована отверстиями для амбулакальных ножек и на перфорированной части зоны роста практически не различимы (рис. 5.2.3). Однако, так как на гладкой половине амбулакальной пластины зоны роста представлены довольно четко, можно восстановить размеры перфорированной части по размерам гладкой с помощью уравнения линейной зависимости.

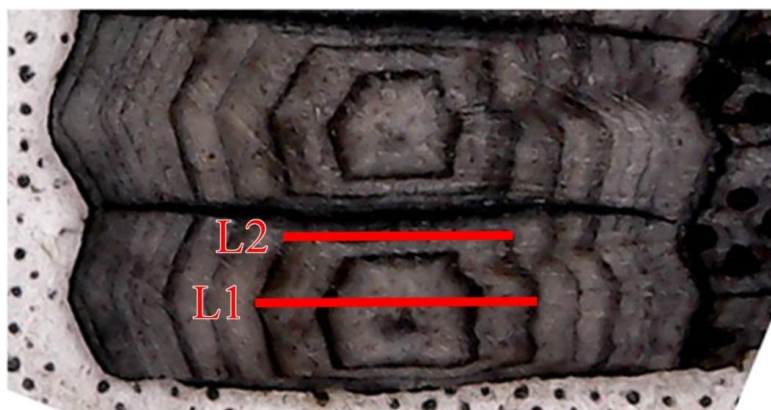


Рис. 5.2.2 Измерения зон роста на интерамбулакальных пластинках *S. intermedius* для восстановления диаметров ежей по периметру их панциря

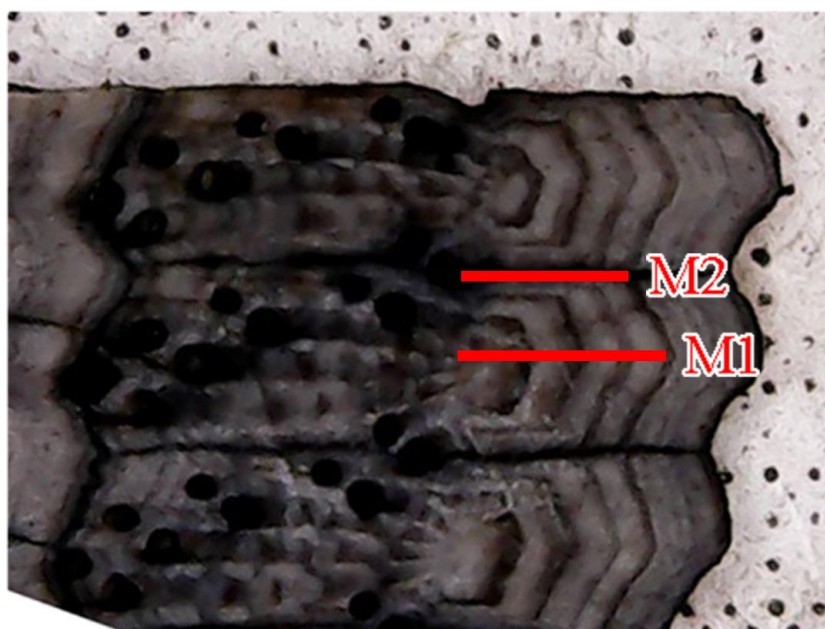
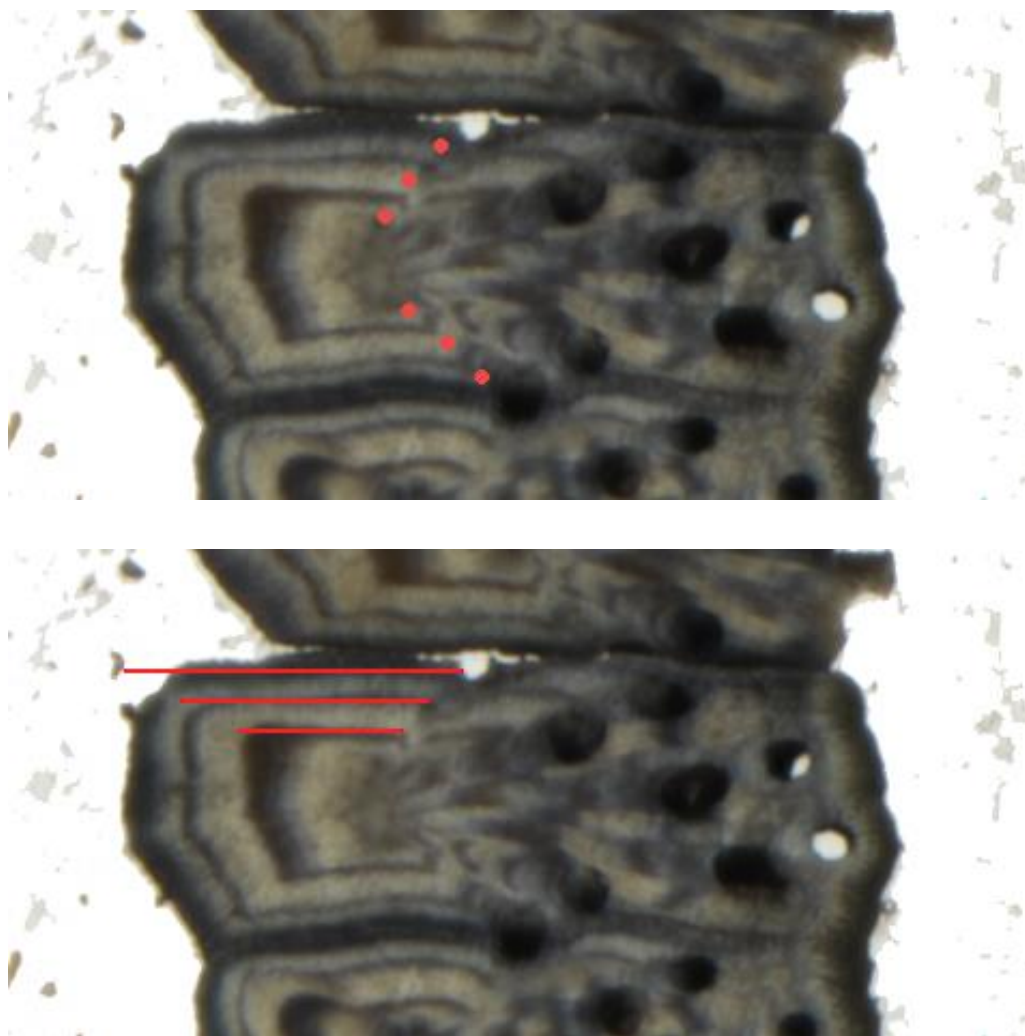


Рис. 5.2.3 Измерения зон роста на амбулакальных пластинках *S. Intermedius*

Измерения зон роста на гладкой части амбулакальной пластинки проводятся по наибольшей и наименьшей длине в латеральном направлении: от переднего выступающего конца зоны роста до начала пористой части пластинки (M1) (до первого отверстия амбулакальной ножки) и так же вдоль верхнего края пластинки (M2).

При выполнении измерений следует учитывать, что отверстия амбулакальных ножек по мере роста пластинок постепенно смещаются к периферии (рис. 5.2.4 а, б). В местах прежнего положения отверстий сохраняются отметки в виде дугообразного изгиба темной зоны роста (рис. 5.2.4 а). Измерение зоны роста гладкой части пластинки должно быть проведено именно до отметки положения отверстия ножки на момент формирования зоны роста (рис. 5.2.4 б), а не на момент поимки ежа.



А

Б

Рис. 5.2.4 Изменение положения первых отверстий амбулакальных ножек по мере роста пластинки *S. intermedius* (а); изменение границ измерений разных зон роста в зависимости от положения отверстия первой амбулакальной ножки (б)

Для определения зависимости размеров перфорированной части пластинки от гладкой были собраны 200 экз. *S. intermedius* размером от 6 до 50 мм. Данная выборка случайным образом была разбита на две подвыборки – обучающую и контрольную – по 100 экз. ежей в каждой. На основе первой подбирали параметры зависимости, вторая была использована для проверки качества модели.

Промеры гладкой части амбулакальных пластин, расположенных на амбитусе, проводили от переднего выступающего края пластинки до начала зоны ее пористой части (до первого отверстия амбулакальной ножки) (M1) и так же вдоль верхнего края пластинки (M2) (рис. 5.2.5). Размеры пористой части пластинки (N1 и N2) определяли путем вычисления из размеров всей амбулакальной пластинки, по наибольшей и наименьшей длине, соответствующих размеров ее гладкой части.

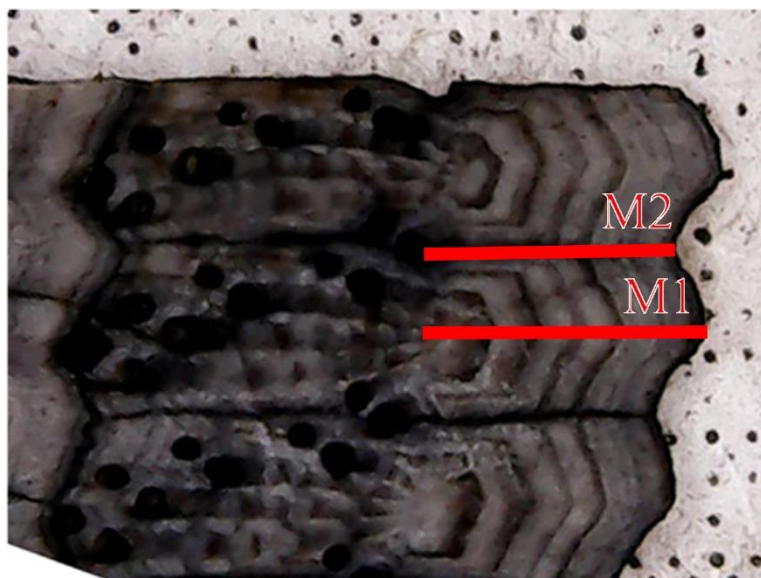


Рис. 5.2.5 Схема измерения гладкой части амбулакральных пластинок *S. intermedius* для определения зависимости между гладкой и пористой частями пластинки

Как видно на рис. 5.2.6, зависимости между размерами пористой и гладкой частей амбулакральных пластинок, построенные по обучающей выборке, довольно близки к прямолинейным. Качество методики восстановления размеров ежей по их периметру с использованием уравнений зависимости пористой части амбулакральной пластинки от гладкой оценивалось по квадратному корню из среднего квадрата невязок диаметров панцирей *S. intermedius* (абсолютная погрешность расчетов). Относительная погрешность расчетов определена как отношение абсолютной погрешности расчетов диаметров к действительному диаметру панциря, выраженное в процентах. Сравнение полученных результатов для разных размерных классов приведено в табл. 5.2.1.

Как видно из данных табл. 5.2.1, разница между расчетными данными, полученными с использованием формул зависимости перфорированной части амбулакральной пластинки от гладкой, и наблюдаемыми данными во всех размерных классах в среднем не превышает 1 мм, что, учитывая погрешность измерений диаметра панциря штангенциркулем – 1 мм, вполне допустимо.

Наименьшая средняя абсолютная погрешность расчетов наблюдалась среди особей размером до 10 мм (0,3 мм), а наибольшая – среди особей размером 30–50 мм (0,82 мм). У ежей размером до 10 мм доля особей с абсолютной погрешностью расчетов менее 1 мм составила 100 %, при этом у 85 % экземпляров она была меньше 0,5 мм (рис. 5.2.7). Среди экземпляров размером 10–19 мм погрешность расчетов не превышала 1 мм у 85 % ежей. У особей размером 20–29 мм доля таких животных составила 75 %, у ежей размером 30–39 мм – 62 %, а у самых крупных экземпляров (40–50 мм) – 70 %.

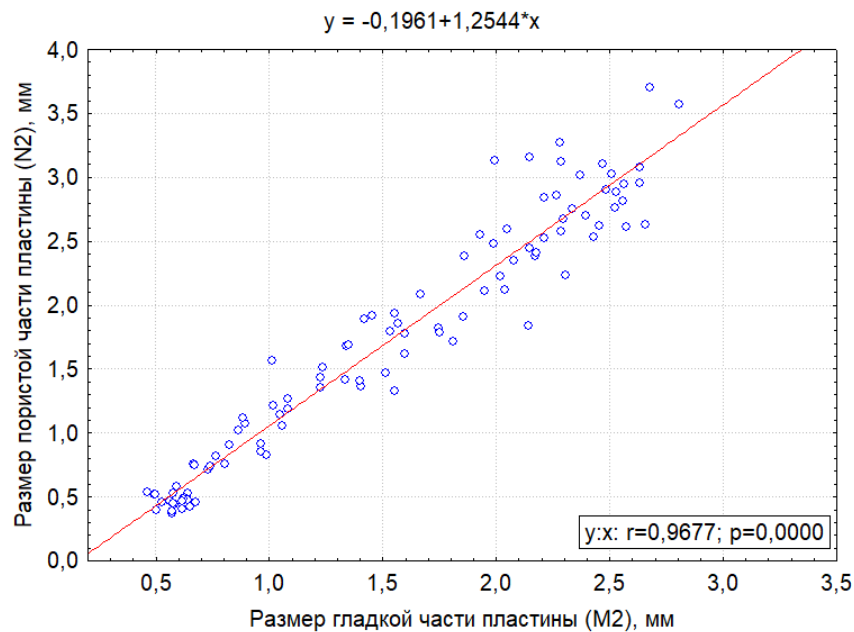
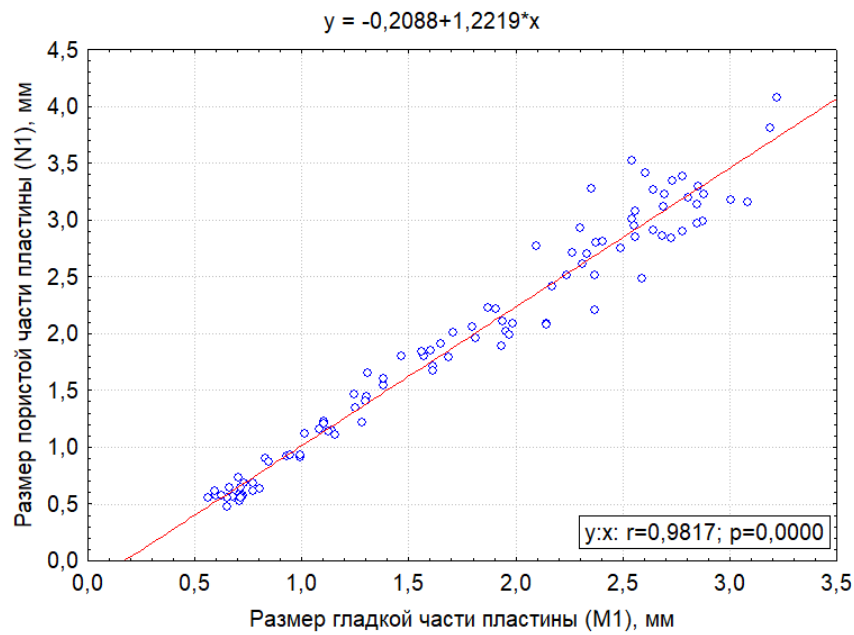


Рис. 5.2.6 Зависимость между размерами гладкой и перфорированной частями амбулакральных пластинок, расположенных в зоне амбитуса у разноразмерных особей: **А** – по наибольшему промеру гладкой части пластинки (M1); **Б** – по наименьшему промеру гладкой части пластинки (M2)

Абсолютная и относительная погрешности расчетов диаметров панцирей *S. intermedius*
(Методика 1)

Размерный класс	<10 мм	10–19 мм	20–29 мм	30–39 мм	40–50 мм
Абсолютная погрешность расчетов, мм	<u>0,30</u> 0,004–0,870	<u>0,58</u> 0,005–1,58	<u>0,61</u> 0,01–1,74	<u>0,82</u> 0,10–2,09	<u>0,82</u> 0,05–2,65
Относительная погрешность расчетов, %	<u>4,29</u> 0,48–8,42	<u>3,92</u> 0,03–9,89	<u>2,42</u> 0,05–6,11	<u>2,32</u> 0,31–5,65	<u>1,90</u> 0,13–6,63

Примечание. Значения представлены в виде средней величины (над чертой) и пределов ее изменчивости (под чертой).

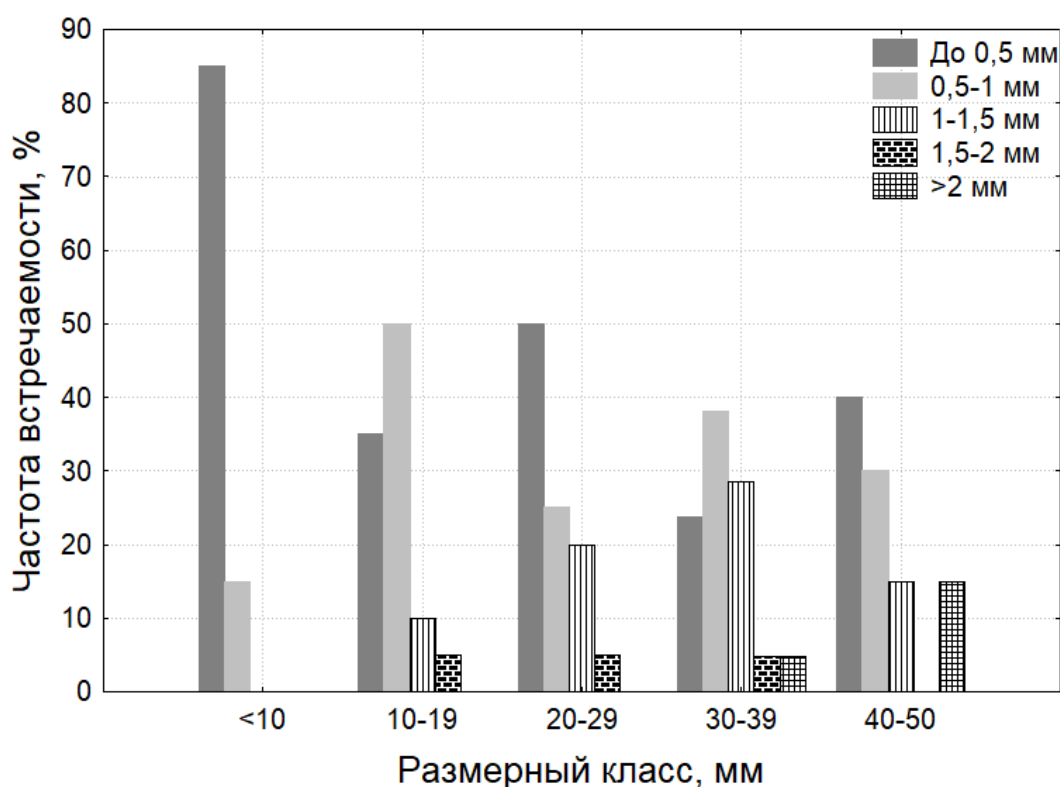


Рис. 5.2.7 Изменение величины абсолютной погрешности расчетов диаметров панцирей *S. intermedius* по разным размерным группам (Методика 1)

Относительная погрешность расчетов с увеличением размеров *S. intermedius* снижалась. Наибольшие ее величины наблюдались среди самых мелких ежей (4,29 %), а наименьшие – среди ежей размером 40–50 мм (1,9 %).

Сравнение размеров *S. intermedius* в действительной выборке и в выборке, полученной путем восстановления диаметров панцирей по приведенной методике, показало отсутствие достоверных различий между ними. Графики роста, построенные по обеим выборкам, практически совпали (рис. 5.2.8). Из приведенных результатов можно заключить, что описанная

методика ретроспективной оценки роста вполне может быть использована для исследования как группового, так и индивидуального роста морских ежей.

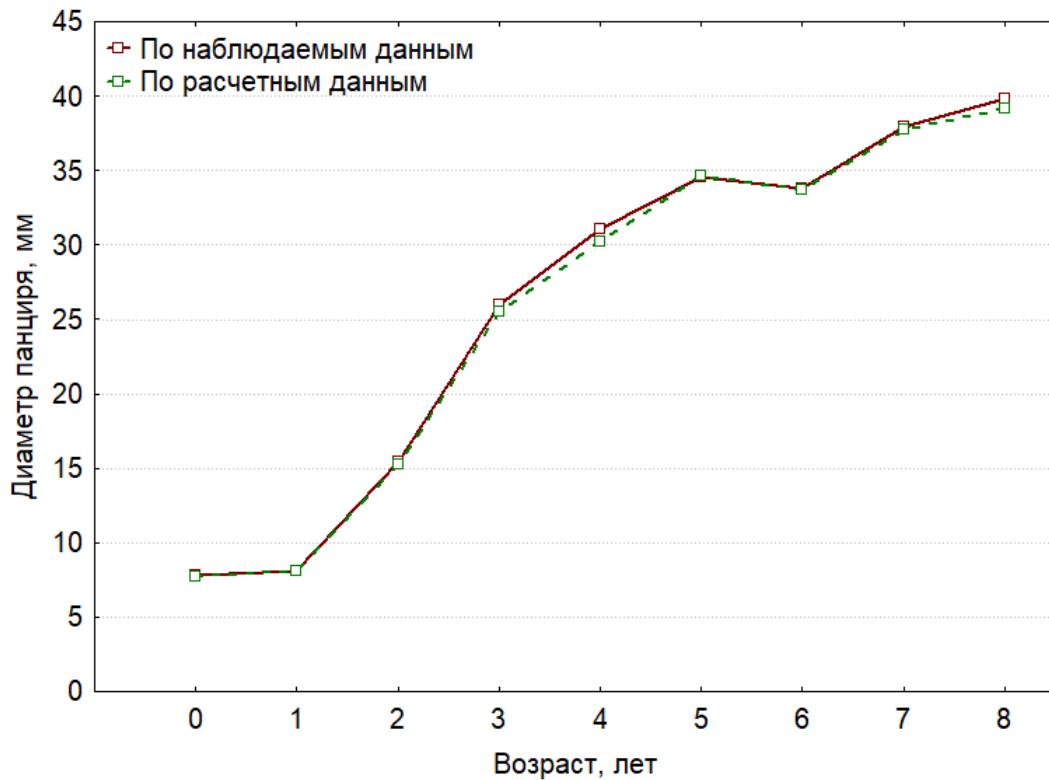


Рис. 5.2.8 Кривые группового роста *S. intermedius*, полученные по наблюдаемым диаметрам панцирей и диаметрам, рассчитанным по периметру панцирей

Также в настоящей работе проведено восстановление диаметров панцирей *S. intermedius* по зонам роста на интерамбулакральных пластинках, расположенных в зоне амбитуса в прошлые годы жизни ежа, с помощью уравнения линейной зависимости (далее Методика 2). Как и в предыдущем методе, измерения каждого годового кольца проводится на той интерамбулакральной пластинке, на которой оно имеет наибольшую длину в латеральном направлении, как это было показано на рис. 5.2.2. При этом зоны роста измеряются по их наибольшей длине (рис. 5.2.9).

Для определения зависимости между диаметром панциря и размером интерамбулакральной пластинки была использована та же выборка из 200 экз. *S. intermedius*, что и в первом методе. Данная выборка была разбита случайным образом на две подвыборки – обучающую и контрольную – по 100 экз. ежей в каждой. На основе первой подбирали параметры зависимости, вторая была использована для проверки качества модели.

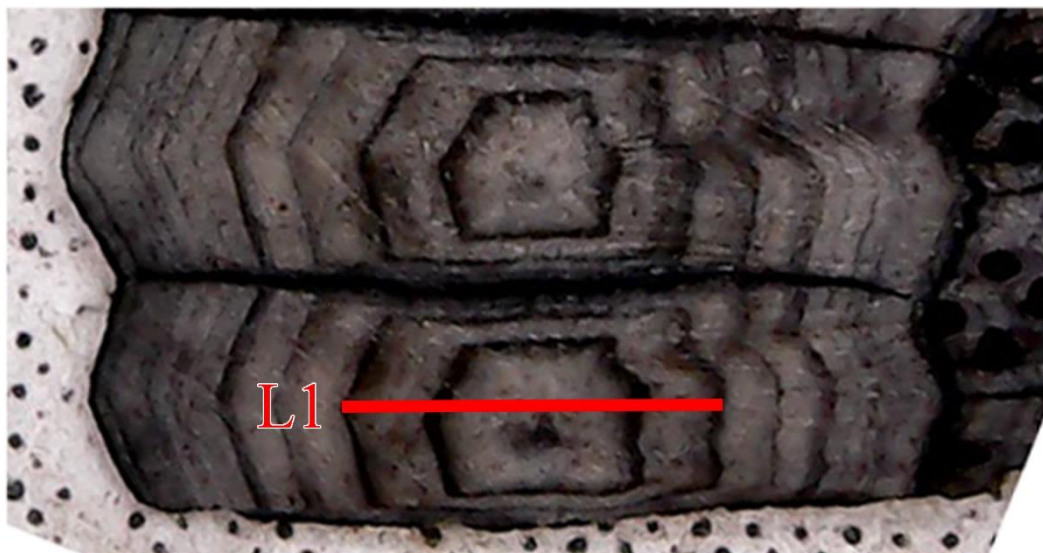


Рис. 5.2.9 Измерения зон роста на интерамбулакальных пластинках *S. intermedius* для восстановления диаметров ежей с помощью уравнения линейной зависимости

Промер интерамбулакальных пластин, расположенных на амбигусе, проводили по наибольшей длине пластинки в латеральном направлении: от переднего до заднего конца вдоль центральной оси пластины (L1).

Как видно на рис. 5.2.10, зависимость между диаметром панциря и размером интерамбулакальной пластины, расположенной на амбигусе, близка к прямолинейной, коэффициент корреляции составил 0,997. При использовании данной зависимости для вычислений диаметров панцирей *S. intermedius* средняя абсолютная погрешность расчетов во всех размерных классах не превышала 1 мм (табл. 5.2.2).

Наибольшая в среднем абсолютная погрешность расчетов наблюдалась среди ежей размером 30–39 мм (0,9 мм), а наименьшая – среди особей размером до 10 мм (0,4 мм). Распределение средней относительной погрешности по размерным классам было противоположным. Наибольшая в среднем относительная погрешность отмечена у ежей размером до 10 мм (5,5 %), а наименьшая – у самых крупных ежей размером 40–50 мм (1,8 %) (рис. 5.2.11). Доля *S. intermedius* с абсолютной погрешностью расчетов до 1 мм варьировала от 95 % (у ежей размером до 10 мм) до 62 % (у ежей размером 30–39 мм). Сравнение размеров *S. intermedius* в наблюдаемой и расчетной выборках показала отсутствие достоверных различий, кривые группового роста по этим выборкам практически совпали (рис. 5.2.12).

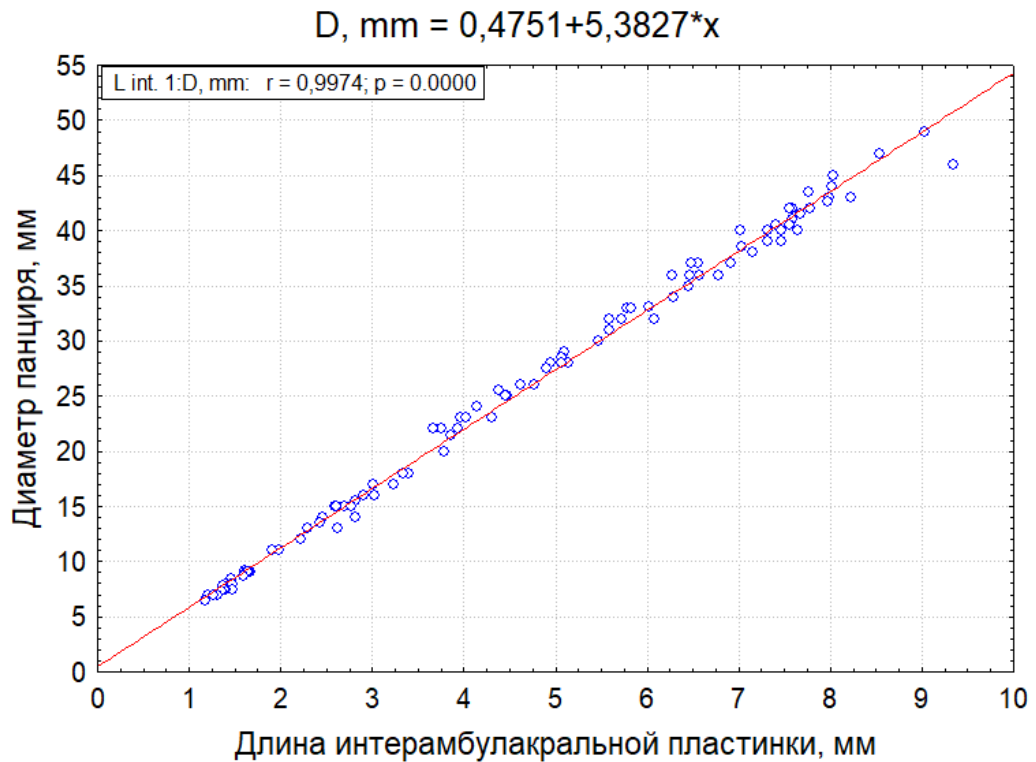


Рис. 5.2.10 Зависимость между размерами интерамбулакальных пластин, расположенных в зоне амбитуса, и диаметрами панцирей *S. intermedius*

Таблица 5.2.2

Абсолютная и относительная погрешности расчетов диаметров панцирей *S. intermedius*

(Методика 2)

Размерный класс	<10 мм	10–19 мм	20–29 мм	30–39 мм	40–50 мм
Абсолютная погрешность расчетов, мм	<u>0,430</u> 0,001–1,03	<u>0,48</u> 0,03–1,60	<u>0,82</u> 0,01–1,80	<u>0,90</u> 0,05–1,99	<u>0,76</u> 0,02–2,0
Относительная погрешность расчетов, %	<u>5,50</u> 0,02–13,70	<u>3,31</u> 0,19–12,58	<u>3,36</u> 0,03–8,20	<u>2,57</u> 0,14–5,53	<u>1,79</u> 0,04–5,01

Примечание. Значения представлены в виде средней величины (над чертой) и пределов ее изменчивости (под чертой).

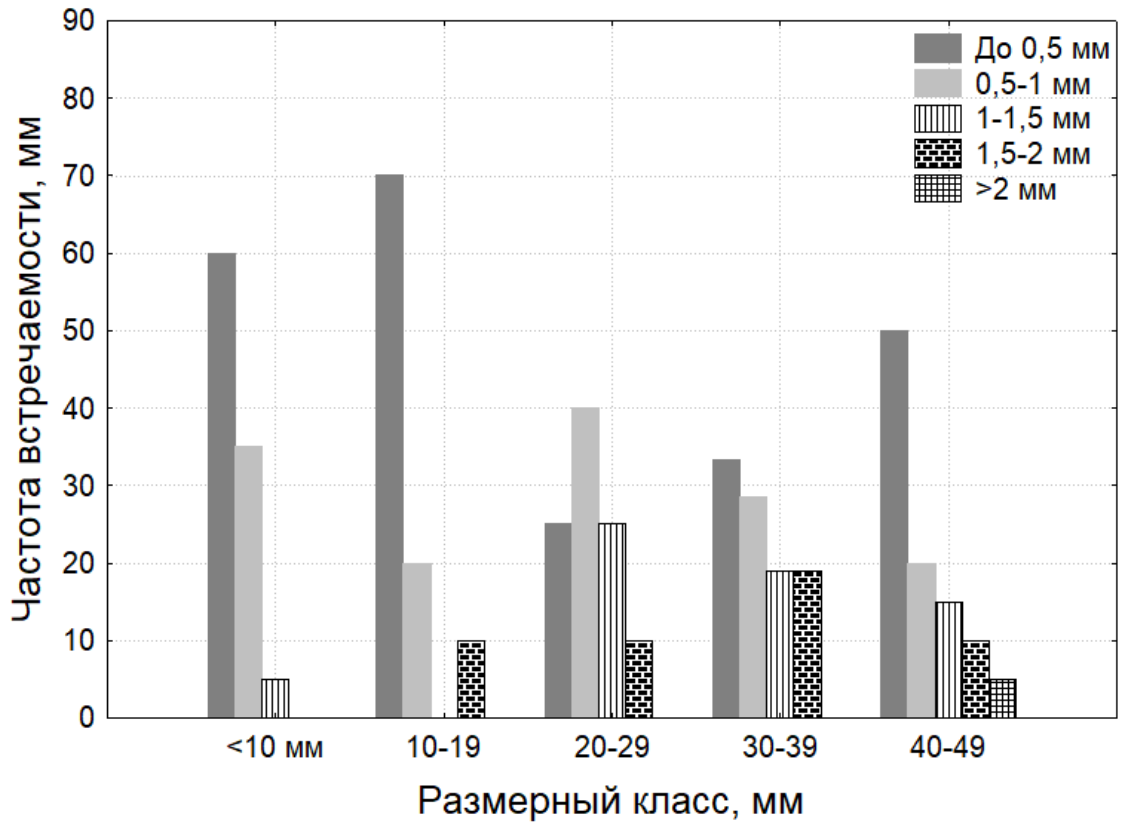


Рис. 5.2.11 Изменение величины абсолютной погрешности расчетов диаметров панцирей *S. intermedius* в разных размерных группах (Методика 2)

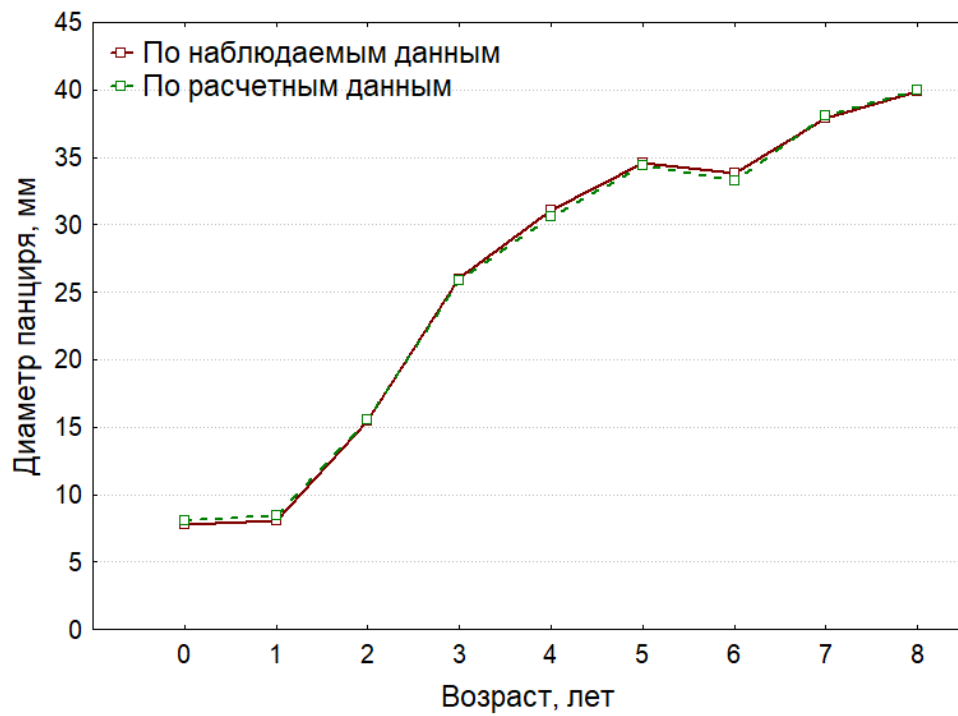


Рис. 5.2.12 Кривые группового роста, полученные по наблюдаемым диаметрам панцирей *S. intermedius* и диаметрам, рассчитанным по размерам интерамбулакальных пластинок

При использовании метода вычисления диаметров по размерам интерамбулакальных пластин (методика 2), отмечена несколько большая средняя абсолютная погрешность расчетов среди особей размером до 10 мм – 0,43 мм (5,5%), чем при использовании методики 1 (по периметру панциря) – с результатом 0,3 мм (4,3%). В целом, при использовании методики 2 доля ежей с абсолютной погрешностью расчетов более 1 мм несколько меньше (21%), чем при использовании методики 1 (24%).

Отмеченные различия в результатах двух описанных методов восстановления размеров ежей по зонам роста незначительны и могут быть случайными. Существенным преимуществом методики 2, в сравнении с методикой 1, является меньшая трудоемкость. В методике 1, несмотря на снижение зависимости результатов от изменчивости соотношения длин интерамбулакальных и амбулакальных пластин, необходимо проведение большего количества дополнительных промеров, что может увеличивать неточность конечных результатов.

5.3. Особенности индивидуального роста *S. intermedius*

Для исследования индивидуальных особенностей роста *S. intermedius* была использована выборка из 57 экз. размером от 28 до 47 мм при среднем 37,8 мм, в возрасте от 4+ до 8+, в основном от 4+ до 6+. Расчет диаметров панцирей на каждом году жизни проводили с помощью метода 1 (по периметру панциря).

По результатам проведенных исследований установлено, что индивидуальные абсолютные приросты панцирей морских ежей, обитающих у мыса Южный, в течение 8 лет варьируют от 0,81 до 17,73 мм. По обобщенным данным наибольший прирост панцирей *S. intermedius* происходит в возрасте 2+, затем линейные приросты (в абсолютном выражении) постепенно уменьшаются (рис. 5.3.1).

Индивидуальные кривые роста у многих ежей существенно отличались от кривой группового роста. Максимальный прирост панциря у разных особей происходил в возрасте от 0+ до 5+. У большинства просмотренных экземпляров, максимальный абсолютный прирост отмечен на втором (30,1%) и третьем годах жизни (29,1 %) (рис. 5.3.2).

Величина максимального абсолютного прироста панцирей у разных особей варьировала от 5,6 до 17,7 мм и в среднем составила 10,7 мм. У большинства ежей (41,8 %) величина максимального прироста находилась в пределах 9–12 мм. Также довольно часто встречались экземпляры с максимальным абсолютным приростом от 6 до 9 мм (27,3 %) и 12–15 мм (21,8 %) (рис. 5.3.3).

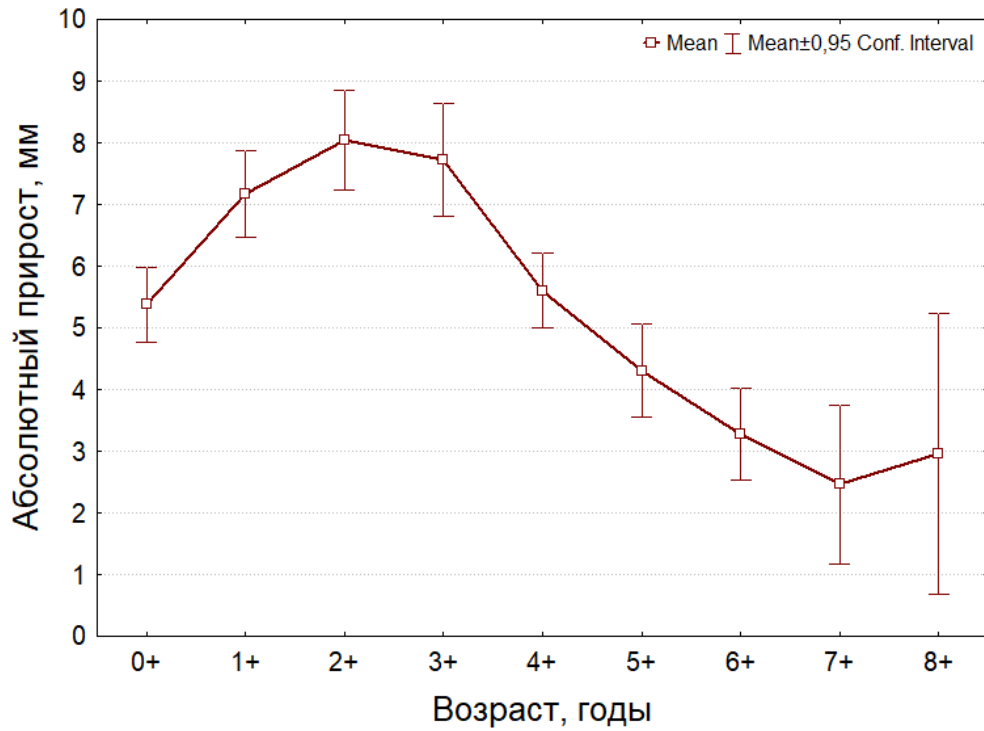


Рис. 5.3.1 Групповой абсолютный прирост панцирей *S. intermedius*, обитающих у мыса Южный

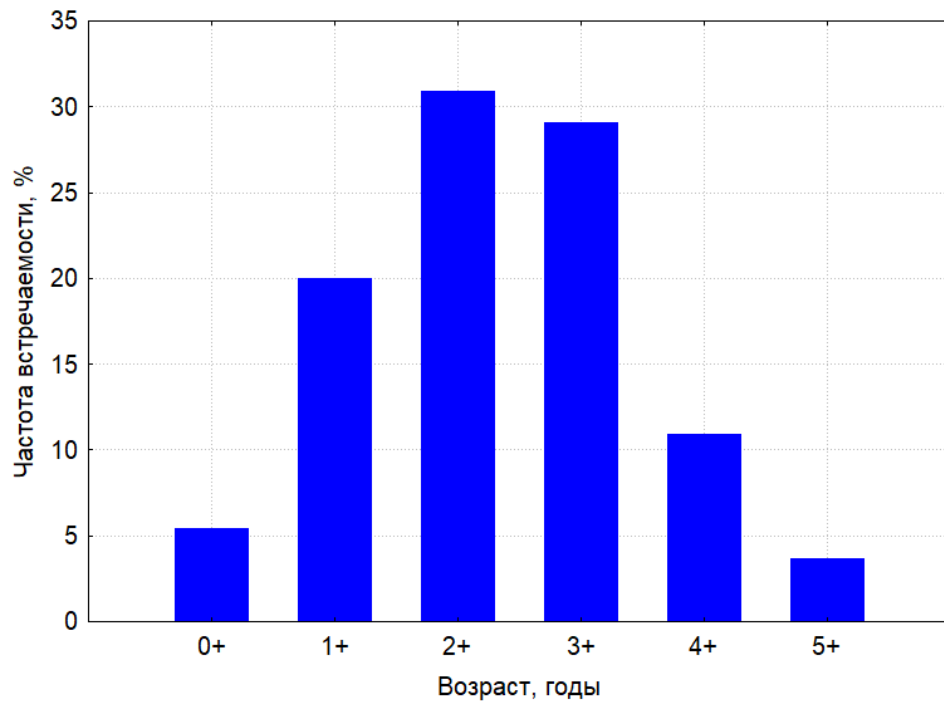


Рис. 5.3.2 Распределение частоты максимального абсолютного прироста панцирей *S. intermedius* по возрастным группам

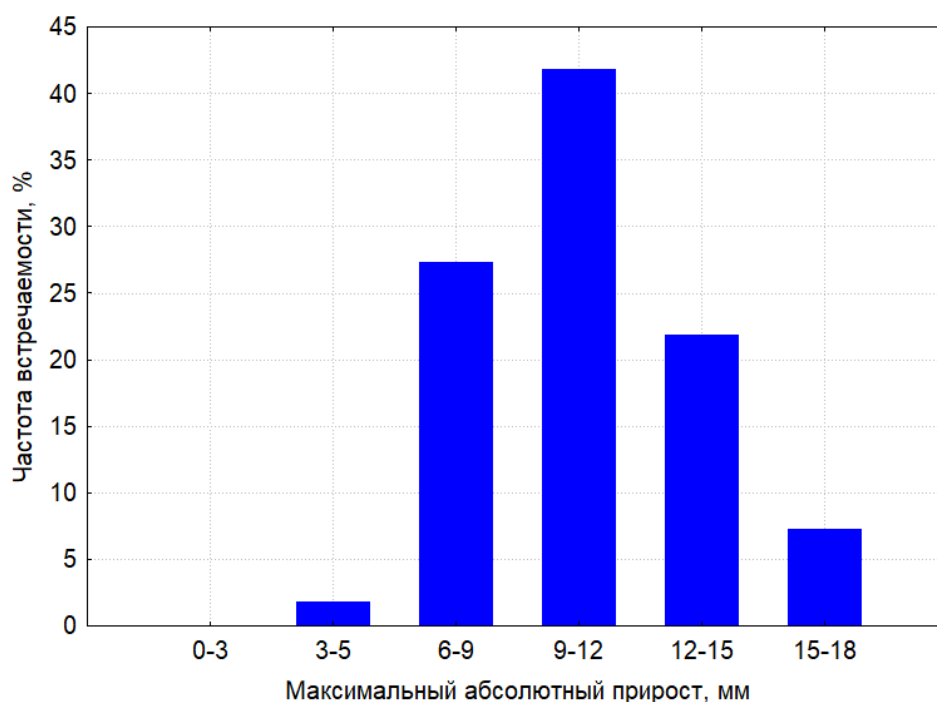


Рис. 5.3.3 Распределение частоты встречаемости *S. intermedius* по величине максимального абсолютного прироста

Для выявления закономерностей индивидуальной изменчивости роста *S. intermedius* всех ежей разделили по возрасту достижения максимального абсолютного прироста панциря на 6 групп (Гр0, Гр1, Гр2, Гр3, Гр4, Гр5) и в каждой группе определили средние размеры особей на каждом году жизни. Как видно из данных табл. 5.3.1, у немногочисленной группы ежей (3 особи), достигающих максимального абсолютного прироста в возрасте 0+, средние размеры в этом возрасте были достоверно выше (8,3 мм), чем у особей, достигающих наибольшего прироста в другие годы жизни.

Животные, у которых максимальный абсолютный прирост наблюдался в возрасте 1+ (Гр1), были в этом возрасте достоверно крупнее – $15,7 \pm 0,9$ мм, чем в последующих группах. При этом к возрасту 1+ отмечено выравнивание средних размеров ежей в Гр0 и Гр1 ($15,6 \pm 2,8$ мм и $15,7 \pm 0,9$ мм, соответственно). *S. intermedius*, у которых максимальный абсолютный прирост наблюдался в возрасте 2+, в возрасте одного года имели размер $12,4 \pm 0,8$ мм. Те особи, у которых максимальный абсолютный прирост отмечен в возрасте 3+, 4+ и 5+, в возрасте одного года были еще мельче (в среднем соответственно $10,6 \pm 0,5$, $10,7 \pm 0,9$ и $10,1 \pm 1,4$ мм,).

У ежей с максимальным абсолютным приростом панциря в возрасте 2+ (Гр2) средний размер также был достоверно больше ($23,2 \pm 1,1$ мм), чем у тех особей, у которых максимальный прирост происходил позже в возрасте 3+, 4+ и 5+ (соответственно $18,4 \pm 0,6$; $16,4 \pm 1,0$ и $15,5 \pm 1,0$ мм). При этом к двум годам произошло выравнивание средних размеров

животных, достигающих максимального прироста в возрасте 0+, 1+ и 2+ ($21,8 \pm 3,4$, $23,2 \pm 1,4$ и $23,2 \pm 1,1$ мм).

У *S. intermedius* в группе 3 (Гр3), средний размер в этом возрасте был достоверно больше ($30,0 \pm 1,0$ мм), чем у тех, которые достигли максимального прироста панциря в возрасте 4+ (Гр4) и 5+ (Гр5) (соответственно $23,0 \pm 1,0$ и $21,8 \pm 1,4$ мм). На третьем году жизни средние размеры ежей, достигающих максимального абсолютного прироста в возрасте 0+, 1+, 2+ и 3+, достоверно не различались ($25,0 \pm 3,1$, $28,9 \pm 1,5$, $30,7 \pm 1,2$ и $30,0 \pm 1,0$ мм).

S. intermedius, у которых максимальный абсолютный прирост наблюдался в возрасте 4+, были в этом возрасте крупнее ($32,8 \pm 1,7$ мм), чем ежи, которые достигли максимального абсолютного прироста в возрасте 5+ ($28,7 \pm 1,5$ мм), однако эти различия были недостоверны. Сравнение средних размеров ежей, достигающих максимального абсолютного прироста в возрасте 4+, с животными, достигающими максимального прироста панциря в возрасте 0+, 1+, 2+ и 3+, на четвертом году жизни также не показало достоверных различий. Однако особи, у которых максимальный абсолютный прирост приходился на возраст 0+ и 1+, к четырем годам в среднем были мельче ($28,4 \pm 2,9$ и $31,4 \pm 1,7$ мм), чем те, у которых максимальный прирост отмечен в возрасте 2+, 3+ и 4+ (соответственно $35,7 \pm 1,3$, $34,9 \pm 1,0$ и $32,8 \pm 1,7$ мм).

S. intermedius, у которых максимальный абсолютный прирост был в возрасте 5+, достигали к этому возрасту среднего размера $37,3 \pm 1,7$ мм и достоверно не отличались от остальных групп ежей. Особи, у которых максимальный абсолютный прирост панциря был в возрасте 0+ и 1+, к пяти годам достигали самых мелких размеров – в среднем $32,3 \pm 3,8$ и $33,5 \pm 2,0$ мм.

Анализ величины максимальных приростов в разные годы жизни *S. intermedius* показал, что в среднем наибольший максимальный прирост в течение 6 лет отмечается у ежей, у которых он происходит в возрасте 3+ ($11,7 \pm 0,6$ мм), а наименьший – в возрасте 0+ ($8,3 \pm 1,2$ мм) и 5+ ($8,6 \pm 0,3$ мм) (рис. 5.3.4; табл. 5.3.2).

Из данных табл. 5.3.1 видно, что в каждой возрастной группе особи с максимальным абсолютным приростом панциря (МАПП) крупнее, чем те, у которых МАПП происходит позже. После того как начинается замедление темпов роста этих крупных ежей, происходит ускорение темпов роста более мелких особей с размерами, наиболее близкими к предельным. К концу следующего года средние размеры и тех и других выравниваются, но после выравнивания средних размеров изначально более мелкие морские ежи, у которых максимальный прирост панциря и дальнейшее снижение темпов роста происходит позже, достигают, как правило, больших размеров. Так, на рис. 5.3.5 видно, что особи, которые были самыми крупными в начале жизненного цикла (средний размер $8,3 \pm 1,2$ мм), к возрасту 5+ достигали в среднем меньших размеров ($32,3 \pm 3,8$ мм), чем те, которые были изначально

самыми мелкими. Кроме того, отсутствует четкая приуроченность возраста достижения ежами максимального прироста к определенному размеру панциря. Например, у 22 % ежей пик роста произошел на 1-м году жизни при достижении среднего размера панциря 15,7 мм, а у 30 % – на 2-м году жизни при достижении размера 23,2 мм, у 29 % – на 3-м году при среднем размере 30,0 мм и т.д.

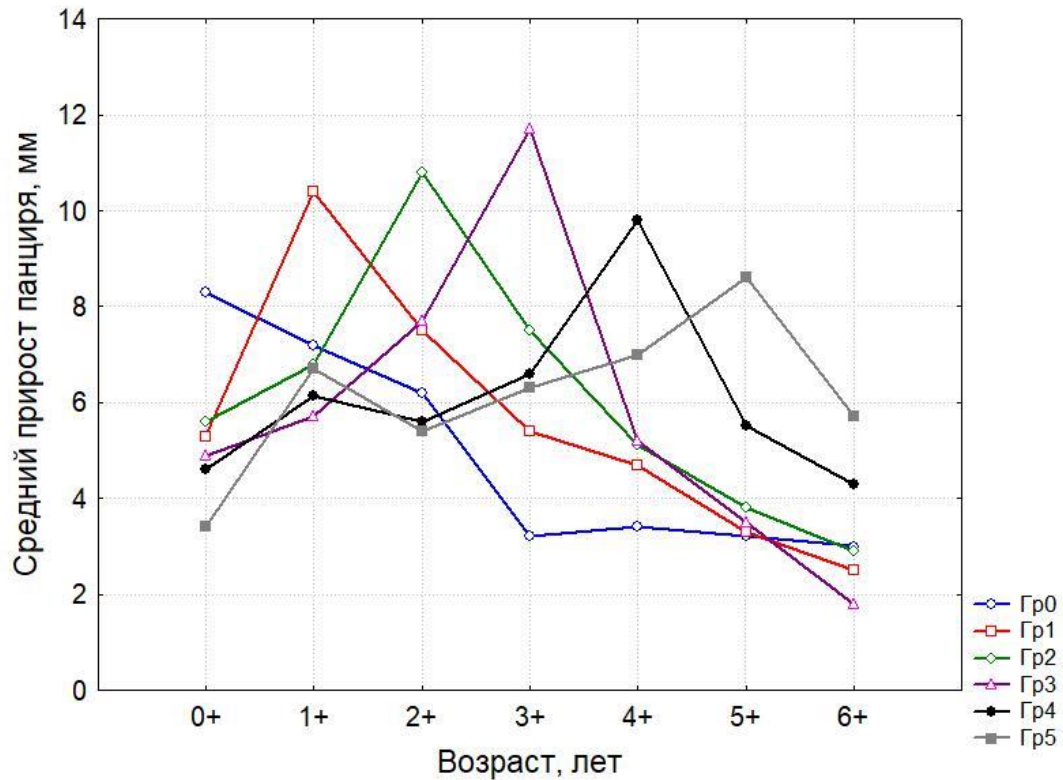


Рис. 5.3.4 Кривые прироста панциря *S. intermedius* по группам, различающимся возрастом достижения максимального прироста панциря

Таблица 5.3.1

Средние размеры ежей в разные годы жизни в группах, различающихся по возрасту достижения максимального абсолютного прироста панциря, мм

Группы Возраст	Гр0	Гр1	Гр2	Гр3	Гр4	Гр5	Все особи	Коэф. вариации всех особей
0+	<u>8,3±1,2</u> 6,4–10,6	<u>5,3±0,5</u> 3,3–8,5	<u>5,6±0,5</u> 2,5–9,7	<u>4,9±0,5</u> 2,5–9,0	<u>4,6±0,5</u> 2,3–5,8	<u>3,4±1,0</u> 2,4–4,4	<u>5,3±0,3</u> 2,3–10,6	39,2
1+	<u>15,6±2,8</u> 12,5–21,1	<u>15,7±0,9</u> 11,6–20,7	<u>12,4±0,8</u> 8,15–18,4	<u>10,6±0,5</u> 7,6–14,9	<u>10,8±0,9</u> 7,5–13,1	<u>10,1±1,4</u> 8,8–11,5	<u>12,5±0,5</u> 13,4–21,1	27,2
2+	<u>21,8±3,4</u> 17,9–28,6	<u>23,2±1,4</u> 16,4–34,2	<u>23,2±1,1</u> 13,7–30,7	<u>18,4±0,6</u> 13,5–22,0	<u>16,4±1,0</u> 13,8–19,2	<u>15,5±1,0</u> 14,6–16,5	<u>20,7±0,6</u> 13,4–34,2	22,6
3+	<u>25,0±3,1</u> 21,7–31,1	<u>28,9±1,5</u> 21,1–37,7	<u>30,7±1,2</u> 18,2–38,9	<u>30,0±1,0</u> 23,7–34,9	<u>23,0±1,0</u> 19,6–27,3	<u>21,8±1,4</u> 20,3–23,2	<u>28,7±0,7</u> 18,2–38,9	17,7
4+	<u>28,4±2,9</u> 24,3–34,0	<u>31,4±1,7</u> 25,2–37,5	<u>35,7±1,3</u> 22,2–43,3	<u>34,9±1,0</u> 27,6–40,3	<u>32,8±1,7</u> 27,3–38,9	<u>28,7±1,5</u> 27,3–30,2	<u>33,7±0,7</u> 22,2–43,3	15,0
5+	<u>32,3±3,8</u> 28,5–36,1	<u>33,5±2,0</u> 27,2–39,4	<u>36,8±1,7</u> 27,5–44,8	<u>37,2±1,9</u> 30,1–45,2	<u>38,3±2,1</u> 32,1–43,8	<u>37,3±1,7</u> 35,6–39,1	<u>36,3±0,9</u> 27,2–45,2	13,8

Примечание: * Значения представлены в виде средней величины и ошибки средней (над чертой) и пределов ее изменчивости (под чертой)

Таблица 5.3.2

Средние приросты ежей в разные годы жизни в группах, различающихся по возрасту достижения максимального абсолютного прироста панциря, мм

Группы Возраст	Гр0	Гр1	Гр2	Гр3	Гр4	Гр5	Все особи	Коэф. вариации всех ежей
0+	<u>8,3±1,2</u> 6,4–10,6	<u>5,3±0,5</u> 3,3–8,5	<u>5,6±0,5</u> 2,5–9,7	<u>4,9±0,5</u> 2,5–9,0	<u>4,6±0,5</u> 2,3–5,8	<u>3,4±1,0</u> 2,4–4,4	<u>5,3±0,3</u> 2,3–10,6	39,0
1+	<u>7,2±1,7</u> 5,1–10,5	<u>10,4±0,9</u> 7,4–17,1	<u>6,8±0,4</u> 4,0–10,5	<u>5,7±0,3</u> 4,2–8,9	<u>6,14±0,50</u> 4,10–7,20	<u>6,7±0,4</u> 6,3–7,1	<u>7,2±0,3</u> 4–17,1	35,0
2+	<u>6,2±0,6</u> 5,4–7,5	<u>7,5±0,7</u> 4,8–13,5	<u>10,8±0,6</u> 5,6–17,7	<u>7,7±0,6</u> 3,0–11,5	<u>5,6±0,6</u> 3,7–6,8	<u>5,4±0,4</u> 5,0–5,8	<u>8,2±0,4</u> 3,0–17,7	35,8
3+	<u>3,2±0,4</u> 2,5–3,7	<u>5,4±0,6</u> 3,4–8,7	<u>7,5±0,6</u> 2,3–11,3	<u>11,7±0,6</u> 7,1–15,8	<u>6,6±0,8</u> 3,9–9,7	<u>6,3±0,5</u> 5,8–6,7	<u>8,0±0,5</u> 2,3–15,8	43,0
4+	<u>3,4±0,7</u> 2,6–4,8	<u>4,7±0,5</u> 2,1–7,4	<u>5,11±0,50</u> 2,0–7,80	<u>5,2±0,4</u> 2,8–7,1	<u>9,8±0,9</u> 7,3–12,5	<u>7,0±0,03</u> 6,90–7,0	<u>5,6±0,3</u> 2,0–12,5	40,7
5+	<u>3,2±1,1</u> 2,1–4,2	<u>3,3±0,5</u> 2,0–5,2	<u>3,8±0,5</u> 1,6–5,4	<u>3,5±0,5</u> 1,5–6,2	<u>5,5±0,7</u> 4,0–8,5	<u>8,6±0,3</u> 8,3–8,9	<u>4,2±0,3</u> 1,5–8,9	45,2
6+	<u>3,0±1,6</u> 1,4–4,6	<u>2,5±0,1</u> 2,4–2,8	<u>2,9±0,3</u> 2,4–3,4	<u>1,8±0,1</u> 1,8–2,0	<u>4,3±0,9</u> 2,5–5,6	5,7	<u>3,1±0,3</u> 1,4–5,7	45,1

Примечание: *Значения представлены в виде средней величины и ошибки средней (над чертой) и пределов ее изменчивости (под чертой)

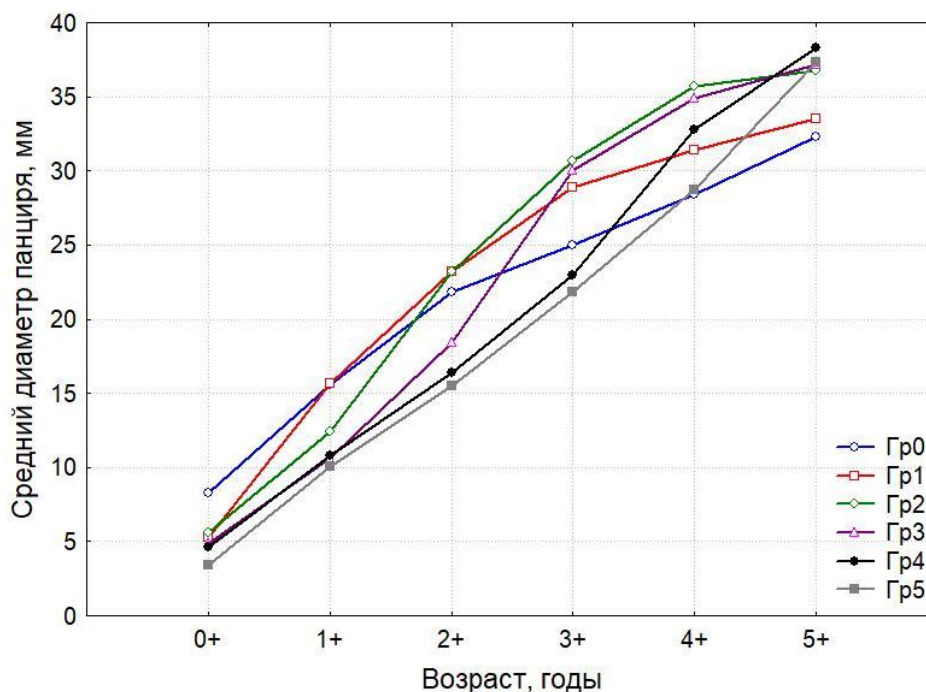


Рис. 5.3.5 Кривые группового роста *S. intermedius* по группам, различающимся возрастом достижения максимального прироста панциря.

Также в настоящей работе для оценки интенсивности роста серых ежей определена удельная скорость прироста диаметра панциря на каждом году жизни. По обобщенным данным наибольшая скорость роста *S. intermedius* наблюдается в возрасте 1+, затем ее величина постепенно снижается (рис. 5.3.6).

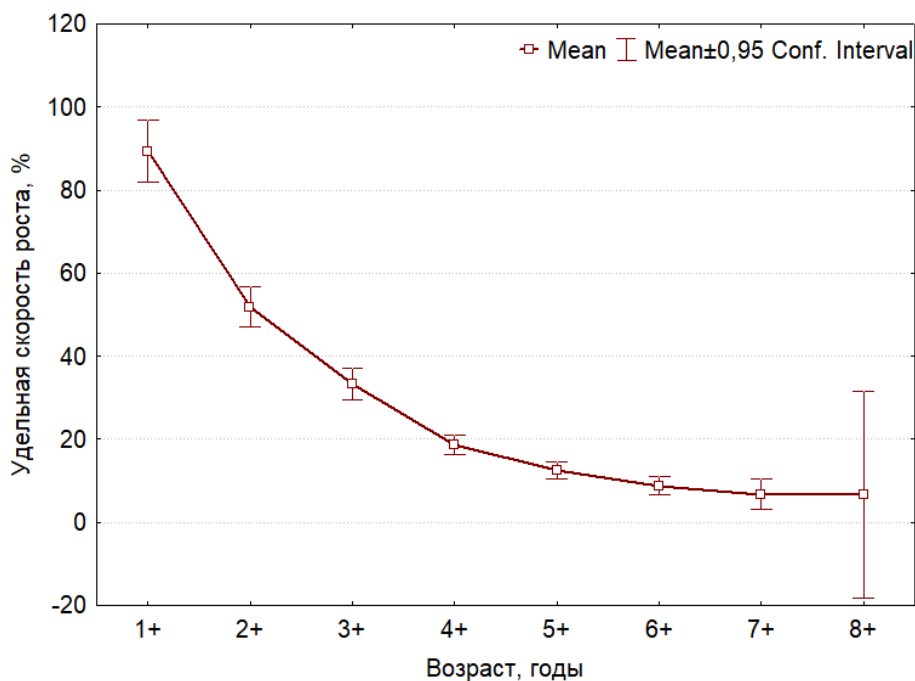


Рис. 5.3.6 Изменение удельной скорости роста диаметра панциря *S. intermedius* с возрастом

Результаты оценки удельной скорости роста ежей в группах, выделенных по возрасту максимального абсолютного прироста панциря, показали, что во всех группах отмечалась общая тенденция к падению скорости роста с увеличением возраста. При этом в возрасте, в котором у *S. intermedius* отмечался наибольший абсолютный прирост панциря, удельная скорость роста была выше, чем у особей в других группах (рис. 5.3.7; табл. 5.3.3).

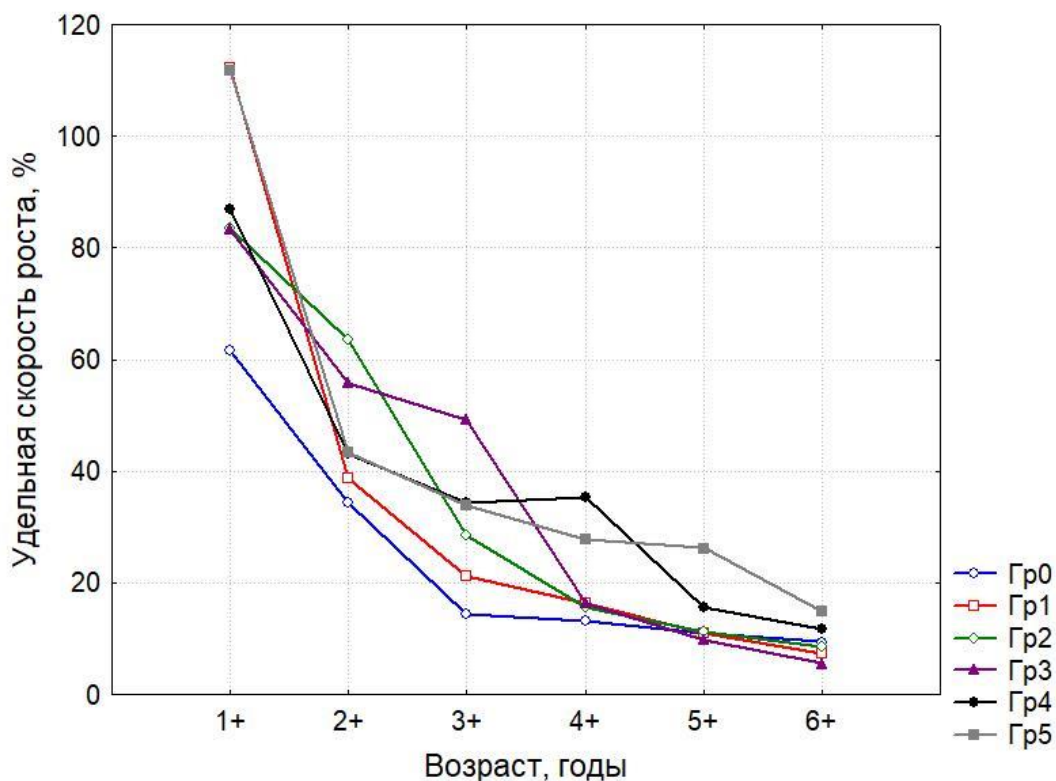


Рис. 5.3.7 Изменение удельной скорости роста диаметра панциря *S. intermedius* с возрастом в группах ежей, различающихся по возрасту достижения максимального прироста панциря

Таким образом, продолжительность фазы интенсивного роста морских ежей может сильно варьировать, у большинства животных снижение темпов роста (в абсолютном выражении) начинается в возрасте от 2 до 3 лет. Многими исследователями было показано, что при достижении половой зрелости темпы роста животных ряда систематических групп снижаются (Константинов, 1952; Савилов, 1953; Wikbur, Owen, 1964; Ивлева, 1969; Брегман, 1971; Мина, Клевезаль, 1976; Найдено, 1983; и др.). В настоящем исследовании установлено, что данные по возрасту ежей, при котором они достигают максимального абсолютного прироста, коррелируют с данными по срокам наступления половой зрелости *S. intermedius*, описанными в главе 6 (рис. 5.3.8). Можно предположить, что постепенное снижение темпов роста ежей после пика абсолютного прироста отражает изменения в росте, связанные с наступлением половой зрелости.

Таблица 5.3.3

Средняя удельная скорость роста ежей в разные годы жизни по группам, различающимся по возрасту достижения максимального абсолютного прироста панциря, %

Группы Возраст	Гр0	Гр1	Гр2	Гр3	Гр4	Гр5	Все особи	Коэф. вариации всех ежей
1+	$\frac{61,6 \pm 6,2}{49,3-69,0}$	$\frac{112,3 \pm 10,1}{69,8-176,2}$	$\frac{83,5 \pm 5,0}{47,0-120,6}$	$\frac{83,2 \pm 6,2}{40,7-118,9}$	$\frac{87,0 \pm 7,7}{63,0-120,6}$	$\frac{111,7 \pm 16,1}{95,6-127,8}$	$\frac{89,4 \pm 3,7}{40,7-176,2}$	30,5
2+	$\frac{34,3 \pm 2,1}{30,2-36,9}$	$\frac{38,7 \pm 2,2}{26,7-50,3}$	$\frac{63,6 \pm 3,5}{44,9-106,3}$	$\frac{55,8 \pm 5}{21,9-92,1}$	$\frac{43,1 \pm 5,7}{28,2-63,0}$	$\frac{43,4 \pm 7,4}{35,9-50,8}$	$\frac{51,8 \pm 2,4}{21,9-106,3}$	34,4
3+	$\frac{14,4 \pm 3,2}{8,5-19,2}$	$\frac{21,2 \pm 2,2}{9,5-33,1}$	$\frac{28,6 \pm 2,3}{7,3-38,8}$	$\frac{49,2 \pm 2,2}{35,5-65,4}$	$\frac{34,4 \pm 4,4}{18,5-52,2}$	$\frac{33,8 \pm 0,5}{33,3-34,3}$	$\frac{33,4 \pm 1,9}{7,3-65,4}$	42,6
4+	$\frac{13,2 \pm 3,2}{9,0-19,5}$	$\frac{16,4 \pm 1,6}{8,7-23,6}$	$\frac{15,7 \pm 1,4}{5,8-26,6}$	$\frac{16,3 \pm 1,2}{7,9-24,9}$	$\frac{35,4 \pm 2,3}{27,8-44,4}$	$\frac{27,8 \pm 1,5}{26,3-29,3}$	$\frac{18,6 \pm 1,2}{5,8-44,4}$	44,3
5+	$\frac{11,0 \pm 5,0}{6,0-16,1}$	$\frac{10,9 \pm 2,1}{6,0-16,3}$	$\frac{11,3 \pm 1,9}{4,4-21,3}$	$\frac{9,7 \pm 1,1}{4,3-14,8}$	$\frac{15,5 \pm 1,5}{12,0-21,8}$	$\frac{26,2 \pm 0,5}{25,7-26,6}$	$\frac{12,6 \pm 1,0}{4,3-26,6}$	46,3
6+	$\frac{9,4 \pm 5,7}{3,7-15,1}$	$\frac{7,3 \pm 0,7}{5,9-8,6}$	$\frac{8,6 \pm 1,6}{6,3-11,7}$	$\frac{5,5 \pm 0,2}{5,1-5,8}$	$\frac{11,6 \pm 3,2}{5,5-16,1}$	14,9	$\frac{8,8 \pm 1,0}{3,7-16,1}$	46,5

Примечание: * Значения представлены в виде средней величины и ошибки средней (над чертой) и пределов ее изменчивости (под чертой)

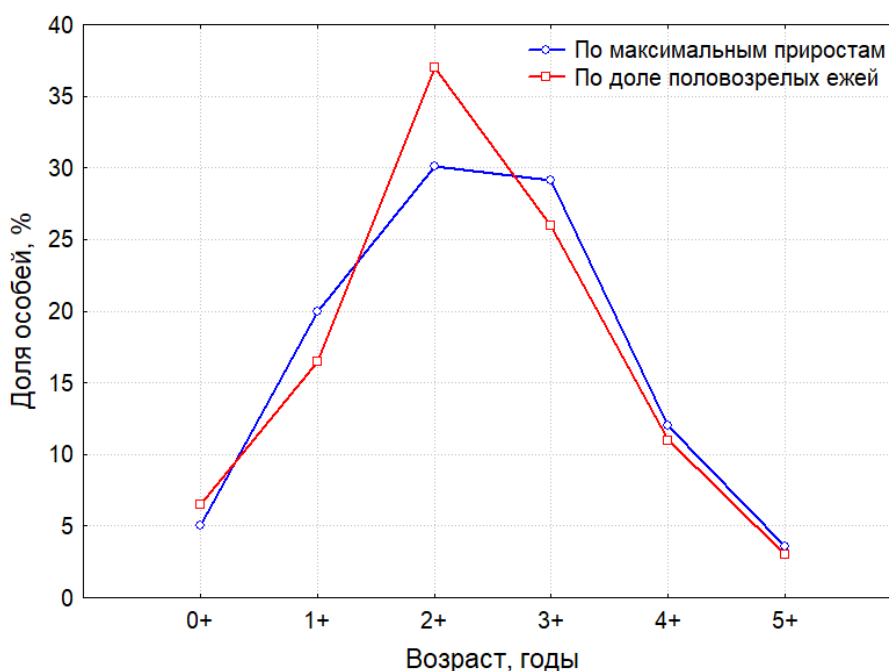


Рис. 5.3.8 Сопоставление изменения частоты встречаемости максимального абсолютного прироста панцирей *S. intermedius* и доли половозрелых ежей по возрастным группам

Выявленные различия в росте *S. intermedius* могут быть обусловлены многими факторами: растянутым периодом оседания личинок, локальными различиями условий обитания (особенно температурного режима воды и питания), внутримопопуляционными взаимоотношениями и генетической изменчивостью. Определить роль того или иного фактора в условиях естественных местообитаний ежей довольно сложно. Попробуем рассмотреть возможное воздействие на рост *S. intermedius* некоторых факторов в отдельности.

Известно, что нерест морских ежей значительно растянут во времени. При этом в разных районах его сроки варьируют, в целом у берегов северного Приморья массовый нерест *S. intermedius* происходит со второй-третьей декады июля и до конца сентября, при этом одиночные особи со зрелыми половыми клетками отмечаются еще в конце мая – начале июня (Викторовская, Матвеев, 2000). В связи с этим сроки появления личинок в планктоне могут различаться. Оседание личинок морских ежей, появившихся приблизительно в одно время, также происходит несинхронно. По данным лабораторных исследований, личиночная стадия у серых морских ежей может длиться от 26 до 70 сут (Найденко, 1983). Наиболее крупные особи, осевшие раньше других, раньше переходят на питание взрослой пищей, что еще больше увеличивает разрыв в размерах ежей. Таким образом, особи *S. intermedius* в возрасте 0+ различаются по продолжительности нахождения в условиях, наиболее благоприятных для питания и роста. Все это приводит к значительному разбросу размеров ежей в возрасте 0+ и оказывает влияние на дальнейшую динамику роста. По результатам наших исследований

наибольший коэффициент вариации размеров ежей отмечается именно в возрасте 0+ и составляет 39,2 %, к возрасту 7+ его значение постепенно понижается до 7,7 %.

В естественной среде условия обитания ежей даже на небольшой акватории варьируют, особенно с изменением глубины. На разных глубинах различны степень воздействия прилива и прогрева воды, обилие доступного корма. В связи с этим могут изменяться темпы роста животных и сроки их полового созревания. Так, например, у северо-западного и северного побережья о. Хоккайдо на мелководье (<1,5 м) 50 %-ной половозрелости ежи достигают в возрасте 2 лет при размере 15–20 мм, а в более глубоководных биотопах в возрасте 3 лет и 30 мм (Kawamura, 1973). Особенно велико влияние локальных условий среды на молодежь, концентрирующуюся в различного рода укрытиях и не способную совершать протяженных миграций в поисках пищи или более благоприятных условий обитания.

Результаты лабораторных исследований показали, что значительная вариабельность в росте отмечается и среди особей, полученных в однородных условиях (Найденко, 1983). Так, при содержании молодежи в аквариумах в первые полгода после оседания наиболее крупные ежи имеют больший прирост в сравнение с мелкими особями до тех пор, пока они не достигнут половой зрелости. После этого их темпы роста начинают снижаться, а прирост более мелких особей, наоборот, увеличивается. В конце эксперимента средние размеры как изначально более крупных, так и мелких ежей были примерно одинаковыми. Т.Х Найденко (1983) предположено, что прирост особей одного и того же возраста и размера зависит от ее ранга в данной группе. Эти данные согласуются с теорией С.С. Шварца с соавторами (1976), согласно которой в любой локальной субпопуляции особи ранжируются по размеру, что необходимо для завершения развития хотя бы части популяции.

В нашем исследовании также была отмечена определенная связь между возрастом начала снижения темпов роста и размерным рангом животного среди других особей его возраста. Однако, учитывая, что в естественных местообитаниях скопления морских ежей представлены особями разных возрастов и размеров с неравномерной плотностью распределения, однозначно сказать, что именно этот фактор является определяющим, нельзя.

Все перечисленные факторы в естественной среде обитания оказывают влияние на динамику роста морских ежей и, скорее всего, их влияние комплексно. Выявленная в настоящей работе индивидуальная изменчивость проявлений роста *S. intermedius* внутри одного скопления отражает высокую пластичность вида по отношению к условиям развития. Таким образом, результаты проведенных исследований показали, что в пределах одного скопления у изначально наиболее крупных ежей раньше происходит смена восходящей траектории прироста на нисходящую, что предположительно связано с достижением половой зрелости. В связи с более ранним началом снижения темпов роста такие животные достигают меньших

предельных размеров. При этом изначально более мелкие особи становятся половозрелыми позже, но при больших размерах панциря, чем их ровесники, ставшие половозрелыми раньше. Данное наблюдение за ростом серых морских ежей согласуется с предположением о прямой корреляции предельных размеров животных с размерами при наступлении половой зрелости (Мина, Клевезаль, 1976). Более мелкие ежи достигают больших размеров, чем изначально наиболее крупные особи, в связи с удлинением периода интенсивного роста.

ГЛАВА 6 ВОЗРАСТ И РАЗМЕР *S. INTERMEDIUS* ПРИ НАСТУПЛЕНИИ ПОЛОВОЙ ЗРЕЛОСТИ В ПРИБРЕЖЬЕ ПРИМОРЬЯ

6.1 Возраст и размер наступления половозрелости *S. intermedius*

Морские беспозвоночные становятся половозрелыми, когда достигают определенных размеров (для морских ежей – около 30 % от максимального), при которых их плодовитость становится сопоставима с плодовитостью взрослых особей (Thompson, 1979; Lawrence, 1987). Считается, что для каждого вида размер наступления половозрелости является величиной более постоянной, чем возраст половозрелости (Касьянов, 1989), и прослеживается зависимость этих параметров от условий обитания (Найденко и др., 1982; Kenner, Lares, 1991; Walker et al., 2001; и др.).

Исследованные нами акватории относятся к южной (у о. Скала Крейсер, бухта Соколовская, бухта Ежовая – мыс Хитрово, у мыса Подчасок) и средней (у мысов Южный и Надежды) частям побережья северного Приморья, различающимся по температурному режиму вод и продолжительности периодов отрицательных температур (Викторовская, Матвеев, 2000). Как видно на рис. 6.1.1, сравнительно высокие темпы роста характерны для скоплений ежей в бухте Соколовская, у мыса Подчасок и у о. Скала Крейсер (южная часть побережья), а у мысов Южный и Надежды (средняя часть побережья) они значительно ниже. В районе бухта Ежовая – мыс Хитрово, относящемуся к южной части побережья, темпы роста ежей имеют средние показатели.

Размеры исследованных *S. intermedius* изменялись от 5 до 51 мм. Минимальные размеры половозрелых особей на разных участках варьировали от 15 мм (у мыса Южный) до 31 мм (у о. Скала Крейсер). Половина особей в скоплении у о. Скала Крейсер достигает половой зрелости при диаметре панциря 35 мм, в бухте Соколовская – 34 мм, у мыса Подчасок – 30 мм, на участке бухта Ежовая – мыс Хитрово – 28 мм, у мыса Южный – 20 мм и у мыса Надежды – 22 мм (рис. 6.1.2) (Чалиенко и др., 2021).

Возраст морских ежей в пробах варьировал от 1+ до 8+ лет. В выборках, собранных у мысов Южный и Надежды, практически полностью отсутствовали особи в возрасте 2+ (соответственно 5 и 3 экз.), что можно объяснить пространственно-временной нестабильностью пополнения, свойственной многим малоподвижным морским беспозвоночным. В связи с этим при построении кривых созревания особи в возрасте 2+ в этих районах не учитывались. У мыса Подчасок в пробах, напротив, были отмечены только экземпляры в возрасте 1+ и 2+, поэтому кривая созревания для этого района не представлена.

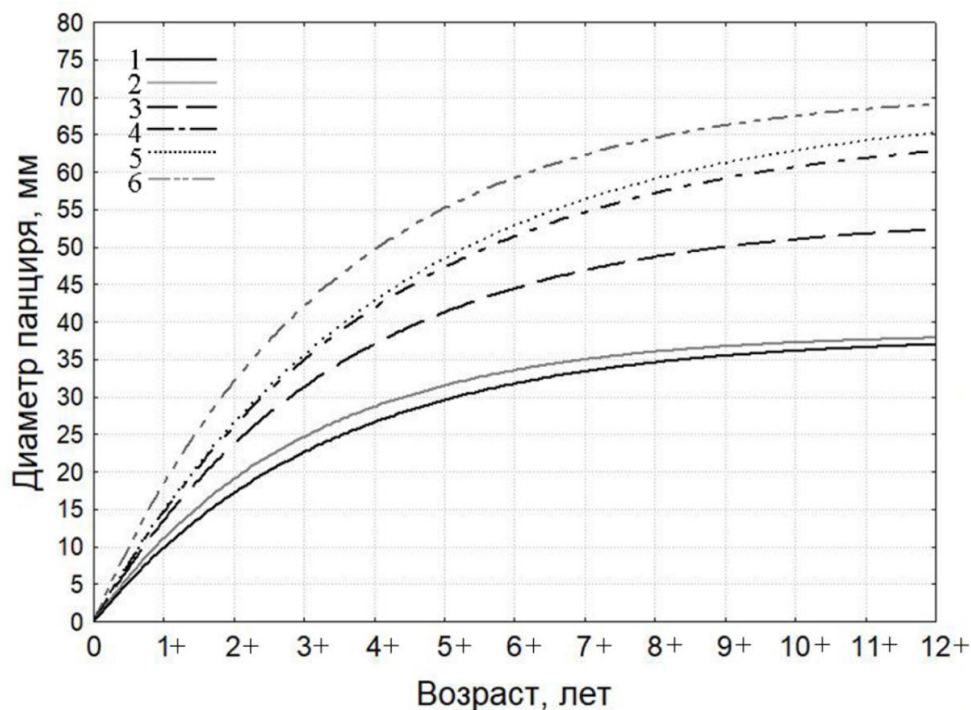
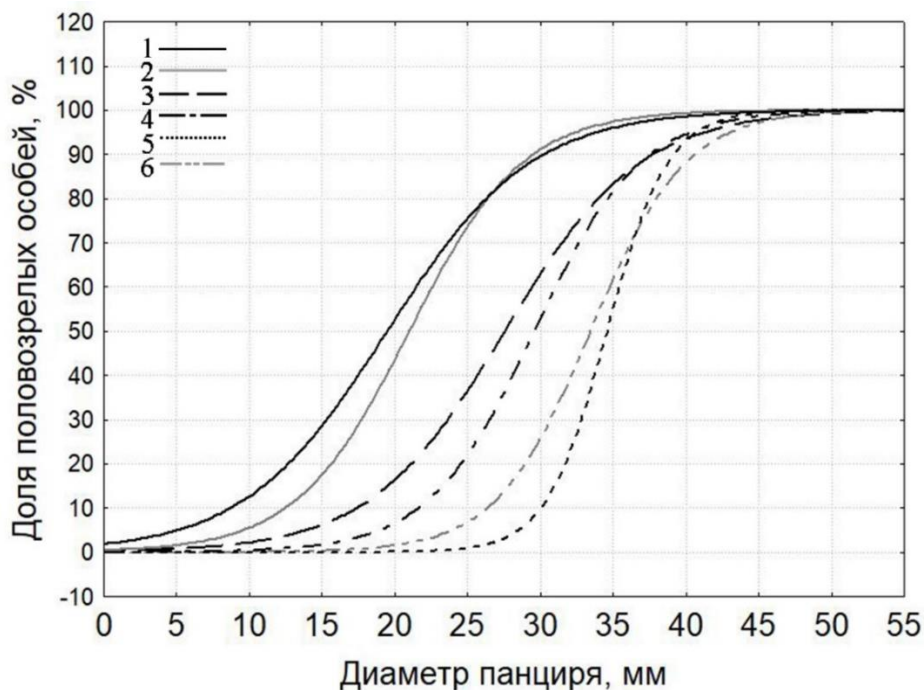


Рис. 6.1.1. Кривые группового роста *S. intermedius* у побережья Приморья, построенные с помощью уравнения роста Бергаланфи: 1 – у мыса Южный; 2 – у мыса Надежды; 3 – бухта Ежовая – мыс Хитрово; 4 – у мыса Подчасок; 5 – в районе о. Скала Крейсер; 6 – бухта Соколовская

Рис. 6.1.2 Кривые изменения доли половозрелых особей *S. intermedius* в разных размерных классах, построенные с помощью уравнения Ферхюльста: 1 – у мыса Южный; 2 – у мыса Надежды; 3 – бухта Ежовая – мыс Хитрово; 4 – у мыса Подчасок; 5 – в районе о. Скала Крейсер; 6 – в бухте Соколовская



По полученным данным (по уравнению Ферхюльста) в большинстве районов (у о. Скала Крейсер, в бухте Соколовская, у мысов Южный и Надежды) 50 % ежей в скоплениях

становятся половозрелыми к возрасту около 2+, а на участке бухта Ежовая – мыс Хитрово – к возрасту 3+ (рис. 6.1.3). Учитывая, что у мыса Подчасок у ежей в возрасте 1+ и 2+ в гонадах присутствовали зрелые половые клетки (соответственно у 48 и 70 %), с большой долей вероятности можно утверждать, что 50 %-ной половозрелости они достигают в возрасте от 1+ до 2+. Зрелые гаметы в гонадах ежей в возрасте 1+ также отмечались во всех остальных районах (за исключением района от бухты Ежовая до мыса Хитрово), где доля таких ежей варьировала от 15 до 23 %.

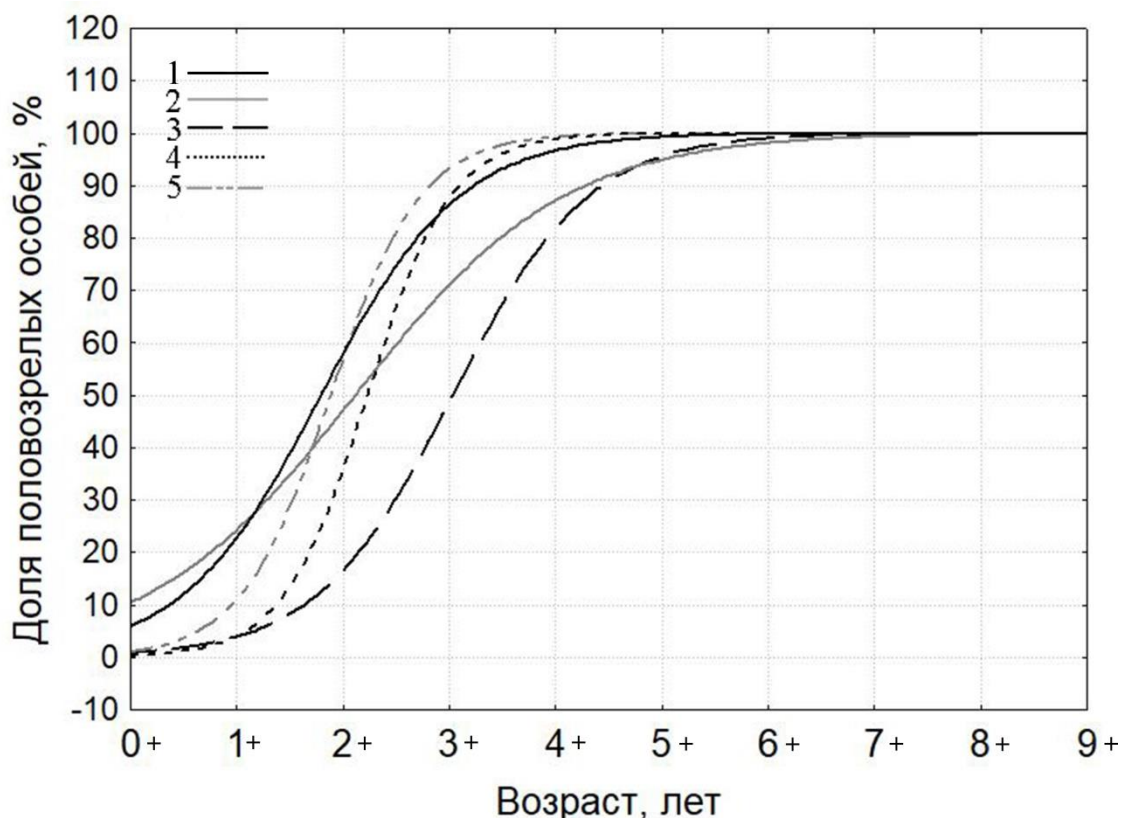


Рис. 6.1.3 Кривые изменения доли половозрелых особей *S. intermedius* в разных возрастных группах, построенные с помощью уравнения Ферхюльста: 1 – у мыса Южный; 2 – у мыса Надежды; 3 – бухта Ежовая – мыс Хитрово; 4 – в районе о. Скала Крейсер; 5 – в бухте Соколовская

На всех исследованных участках с увеличением размеров ежей доля половозрелых особей постепенно возрастала (см. рис. 6.1.2; табл. 6.1.1). Так как у *S. intermedius* нерестовый период весьма растянут во времени в момент сбора материала у небольшого количества половозрелых ежей по разным причинам могут отсутствовать зрелые половые клетки в гонадах. В связи с этим в настоящей работе сроки и размеры наступления окончательной половой зрелости *S. intermedius* в биотопах определялись по размеру и возрасту, при которых большинство особей (более 90 %) имели гонады со зрелыми половыми клетками. В настоящей

работе эти параметры определяли по эмпирическим данным с указанием примерных размерных и возрастных диапазонов (табл. 6.1.1).

Таблица 6.1.1

Доля половозрелых особей у разноразмерных *S. intermedius* в разных районах, %

Размерный класс, мм	Район					
	1	2	3	4	5	6
11–15	–	–	–	–	18	–
16–20	–	–	–	0	34	38,1
21–25	0	20	38	0	64	66,7
26–30	0	0	53	50	96	79,0
31–35	33	57	71	75	96	90,0
36–40	82	71	92	75	100	100
41–45	100	100	96	–	100	100
a*	7,2248	4,4703	2,5807	3,5350	1,7260	2,3474
b*	–0,2089	–0,13360	–0,09370	–0,11950	–0,08867	–0,11190
L ₅₀ , мм	34,6	33,5	27,6	29,6	19,5	21,0

Примечание. 1 – о. Скала Крейсер, 2 – бухта Соколовская, 3 – бухта Ежовая – мыс Хитрово, 4 – мыс Подчасок, 5 – мыс Южный, 6 – мыс Надежды.

*Параметры уравнения Ферхюльста.

В поселениях, расположенных в южной части северного Приморья, окончательно половозрелыми (более 90 % особей) *S. intermedius* становятся при достижении ими размеров 41–45 мм, а в более северных районах у мыса Южный – 26–30 мм и у мыса Надежды – 31–35 мм (табл. 6.1.1). Возраст окончательной половозрелости ежей в разных районах также различался. У о. Скала Крейсер, в бухте Соколовская и у мыса Южный большинство ежей (более 90 %) достигают половой зрелости в возрасте 3+, а у мыса Надежды и на участке бухта Ежовая — мыс Хитрово – от 4+ до 5+. Так как на акваториях у о. Скала Крейсер и у мыса Подчасок темпы роста ежей приблизительно сходные (см. рис. 6.1.1), с большой долей вероятности можно предположить, что у мыса Подчасок массовое созревание ежей также происходит в возрасте 3+.

Ранее было показано, что для разных поселений *S. intermedius* северо-западного побережья Японского моря от мыса Поворотный до мыса Золотой характерна значительная пространственная неоднородность размерного состава и темпов роста (Чалиенко, 2018a). В

настоящей работе установлено, что в разных локальных поселениях размеры ежей при наступлении половозрелости также различаются. Отмечается, что в районах с высокими темпами роста животных (у о. Скала Крейсер, в бухте Соколовская и у мыса Подчасок) размеры 50 %-ной половозрелости были значительно выше, чем с низкими (у мысов Южный и Надежды): соответственно 30–35 и 20–22 мм. Ежи, обитающие на участке бухта Ежовая – мыс Хитрово, по этому показателю занимают промежуточное положение. Размеры, при которых *S. intermedius* достигают окончательной половозрелости, также были существенно выше в районах с высокими темпами роста ежей, за исключением участка бухта Ежовая – мыс Хитрово, где при низких темпах роста размер окончательной половозрелости ежей был сопоставим с таковым у животных из районов с высокими темпами роста. Однако при этом возраст половозрелости у них был выше (Чалиенко и др. 2021).

Таким образом, размеры *S. intermedius* при наступлении половозрелости тесно связаны с интенсивностью их роста: в поселениях с более высоким темпом роста значения этого показателя значительно выше, чем с низким. Та же закономерность отмечена для морских двустворчатых моллюсков (Селин, 2009) и некоторых видов рыб (Дубинина, Золотов, 2013). Вероятнее всего, эта взаимосвязь объясняется различиями условий обитания, выходящими за рамки толерантных для *S. intermedius* в скоплениях с низким темпом роста. На зависимость размеров наступления половозрелости морских ежей от условий их обитания указывают и другие исследователи. Так, в ктовой части бухты Троицы (южное Приморье) *S. intermedius* становятся половозрелыми в возрасте 2+ при достижении размеров 25–30 мм (Найденко, Дзюба, 1982). По данным С.М. Гнездиловой (1971) в зал. Петра Великого размер половозрелости этого вида составляет 40–45 мм. На зависимость размеров и возраста половозрелости серых морских ежей от широтной зональности и глубины обитания указывают и японские авторы. У южного побережья о. Хоккайдо *S. intermedius* становятся половозрелыми в возрасте 2 лет при достижении средних размеров 28 мм (Agatsuma, Momma, 1988), а у юго-западного побережья – 30–35 мм (Fuji, 1960). У северо-западного и северного побережий о. Хоккайдо на мелководье (<1,5 м) 50 %-ной половозрелости ежи достигают в возрасте 2 лет и при размере 15–20 мм, а в более глубоководных биотопах в возрасте 3 лет и 30 мм (Kawamura, 1973).

6.2 Размерно-половой состав

В исследуемый период гонады морских ежей были хорошо развиты и у большей части взрослых особей находились в преднерестовом и нерестовом состоянии: у самок в просветах половых трубочек присутствовали зрелые яйцеклетки, готовые к вымету, или ооциты на последних стадиях роста и созревания, у самцов они были заполнены спермиями и

сперматоцитами. У некоторой части особей половые железы были частично или полностью опустошенными, т.е. ежи находились в состоянии нереста.

Индивидуальные значения гонадного индекса у половозрелых особей в разных районах варьировали от 1,4 до 25,0 %, а средние по разным размерным классам – от 6,5 до 15,4 %. У неполовозрелых особей значения этих показателей были достоверно ниже и варьировали соответственно от 0,1 до 14,3 % и от 4,0 до 8,2 %. Среди особей, достигших размеров окончательной половозрелости (>40 мм для районов южной и >30 мм средней частей побережья), достоверно большие средние значения ГИ отмечались в бухте Соколовская (14,9 %), а наименьшие – на участке бухта Ежовая – мыс Хитрово (8,2 %). Средние значения этого показателя в других районах варьировали от 12,0 до 10,2 % и достоверно не различались.

Степень наполнения гонад у морских ежей зависит от многих факторов, из которых одним из основных является обилие доступной пищи в период их активного роста (Kawamura, 1973; Холодов, 1981). В свою очередь интенсивность питания в большой степени зависит от температуры и физиологического состояния ежей (Касьянов, 1989; Хотимченко и др., 1993), а на доступность пищи существенное влияние оказывают гидродинамика и мезорельеф дна (Tertschnig, 1989; Sellem, Guillou, 2007). Ранее было показано, что наилучшее наполнение гонад у *S. intermedius* отмечалось в биотопах с хорошо развитой разнородной растительностью, сложным мезорельефом дна и активной гидродинамикой (Калинина и др., 2000, 2004). При этом величина ГИ была максимальной как на участках с доминированием ламинарии японской и филлоспидикса, так и в биотопах со смешанными зарослями при доминировании красных и бурых водорослей. В настоящей работе сравнительно более высокие значения ГИ у ежей в преднерестовом состоянии были отмечены в бухте Соколовская с наивысшей плотностью зарослей макрофитов, умеренно защищенным берегом и дном, покрытым крупнообломочными грунтами, создающими укрытия и благоприятные условия для питания ежей.

Соотношение полов в разных размерных классах *S. intermedius* рассчитывалось отдельно для районов, относящихся к южной и северной частям побережья, поскольку размеры окончательной половозрелости там существенно различались (соответственно 41–45 и 31–35 мм). Отмечается, что в обоих случаях среди особей, не достигших размеров половозрелости (<41 и <31 мм), преобладали самцы, доля которых в размерных классах уменьшалась по мере увеличения размеров ежей и в целом составила соответственно 1,2 : 1,0 и 1,4 : 1,0 (табл. 6.2.1). В районах южной части побережья соотношение полов среди половозрелых особей, представленных только одним размерным классом 41–45 мм, характеризовалось небольшим преобладанием самок, а в районах средней части для размерной группы 31–45 мм в целом было равным.

Соотношение полов (самцы : самки) у разноразмерных *S. intermedius*

Размерный класс, мм	Южная часть побережья	Средняя часть побережья
11–20	Нет данных	1,6 : 1,0
21–30	1,6 : 1,0	1,3 : 1,0
31–35	1,3 : 1,0	1,1 : 1,0
36–40	1,0 : 1,0	1,0 : 1,2
41–45	1,0 : 1,2	1,0 : 1,2

Преобладание самцов среди мелкоразмерных *S. intermedius* отмечают и другие исследователи (Fuji 1960; Найдено, Дзюба, 1982; Agatsuma, Momma, 1988). Это характерно для большинства морских двустворчатых моллюсков и иглокожих в период ювенильной сексуальности и зависит от генетических механизмов формирования пола (Касьянов, 1989). Среди взрослых особей, относящихся к основной репродуктивной группе, соотношение полов обычно равное. Сдвиг соотношения полов может происходить под воздействием различных факторов: условий внешней среды, выходящих за границы физиологического оптимума; размерного и возрастного составов; плотности поселения; неблагоприятной экологической обстановки; стресса и др. (Lawrence, 1987; Ващенко, Жадан, 2012).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенные в настоящей работе результаты впервые позволили получить общую схему распределения скоплений серых морских ежей, различающихся по темпам роста и размерному составу, в одном из основных районов промысла этого вида у материкового побережья Азии.

Выделены обширные участки акваторий, обладающие в течение ряда лет определенным сходством размерного состава населяющих их морских ежей. Среди них отмечены скопления *S. intermedius*, представленные в основном мелкими особями. Установлено, что в таких скоплениях темпы роста ежей снижены, что является основной причиной их мелкоразмерности. Общая протяженность этих районов составляет примерно 188 км. Выявлены скопления *S. intermedius*, протяженностью до 244 км, где постоянно преобладают крупноразмерные особи при низкой доле ежей младших размерных групп. Не исключено, что низкая доля непромысловых особей связана с нерегулярным ослабленным пополнением и межвозрастной пространственной сегрегацией ежей. Промысловая эксплуатация данных поселений *S. intermedius* должна проводиться с особой осторожностью. В первую очередь это касается акватории от мыса Поворотный до мыса Островной, где доля непромысловых особей не превышала 22 %.

Сравнительный анализ темпов группового роста *S. intermedius* на разных акваториях позволил установить, значительную пространственную вариабельность этого показателя, что определяет различия в размерном составе поселений. В районах, где наблюдались высокие темпы роста животных (о-в Скала Крейсер – мыс Лисученко, зал. Опричник – мыс Грозный и мыс Сосунова – бухта Плитняк), промысловых размеров половина особей достигает в возрасте от 3,5 до 4,5 лет. В скоплениях, где темпы роста снижены, большинство ежей может не дорастать до промысловых размеров (у мыса Южный и в районе мыс Гладкий – мыс Золотой), или достигать их в более старшем возрасте (бух. Ежовая – мыс Низменный, мыс Мосолова – мыс Плоский). Участки у мыса Южный и от мыса Гладкий до мыса Золотой не стоит рассматривать как перспективные для промысла и учитывать при расчете запасов *S. intermedius*, а также величины их пополнения.

Таким образом, результаты, полученные в настоящей работе, свидетельствуют о необходимости пересмотра существующих границ рыбопромысловых участков (РПУ), определенных по особенностям топографии береговой линии еще в начале развития добычи *S. intermedius*. Кроме того, требуется введение дополнительных мер регулирования промысла в скоплениях с ослабленным нестабильным пополнением. В настоящее время рыбодобывающие предприятия, не имея ограничения в районах добычи, обычно сосредоточивают промысел на участках с наиболее высокой плотностью «коммерческих» особей (50-65 мм), полностью

осваивая выделяемую квоту. Нерациональная промысловая нагрузка и отсутствие дифференцированного подхода к оценке состояния скоплений серых морских ежей легко могут привести к подрыву их ресурсов на локальных участках.

Отмечено, что вследствие сильной изменчивости величины панциря у одновозрастных особей по кривым группового роста невозможно судить об индивидуальных особенностях роста серых морских ежей. Разработана и апробирована методика ретроспективной оценки роста *S. intermedius*, позволяющая определять размер особи на каждом году жизни по приростам на пластинках панциря. Благодаря данной методике выявлены некоторые закономерности индивидуального роста. Установлено, что у наиболее крупных одновозрастных особей раньше происходит смена восходящей траектории прироста на нисходящую, что связано с достижением половой зрелости. Такие животные достигают меньших предельных размеров. У особей, имеющих в первые годы жизни наименьшие размеры панциря, смена восходящей траектории прироста на нисходящую происходит в более старшем возрасте и при больших размерах панциря. В связи с более длительным периодом интенсивного роста такие ежи достигают больших предельных размеров. Данный факт согласуется с предположением о прямой корреляции предельных размеров животных с размерами при наступлении половой зрелости.

Отмеченные различия в росте *S. intermedius* могут быть обусловлены многими факторами, из которых ключевыми, по нашему мнению, являются разные сроки оседания личинок и различия локальных условий обитания (питание, гидрологические условия и т. д.).

Впервые проведен сравнительный анализ размеров и возраста наступления половой зрелости *S. intermedius*, обитающих на шести участках от мыса Поворотный до мыса Надежды. Установлено, что размеры *S. intermedius* при достижении половозрелости тесно связаны с интенсивностью их роста. В поселениях с более высоким темпом роста значения этого показателя значительно выше, чем с низким. В районах, где наблюдались сравнительно высокие темпы роста, серые морские ежи становятся половозрелыми при диаметре панциря 30–35 мм (в возрасте 2+). Ко времени достижения ежами промысловых размеров 45 мм (возраст 3+...4+) они успевают принять участие в нересте не менее 1 раза. На участках, где темпы роста животных снижены, *S. intermedius* становятся половозрелыми при меньших размерах и, соответственно, перед достижением промысловых размеров успевают отнереститься несколько раз. Таким образом, существующая промысловая мера (45 мм по диаметру панциря), закрепленная в правилах рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна (2019), является обоснованной и соответствует требованиям.

В настоящем исследовании рассмотрены некоторые закономерности пространственной изменчивости роста серых ежей в связи с условиями обитания. Установлено, что низкие темпы

роста, снижение размеров ежей при наступлении половозрелости и увеличение возраста до ее наступления наблюдается в районах, характеризующихся неблагоприятными условиями питания, недостатком водной растительности и ограничением жизненного пространства.

ВЫВОДЫ

1. В прибрежье северного Приморья выделены акватории, которые в течение ряда лет обладают определенным сходством размерного состава населяющих их ежей.

2. Определены районы, где обычно преобладают крупные промысловые особи, и участки, где скопления постоянно представлены мелкоразмерными ежами. Установлено, что для *S. intermedius* характерна значительная пространственная вариабельность темпов группового роста, что определяет различия в размерном составе скоплений.

3. В поселениях, для которых характерны высокие темпы роста, большинство особей достигают промысловых размеров в возрасте от 3,5 до 4,5 лет. В поселениях, где постоянно преобладают мелкоразмерные особи, темпы роста снижены, и ежи могут не дорастать до промысловых размеров (что наблюдается у мысов Южный и Надежды) или достигать их в более позднем возрасте (на участке бухта Ежовая – мыс Хитрово, в возрасте 6+).

4. Разработана методика ретроспективной оценки роста *S. intermedius*.

5. Смена восходящей траектории прироста на нисходящую раньше происходит у наиболее крупных особей одновозрастной группы, что связано с достижением половой зрелости. Такие ежи достигают меньших предельных размеров. Изначально более мелкие особи становятся половозрелыми позже, но при больших размерах панциря.

6. Размеры наступления половозрелости тесно связаны с интенсивностью роста *S. intermedius*: в скоплениях с высоким темпом роста размер 50 %-ной половозрелости составляет 30–35 мм, а с низким – 20–22 мм. В большинстве районов половина особей в скоплениях становятся половозрелыми в возрасте 2+.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Айвазян С.А., Бежаева З.И., Староверов О.В. Классификация многомерных наблюдений : моногр. – М. : Статистика, 1974. – 241 с.

Андрукович П.Ф. Применение метода главных компонент в практических исследованиях. – М.: Издательство МГУ, 1973. – Вып. 36. – 126 с.

Арзамасцев И.С., Преображенский Б.В. Атлас подводных ландшафтов Японского моря. – М. : Наука, 1990. – 224 с.

Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ: Подход с использованием ЭВМ. – М.: Мир, 1982. – 488 с.

Бажин А.Г., Лоуренс Д.М. Анализ типов жизненных стратегий морских ежей как метод оценки перспективности их использования в аквакультуре // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. – 2010. – Вып. 17. – С. 73–86.

Бажин А.Г., Степанов В.Г. Морские ежи семейства Strongylocentrotidae морей России моногр. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2012. – 196 с.

Барашков Г.К. О методе количественного учета литоральных водорослей // Распределение и состав промысловых водорослей Баренцева моря : тр. Мурман. мор. биол. ин-та. – 1965. – Вып. 8 (12). – С. 8–12.

Белый М.Н. Определение индивидуального возраста и особенностей группового роста зеленого морского ежа (*Strongylocentrotus droebachiensis*) Тауйской губы // Изв. ТИНРО. – 2006. – Т. 144. – С. 101–111.

Бирман И.Б. Некоторые особенности линейного роста и структура чешуи тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. – 1968. – Т. 64. – С. 15–34.

Блинова Е.И., Вилкова О.Ю., Милютин Д.М., Пронина О.А. Методические рекомендации по учету запасов промысловых гидробионтов в прибрежной зоне. – М. : ВНИРО, 2003. – 80 с.

Борисовец Е.Э., Брегман Ю.Э., Викторовская Г.И., Калинина М.В. Биология серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz) северо-западного побережья Японского моря. I. Распределение и размерный состав скоплений // Изв. ТИНРО. – 2000. – Т. 127. – С. 416–439.

Брегман Ю.Э. Взаимозависимость интенсивности обмена и скорости роста у морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (Echinodermata, Strongylocentrotidae) // Зоол. журн. – 1971. – Т. 50, № 10. – С. 1530–1538.

Брегман Ю.Э. К изучению популяционной структуры и роста серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (Agassiz) у северо-западного побережья Японского моря // Изв. ТИНРО. – 2000. – Т. 127. – С. 397–415.

Броцкая В.А., Зенкевич Л.А. Количественный учет фауны Баренцова моря // Тр. ВНИРО. – 1939. – Т. 4. – С. 5–126.

Брыков В. А. Индивидуальный возраст и рост морских ежей : дис. ... канд. биол. наук. 03.00.08. – Владивосток, 1981. – 110 с.

Брыков В.А. Об индивидуальном возрасте и продолжительности жизни некоторых видов морских ежей Японского моря // Биол. моря. – 1975. – № 2. – С. 39–44.

Брюзгин В.Л. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам : моногр. – Киев : Наук. думка, 1969. – 186 с.

Буяновский А.И. Пространственно-временная изменчивость размерного состава в популяциях двустворчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных : моногр. – М. : ВНИРО, 2004. – 306 с.

Ващенко М.А., Жадан П.М. Исследование влияния хронического загрязнения морской среды на состояние репродуктивной функции беспозвоночных животных // Тихоокеанский медицинский журнал. – 2012. – № 2. – С. 110–114.

Викторовская Г.И., Матвеев В.И. Связь сроков размножения морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* с температурой воды у побережья Северного Приморья // Океанология. – 2000. – Т. 40, № 1. – С. 79–84.

Викторовская Г.И., Седова Л.Г. Некоторые аспекты биологии серого морского ежа в центральном районе северного Приморья // Изв. ТИНРО. – 2000. – Т. 127. – С. 382–396.

Викторовская Г.И., Седова Л.Г., Борисовец Е.Э. и др. Биологическая характеристика скоплений серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (Agassiz) в прибрежной зоне Приморья (Японское море) // Изв. ТИНРО. – 2004. – Т. 139. – С. 225–259.

Викторовская Г.И., Седова Л.Г., Брегман Ю.Э., Евсеева Н.В. Некоторые особенности биологии серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz) у охотоморского побережья острова Итуруп // Изв. ТИНРО. – 2001. – Т. 128. – С. 436–453.

Воропаев В.М., Страхов А.А. Весенний сезон созревания половых продуктов у морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Зоол. журн. – 1977. – Т. 56, № 8. – С. 1260–1262.

Гаврилова Г.С., Сухин И.Ю. Сезонные особенности распределения серых и черных морских ежей в восточных районах залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. – 2000. – Т.127. – С. 351–360.

Гланц С. Медико-биологическая статистика : моногр. : пер. с англ. – М. : Практика, 1998. – 459 с.

Гнездилова С.М. Морфологическая и цитохимическая характеристика овогенеза и половых циклов у морских ежей *Strongylocentrotus nudus* и *S. intermedius* : автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.099. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1971. – 24 с.

Джонгман Р.Г.Г., Тер Браак С.Дж.Ф., Ван Тонгерен О.Ф.Р. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. – М.: РАСХН, 1999. – 306 с.

Добровольский А.Д., Залогин Б.С. Моря СССР : моногр. – М. : МГУ, 1982. – 192 с.

Дубинина А.Ю., Золотов А.О. Плодовитость и созревание северной двухлинейной камбалы *Lepidopsetta polyxistra* Ogt et Matarese (2000) тихоокеанского шельфа Камчатки // Изв. ТИНРО. – 2013. – Т. 172. – С. 119–132.

Дюран Б., Оделл П. Кластерный анализ. – М.: Статистика, 1977. – 128 с.

Дэйвисон М. Многомерное шкалирование. Методы наглядного представления данных. – М.: Финансы и статистика, 1988. – 254 с.

Евдокимов В.В. Репродуктивная биология морских ежей *Strongylocentrotus intermedius* и *S. nudus* : моногр. – Владивосток : ТИНРО-Центр, 2008. – 116 с.

Евсеев Г.А. Сообщества двустворчатых моллюсков в послеледниковых отложениях шельфа Японского моря : моногр. – М. : Наука, 1981. – 160 с.

Евсеева Н.В. Современное состояние ресурсов серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* южных Курильских островов // Вопросы рыболовства. – 2001. – Т. 2, №3 (7). – С. 422–431.

Жадан П.М., Ващенко М.А., Альмяшова Т.Н. Блокирование нереста морских ежей *Strongylocentrotus intermedius* в северо-западной части Японского моря // Вестн. ДВО РАН. – 2010. – № 4. – С. 31–40.

Жадан П.М., Ващенко М.А., Альмяшова Т.Н. Влияние факторов среды на нерест морских ежей // Морские биологические исследования: достижения и перспективы. В 3-х т. : сб. мат-лов Всерос. науч.-практ. конф. с международным участием, приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции. – Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2016. – Т. 1. – С. 170–173..

Заволокин А.В., Заволокина Е.А., Хохлов Ю.Н. Динамика размеров тела и темпа роста анадырской кеты в 1962–2007 гг. // Бюл. № 3 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». – Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. – С. 79–82.

Заволокин А.В., Кулик В.В., Глебов И.И. и др. Динамика размеров, возраста и внутригодовых темпов роста анадырской кеты *Oncorhynchus keta* в 1962–2010 гг. // Вопр. ихтиол. – 2012. – Т. 52, № 2. – С. 215–233.

Золотарев В.Н. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков : моногр. – Киев : Наук. думка, 1989. – 112 с.

Зотин А.А. Закономерности роста и энергетического обмена в онтогенезе моллюсков : дис. ... д-ра биол. наук. 03.00.30 – М, 2009. – 334 с.

Зуенко Ю.И. Промысловая океанология Японского моря : моногр. – Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. – 227 с.

Зуенко Ю.И. Типы термической стратификации вод на шельфе Приморья // Комплексные исследования морских гидробионтов и условий их обитания : сб. науч. тр. – Владивосток : ТИИРО, 1994. – С. 20–39.

Зуенко Ю.И. Элементы структуры вод северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. – 1998. – Т. 123. – С. 262–290.

Ивлева И.В. Биологические методы и основы массового культивирования кормовых беспозвоночных : моногр. – М. : Наука, 1969. – 171 с.

Истошин Ю.В. Морские течения : моногр. – Владивосток : Дальневост. кн. изд-во, 1975. – 88 с.

Истошин Ю.И. Японское море : моногр. – М. : Географгиз, 1959. – 77 с.

Каев А.М. Ретроспективная оценка роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по чешуе: межгодовая изменчивость // Вопр. ихтиол. – 2015. – Т. 55, № 5. – С. 570–585.

Калинина М.В., Викторовская Г.И., Борисовец Е.Э. и др. Биология серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (Agassiz) северо-западного побережья Японского моря. II Репродукционная характеристика // Изв. ТИНРО. – 2002. – Т. 131. – С. 249–265.

Калинина М.В., Гусарова И.С., Гаврилова Г.С., Викторовская Г.И. Влияние экологических факторов на размножение морских ежей в различных биотопах залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. – 2000. – Т. 127. – С. 490–511.

Калинина М.В., Сухин И.Ю., Викторовская Г.И. Влияние биотопических условий на состояние гонад серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (залив Петра Великого, Японское море) // Вопр. рыб-ва. – 2004. – Т. 5, № 1 (17). – С. 147–164.

Касьянов В.Л. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих : моногр. – Л. : Наука, 1989. – 183 с.

Касьянов В.Л., Крючкова Г.А., Куликова В.А., Медведева Л.А. Личинки морских двустворчатых моллюсков и иглокожих : моногр. – М. : Наука, 1983. – 216 с.

Кафанов А.И., Павлючков В.А. Экология промысловых морских ежей рода *Strongylocentrotus* материкового япономорского побережья России // Изв. ТИНРО. – 2001. – Т. 128. – С. 349–373.

Ковтун А.А. Возраст и линейный рост осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) Сахалина // Вопр. ихтиол. – 1981. – Т. 21, вып. 6. – С. 1030–1038.

Колпаков Е.В., Колпаков Н.В. Распределение и рост двустворчатого моллюска *Mercenaria stimpsoni* в бухте Инокова (северное Приморье) // Изв. ТИНРО. – 2004. – Т. 136. – С. 197–204.

Константинов А.С. Общая гидробиология : учеб. для студентов биол. спец. вузов. 4-е изд., перераб. и доп. – М. : Высш. шк., 1986. – 472 с.

Константинов К.Г. Возраст и темп роста амурского верхогляда – *Erythroculter erythropterus* (Basilewsky) // Тр. Амурской ихтиол. экспедиции 1945–1949 гг. – 1952. – Т. 4. – С. 103–114.

Костарев В.Л. Возраст и рост охотской кеты // Изв. ТИНРО. – 1967. – Т. 61. – С. 173–181.

Крупнова Т.Н., Павлючков В.А. Питание серого морского ежа (*Strongylocentrotus intermedius*) в северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. – 2000. – Т. 127. – С. 372–381.

Крындин А.Н. Льды // Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. – М. : Изд-во АН СССР, 1961. – С. 183–191.

Крючкова Г.А. Морфология личиночного скелета морских ежей залива Восток Японского моря // Биол. моря. – 1976. – № 4. – С. 45–54.

Крючкова Г.А. Формирование дефинитивного скелета у морских ежей рода *Strongylocentrotus* // Биол. моря. – 1979. – № 4. – С. 38–46.

Кулепанов В.Н., Ерышев А.А. Состояние зарослей бурой водоросли *Saccharina japonica* в прибрежье Приморья // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : мат-лы VII Всерос. науч.-практ. конф. с международным участием. В 2 ч. – Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2016. – Ч. 1. – С. 89–91.

Кулепанов В.Н., Жильцова Л.В. Оценка проективного покрытия при ресурсных исследованиях морской растительности // Материалы I (VII) Международной конференции по водным макрофитам «Гидробиотаника 2010». – Ярославль : Принт Хаус, 2010. – С. 173–176.

Куликова Н.И. Структура чешуи и характер роста кеты различных стад // Изв. ТИНРО. – 1970. – Т. 74. – С. 81–93.

Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособ. для биол. спец. вузов. – М. : Высш. шк., 1990. – 352 с.

Левин В.С., Коробков В.А. Морские ежи России. Биология. Промысел. Использование : моногр. – Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2003. – 256 с.

Левин В.С., Найдено В.П., Туркина Н.А. Интенсивность питания морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в экспериментальных условиях // Исследования иглокожих дальневосточных морей. – Владивосток : ДВО АН СССР, 1987. – С. 56–82.

Леонов А.К. Региональная океанография : моногр. – Л. : Гидрометеиздат, 1960. – Ч. 1. – 766 с.

Лощия северо-западного берега Японского моря от реки Туманная до мыса Белкина. – М. : ГУНиО МО, 1984. – № 1401. – 316 с.

Лукин В.И., Фадеев В.И. Особенности планирования гидробиологических работ на акваториях большой протяженности // Подводные гидробиологические исследования. – Владивосток, 1982. – С. 13–19.

Максимович Н.В. Статистическая оценка различий между возрастными рядами // Тр. ГОСНИОРХ. Вып. 316 : Применение математических методов в рыбохозяйственных гидробиологических исследованиях на внутренних водоемах СССР. – Л., 1990. – С. 59–67.

Максимович Н.В. Статистическое сравнение кривых роста // Вестн. Ленинград. ун-та. – 1989. – № 24. – С. 18–25.

Мандель И.Д. Кластерный анализ. – М.: Финансы и статистика, 1988. – 176 с.

Медведев В.С. Берега Японского моря // Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. – М. : Изд-во АН СССР, 1961. – С. 35–101.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. Анализ на уровне организма: моногр. – М.: Наука, 1976. – 291 с.

Миркин Б.Г. Анализ качественных признаков. – М.: Статистика, 1976. – 166 с.

Миркин Б.Г. Анализ качественных признаков и структур. – М.: Статистика, 1980. – 319 с.

Мокиевская В.В. Химическая характеристика водных масс // Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. – М. : Изд-во АН СССР, 1961. – С. 122–131.

Найдено В.П., Третьяков А.С., Школдин А.В. Зависимость сроков полового созревания морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в заливе Посыета от условий местообитания // Подводные гидробиологические исследования. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1982. – С. 142–146.

Найдено Т.Х. Исследование жизненного цикла морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в лабораторных условиях : дис. ... канд. биол. наук. 03.00.18 – Владивосток, 1983. – 137 с.

Найдено Т.Х. Особенности роста морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* до половозрелости в лабораторной культуре // Исследование иглокожих дальневосточных морей. – Владивосток : ДВО АН СССР, 1987. – С. 83–97.

Найденко Т.Х., Дзюба С.М. Рост и размножение морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в лабораторных условиях // Биол. моря. – 1982. – № 4. – С. 20–24.

Павлючков В.А., Попов А.В., Крупнова Т.Н. Возрастная и размерные структуры серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* залива Владимира Японского моря // X Съезд гидробиологического общества при РАН : тез. докл. – Владивосток : Дальнаука, 2009. – С. 304.

Павлючков В.А., Шепель Н.А. Особенности естественного воспроизводства и роста молоди серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в зал. Владимира (Японское море) // Вопр. рыб-ва. – 2013. – Т. 14, № 2 (54). – С. 321–335.

Панфилова С.Г. Температура вод // Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. – М. : АН СССР, 1961. – С. 155–169.

Панченко В.В. Возраст и рост шлемоносных бычков рода *Gymnocanthus* (Cottidae) в заливе Петра Великого и прилегающих районах Приморья (Японское море) // Вопр. ихтиол. – 2012. – Т. 52, № 2. – С. 234–247.

Переладов М.В. Полевая экспресс-методика определения возраста морских ежей // Прибрежные гидробиологические исследования. – М. : ВНИРО, 1999. – С. 241–242.

Планирование, организация и обеспечение исследований рыбных ресурсов дальневосточных морей России и северо-западной части Тихого океана : моногр. – Владивосток : ТИНРО-Центр, 2005. – 231 с.

Правила рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна : Приказ Министерства сельского хозяйства РФ от 23 мая 2019 г. № 267 "Об утверждении правил рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна" (с изменениями и дополнениями). – М., 2019.

Рачков В.И. Характеристика гидрохимических условий верхней зоны шельфа северного Приморья в сезонном аспекте // Изв. ТИНРО. – 2000. – Т. 127. – С. 61–69.

Рейсовый отчет «Пространственное распределение, особенности биологии и ресурсы промысловых беспозвоночных и макрофитов, разработка эффективных методов увеличения их численности, подзона Приморье (южнее м. Золотой), НИС «Убежденный», 1 июля – 3 сентября 2016 года» / ТИНРО-Центр. № ГР 28010. – Владивосток, 2016. – 157 с.

Рейсовый отчет «Пространственное распределение, особенности биологии и ресурсы морских ежей, прибрежных промысловых беспозвоночных и макрофитов в прибрежных водах Приморского края, подзона Приморье (Японское море), НИС «Убежденный», 17 сентября – 22 октября 2019 года» / ТИНРО-Центр. № ГР 28311. – Владивосток, 2019. – 200 с.

Савилов А.И. Рост и его изменчивость у беспозвоночных Белого моря *Mytilus edulis*, *Mya arenaria* и *Balanus balanoides* // Тр. ИОАН СССР. – 1953. – Т. 7. – С. 198–258.

Седова Л.Г. Кислородные и пищевые потребности серого морского ежа при содержании в условиях рециркуляционной системы // *Вопр. рыб-ва.* – 2003. – Т. 4, № 1 (13). – С. 141–156.

Седова Л.Г., Викторовская Г.И. Влияние репродуктивной активности на скорость питания у морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (Agassiz) // *Изв. ТИНРО.* – 2002. – Т. 131. – С. 315–320.

Седова Л.Г., Викторовская Г.И., Калинина М.В. Биологическая характеристика серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (Agassiz) у побережья о. Шикотан // *Изв. ТИНРО.* – 2003. – Т. 133. – С. 109–125.

Селин Н.И. Распределение, состав поселений и рост морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в зал. Петра Великого Японского моря // *Биол. моря.* – 1993а. – № 2. – С. 55–65.

Селин Н.И. Рост и продукция двустворчатого моллюска *Keenocardium californiense* в северо-западной части Японского моря // *Биол. моря.* – 1993б. – № 1. – С. 44–56.

Селин Н.И. Ретроспективная оценка продукционного процесса у морских двустворчатых моллюсков на основе анализа локальных и широтных особенностей их роста // X Съезд гидробиологического общества при РАН : тез. докл. – Владивосток : Дальнаука, 2009. – С. 356–357.

Селин Н.И. Форма раковины и рост двустворчатого моллюска *Scapharca broughtoni* // *Биол. моря.* – 2000. – Т. 26, № 3. – С. 196–200.

Сизова Ю.В. Циркуляция вод Японского моря // *Основные черты геологии и гидрологии Японского моря.* – М. : АН СССР, 1961. – С. 146–154.

Соколов А.С. Особенности роста серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в разных экологических условиях залива Владимир // VII Всероссийская конференция по промысловым беспозвоночным (памяти Б.Г. Иванова) : тез. докл. – М. : ВНИРО, 2006. – С. 194–196.

Состояние промысловых ресурсов. Прогноз общего вылова гидробионтов по Дальневосточному рыбохозяйственному бассейну на 2017 г. (краткая версия). – Владивосток : ТИНРО-Центр, 2017. – 407 с.

Сухин И.Ю. Пищевые отношения черного (*Strongylocentrotus nudus*) и серого (*S. intermedius*) морских ежей : автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.16. – Владивосток : ТИНРО-Центр, 2006. – 20 с.

Сухин И.Ю. Сравнительный анализ состава содержимого кишечника серого и черного морских ежей // *Изв. ТИНРО.* – 2002. – Т. 131. – С. 306–314.

Суховеева М.В., Ревенко Е.В. К методике изучения *Laminaria japonica* Aresch. в Приморье (Японское море) // *Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки* : тез. докл. 1-й Междунар. конф. – М. : ВНИРО, 2002. – С. 39.

Темных О.С. Рост приморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в периоды высокой и низкой ее численности // *Вопр. ихтиол.* – 1999. – Т. 39, № 2. – С. 219–223.

Толстова Ю.Н. Основы многомерного шкалирования. – М.: КДУ, 2006. – 160 с.

Фадеев В.И., Лукин В.И. К методике подводных гидробиологических исследований верхней сублиторали в условиях подвижных морских экспедиций // *Подводные гидробиологические исследования.* – Владивосток, 1982. – С. 21–34.

Холодов В.И. Трансформация органического вещества морскими ежами (Regularia) : моногр. – Киев : Наук. думка, 1981. – 158 с.

Хотимченко Ю.С., Деридович И.И., Мотавкин П.А. Биология размножения и регуляция гаметогенеза и нереста у иглокожих : моногр. – М. : Наука, 1993. – 176 с.

Хрусталева А.М., Леман В.Н. Межгодовая изменчивость линейно-весовых показателей, возрастной структуры и темпа роста кеты *Oncorhynchus keta* и факторы, на нее влияющие (бассейн реки Большая, западная Камчатка) // *Вопр. ихтиол.* – 2007. – Т. 47, № 3. – С. 380–388.

Чалиенко М.О. Рост серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* у берегов Приморья // *Современные проблемы и перспективы развития рыб.-хоз. комплекса: мат-лы V научно-практической конференции молодых ученых с международным участием.* — М.: Изд-во ВНИРО. – 2017а. - С. 272-278.

Чалиенко М.О. Локальные особенности роста серого морского ежа (*Strongylocentrotus intermedius*) у северо-западного побережья Японского моря // *Биология – наука XXI века: 21-я Международная Пущинская школа-конференция молодых ученых (17-21 апреля 2017 г.). Сборник тезисов.* – Пущино. – 2017б. С. – 303.

Чалиенко М.О. Особенности группового роста серого морского ежа (*Strongylocentrotus intermedius*) у северо-западного побережья Японского моря // *Изв. ТИНРО.* – 2018а. – Т. 194. – С. 3–17. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-194-3-17.

Чалиенко М.О. Ретроспективный анализ роста *Strongylocentrotus intermedius* у берегов Приморья // *Перспективы рыболовства и аквакультуры в современном мире: материалы III научной школы молодых ученых и специалистов по рыбному хозяйству и экологии, посвященной 140-летию со дня рождения К.М. Дерюгина.* – М.: Изд-во ВНИРО, 2018б. – с. 146.

Чалиенко М.О. Методика ретроспективной оценки роста серых морских ежей *Strongylocentrotus intermedius* // *Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса: материалы VII научно-практической конференции молодых ученых с международным участием.* – М.: Изд-во ВНИРО, 2019. – с. 491-496.

Чалиенко М.О., Калинина М.В., Кулепанов В.Н., Матвеев В.И. Размер и возраст наступления половозрелости серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* у северо-западного побережья Японского моря // *Океанология.* – 2021. – Т. 61, № 1. – С. 79–90.

Чалиенко М.О., Кулепанов В.Н., Матвеев В.И. Влияние некоторых факторов среды на рост серого морского ежа (*Strongylocentrotus intermedius*) у северо-западного побережья Японского моря // Изв. ТИНРО. – 2018. – Т. 195. – С. 111–127. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-195-111-127.

Чалиенко М.О., Турчинская К.А. Особенности роста промысловых особей серого морского ежа (*Strongylocentrotus intermedius*) у северо-западного побережья Японского моря // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование: материалы VIII Всерос. научно-практической конф., посвященной 75-летию рыб-хоз. обр-ния на Камчатке – Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ. – 2017. – Ч. 1. – С. 194-198.

Шварц С.С., Пястолова О.А., Добринская Л.А., Рункова Г.Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология : моногр. – М. : Наука, 1976. – 152 с.

Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России : моногр. – Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. – Т. 1. – 580 с.

Юрасов Г.И., Яричин В.Г. Течения Японского моря : моногр. – Владивосток : ДВО АН СССР, 1991. – 176 с.

Явнов С.В., Игнатъев А.В. Выделение годовых слоев и рост закапывающихся моллюсков серрипеса *Serripes groenlandicus* и сердцевидки *Clinocardium californiens* // Изв. ТИНРО. – 2009. – Т. 158. – С. 187–194.

Яковлев С.Н. Размножение морских ежей *Strongylocentrotus nudus* и *S. intermedius* в зал. Восток Японского моря // Биологические исследования залива Восток. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1976. – С. 136–142.

Яричин В.Г. Состояние изученности циркуляции вод Японского моря // Тр. ДВНИГМИ. – 1980. – Вып. 80. – С. 46–61.

Abe E., Tada M. The Ecology of a Sea Urchin, *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz) on the Coast of Okhotsk Sea in Hokkaido // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. Stn. – 1994. – Vol. 45. – P. 45–56.

Agatsuma Y. Ecological studies on the population dynamics of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus* // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. Stn. – 1997. – Vol. 51. – P. 1–66.

Agatsuma Y. Ecology of *Strongylocentrotus intermedius* // Edible Sea Urchins: Biology and Ecology. – 2001. – Vol. 32. – P. 333–346.

Agatsuma Y., Momma H. Release of cultured seeds of the sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz), in the Pacific coastal waters of southern Hokkaido. Growth and reproductive cycle // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. Stn. – 1988. – Vol. 31. – P. 15–18.

Blicher M.E., Rysgaard S., Sejr M.K. Growth and production of sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* in a high-Arctic fiord, and growth along a climatic gradient (64 to 77° N) // Marine ecology progress series. – 2007. – Vol. 341. – P. 89–102.

Brey T., Pearse J., Basch L. et al. Growth and production of *Sterechinus neumayeri* (Echinoidea: Echinodermata) in McMurdo Sound, Antarctica // Marine Biology. – 1995. – Vol. 124. – P. 279–292.

Dix T.G. Biology of *Evechinus chloroticus* (Echinoidia: Echinometridae) from different localities. 4. Age, growth, and size // N.Z. Journal of Marine and Freshwater Research. – 1972. – № 6. – P. 48–68.

Ebert T.A. Growth Rates of the Sea Urchin *Strongylocentrotus purpuratus* Related to Food Availability and Spine Abrasion // Ecology. – 1968. – Vol. 49, № 6. – P. 1075–1091.

Fraungruber P., Eddy S.D., Brown N.P., Harris L. Fluorochrome marking of out-planted green sea urchins, *Strongylocentrotus droebachiensis*, for searching and restocking programs in the gulf of Maine, USA // Bull. Fish. Res. Agen. – 2015. – № 40. – P. 135–143.

Fuji A. Ecological studies on the growth and food consumption of the Japanese common littoral sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz) // Bull. Fac. Fish. Hokk. Univ. – 1967. – Vol. 15(2). – P. 83–160.

Fuji A. Studies on the biology of the sea urchin. II Size at first maturity and sexuality of two sea urchins, *Strongylocentrotus nudus* and *S. intermedius* // Bull. Fac. Fish. Hokk. Univ. – 1960. – Vol. 11. – P. 43–48.

Fuji A., Kawamura K. Studies on the biology of the sea urchin. VII. Bio-economics of the population of *Strongylocentrotus intermedius* on a rocky shore of southern Hokkaido // Bull. Jap. Soc. Fish. – 1970. – Vol. 36. – P. 763–775.

Gage J.D. Growth of the deep-sea irregular sea urchins *Echinosigra phiale* and *Hemiaster expergitus* in the Rockall Trough (N.E. Atlantic Ocean) // Marine Biology. – 1987. – Vol. 96. – P. 19–30.

Gage J.D. Natural growth bands and growth variability in the sea urchin *Echinus esculentus*: results from tetracycline tagging // Marine Biology. – 1992. – Vol. 114. – P. 607–616.

Gage J.D. Skeletal growth zones as age-markers in the sea urchin *Psammechinus miliaris* // Marine Biology. – 1991. – Vol. 110. – P. 217–228.

Ikeda H. The fauna of Akkesi Bay. VIII. Echinoidea // Annot. zool. jap. – 1940. – Vol. 19(1). – P. 1–8.

Jensen M. Age determination of echinoids // Sarsia. – 1969. – Vol. 37. – P. 41–44.

Johnson D.R., Boyer T.P., Garcia H.E. et al. World Ocean Database 2013 User's Manual. Levitus S., Ed.; Mishonov A., Technical Ed.; NODC Internal Report 22, NOAA Printing Office, Silver Spring, MD. – 2013. – 172 p.

Kawamura K. Fishery biological studies on a sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. Stn. – 1973. – № 16. – P. 1–54.

Kayaba T., Tsuji K., Hoshikawa H. et al. Maturation Control of the Short-Spined Sea Urchin, *Strongylocentrotus intermedius*, by Low Temperature Rearing Using Deep-Sea Water, with the Aim of Extending the Market Season // Bull. Fish. Res. Agen. – 2015. – № 40. – P. 155–165.

Kenner M.C., Lares M.T. Size at first reproduction of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* in a central California kelp forest // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1991. – Vol. 76. – P. 303–306.

Kubota K., Shirai K., Murakami-Sugihara N. et al. Annual shell growth pattern of the Stimpson's hard clam *Mercenaria stimpsoni* as revealed by sclerochronological and oxygen stable isotope measurements // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2017. – № 465. – P. 307–315.

Lamare M.D., Mladenov P.V. Modelling somatic growth in the sea urchin *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae) // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 2000. – Vol. 243. – P. 17–43.

Lawrence J.M. A functional biology of echinoderms. – L. and Sidney : Croom Helm Ltd. Publishers, 1987. – 340 p.

Leighton D.L., Jones L.G. and North W.J. Ecological relationships between giant kelp and sea urchins in southern California // Proc. 5th Internathional Seaweed Symposium. – N.Y. : Pergamon Press., 1966. – P. 141–153.

Macia S., Robinson M.P. Habitat-dependent growth in a Caribbean sea urchin *Tripneustes ventricosus*: the importance of food type // Helgoland Marine Research. – 2008. – Vol. 62, Issue 4. – P. 303–308.

Minor H.J., Scheibling R.E. Effects of food ration and feeding regime on growth and reproduction of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* // Marine Biology. – 1997. – Vol. 129. – P. 139–167.

Nabata S., Sakai P. Animal net production of the second year frond of *Laminaria diabolica* // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. Stn. – 1996. – Vol. 49. – P. 1–5.

Nichols D., Sime A.A.T. Bishop G.M. Growth in populations of the sea-urchin *Echinus esculentus* L. (Echinodermata: Echinoidea) from the English channel and firth of Clyde // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 1985. – Vol. 86. – P. 219–228.

Pearse J.S., Pearse V.B. Growth zones in the echinoid skeleton // Am. Zool. – 1975. – Vol.15 – P. 731–753.

Pearse J.S., Pearse V.B., Dasis K.K. Photoperiodic regulation of gametogenesis and growth in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* // J. Exp. Zool. – 1986. – Vol. 237 (1). – P. 107–118.

Pederson H.G., Johnson C.R. Growth and age structure of sea urchins (*Heliocidaris erythrogramma*) in complex barrens and native macroalgal beds in eastern Tasmania // ICES Journal of Marine Science. – 2008. – Vol. 65. – P. 1–11.

Podani J., Miklos I. Resemblance coefficients and the horseshoe effect in principal coordinates analysis // Ecology. – V. 83 (12). – 2002. – P. 3331–3343.

Raup D.M. Theoretical Morphology of Echinoid Growth // Memoir (The Paleontological Society). Journal of Paleontology. Paleobiological Aspects of Growth and Development: A Symposium. – 1968. – Vol. 2, Supplement to Vol. 42, № 5. – P. 50–63.

Russell M.P., Meredith R.W. Natural growth lines in echinoid ossicles are not reliable indicators of age: a test using *Strongylocentrotus droebachiensis* // Invertebrate Biology. – 2000. – Vol. 119 (4). – P. 410–420.

Sellem F., Guillou M. Reproductive biology of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in two contrasting habitats of Northern Tunisia (South-East Mediterranean) // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. – 2007. – № 87. – P. 763–767.

Sime A.A.T. Age and growth of north sea echinoids // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. – 1985. – Vol. 65. – P. 583–588.

Sumich J.L., McCauley J.E. Growth of a Sea Urchin, *Allocentrotus fragilis*, off the Oregon Coast // Pacific Science. – 1973. – Vol. 27, № 2. – P. 156–167.

Swan E.F. Some Observations on the Growth Rate of Sea Urchins in the Genus *Strongylocentrotus* // Biological Bulletin. – 1961. – Vol. 120, № 3. – P. 420–427.

Tajima K., Fukuchi M. Studies on the artificial seed production of the sea urchin *Strongylocentrotus intermedius*. The growth of early juveniles in winter // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. Stn. – 1989. – Vol. 33. – P. 21–29.

Taki J. Formation of growth lines in test plates of the sea urchin *Strongylocentrotus intermedius*, reared with different algae // Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. – 1978. – Vol. 44. – P. 955–960.

Taki J. Population dynamics of *Strongylocentrotus intermedius* in Akkesi Bay // Sci. Rept. Hokk. Fish. Exp. Stn. – 1986. – Vol. 28. – P. 33–43.

Taki J., Tajima K., Taki K. Growth of the sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* in the eastern and northern coast of Hokkaido // SUISANZOSHOKU. – 1992. – Vol. 40. – P. 479–485.

Tertschnig W.P. Daily activity pattern and foraging dynamics of the sea urchin *Tripneustes ventricosus* in a tropical seagrass community and environment (Virgin Islands) // Mar. Ecol. – 1989. – Vol. 10, № 1. – P. 3–21.

Thompson R.J. Fecundity and reproduction effort in the blue mussel (*Mytilus edulis*), the sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*) and the snow crab (*Chionoecetes opilio*) from populations in Nova Scotia and Newfoundland // J. Fish. Res. Board Canada. – 1979. – Vol. 36. – P. 955–964.

Tomsic S., Conides A., Dupcic Radic I., Glamuzina B. Growth, size class frequency and reproduction of purple sea urchin, *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) in Bistrina Bay (Adriatic sea, Croatia) // Acta Adriatica. – 2010. – Vol. 51(1). – P. 65–74.

Walker C.W., Unuma T., McGinn N.A. et al. Reproduction in sea urchins // Edible sea urchins: biology and ecology. – Amsterdam : Elsevier, 2001. – Vol. 32. – P. 5–26.

Walker M.M. Influence of season on growth of the sea urchin *Evechinus chloroticus* // N.Z. Journal of Marine and Freshwater Research. – 1981. – Vol. 15. – P. 201–205.

Wilbur K.M., Owen G. Growth // Physiology of Mollusca. – N.Y. ; L. : Acad. Press., 1964. – Vol. 1. – P. 211–242.