

Российская академия наук
Дальневосточное отделение
Институт биологии моря

На правах рукописи

БАЖИН Александр Гертрудович

ВИДОВОЙ СОСТАВ, УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ И
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МОРСКИХ ЕЖЕЙ РОДА
STRONGYLOCENTROTUS МОРЕЙ РОССИИ

03.00.18 - гидробиология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Abdr

Владивосток
1995

Работа выполнена в Камчатском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии.

Научный руководитель: доктор биологических наук
В.С.Левин

Официальные оппоненты:
доктор биологических наук, академик РАН
А.В.Жирмунский
кандидат биологических наук, доцент В.А.Кудряшов

Ведущее учреждение: Институт океанологии Российской Академии Наук

Защита диссертации состоится "25" декабря 1995 г. в 10⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 003.66.01 при Институте биологии моря ДВО РАН по адресу: 690041, г.Владивосток, ул.Пальчевского, 17, Институт биологии моря.

С диссертацией можно
биологии моря ДВО

Автореферат разослан 10⁰⁰ 1995 г.

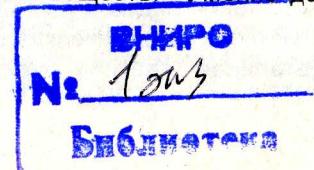
Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат биологических наук
будникова Л.Л.Будникова

200 ВВЕДЕНИЕ

Правильные морские ежи рода *Strongylocentrotus* - одна из наиболее широко распространенных и массовых групп беспозвоночных прибрежной зоны северной части Мирового океана. Несмотря на большое количество работ, касающихся систематики этого рода, специалисты, имеющие дело с этой группой животных, сталкиваются со значительными трудностями в идентификации видов, обусловленных большим диапазоном внутривидовой изменчивости морских ежей. Разные авторы описывали от 10 (Дьяконов, 1933, 1938, 1949, 1952, 1958а, 1958б; Mortensen, 1943) до 12 (Баранова, 1957, 1962, 1973, 1977) видов и подвидов морских ежей этого рода, обитающих в морях России. Монографический анализ рода, проведенный М.Йенсен (Jensen, 1974) позволил сократить количество видов до 6. Однако отсутствие у этого автора надежных морфологических критериев для разделения ряда близких видов обусловило неточности и ошибки при морфологическом описании видов и выявлении их ареалов.

Неправильное определение видов влекло за собой многочисленные ошибки и неопределенности при изучении морских прибрежных сообществ. Часто два или три валидных вида указывались в литературе под одним названием (Дерюгин, Иванов, 1937; Виноградова, 1954; Кузнецов, 1961, 1963; Голиков, Аверинцев, 1977; Jewett, Feder, 1980, и др.), в других случаях один вид рассматривался как два самостоятельных (Поганкин, 1952; Табунков, 1974; Скарлато, Голиков, 1979; Лукин, 1980). Естественно, что при изучении биологии, экологических и продукционных характеристик, географического распространения видов часто делались ошибочные выводы. Классическим примером такой ошибки может служить длительное время проводившиеся в Белом море исследования морского ежа, определенного как *S. droebachiensis* (Шорыгин, 1926; Кудерский, 1963; Каuffman, 1977; Наумов, Олениев, 1981, и др.), в то время как в действительности в Белом море практически во всех районах обитает один лишь *S. pallidus*.

Актуальность проблемы. Морские ежи рода *Strongylocentrotus* являются объектом интенсивного промысла. Они используются для изготовления пищевых продуктов, высоко ценившихся на мировом рынке, и сырья для получения ценных биологически активных веществ. Умение достоверно идентифи-



цировать виды морских ежей, знание особенностей их распределения и экологии необходимы при решении таких проблем, как оптимизация промысла, рациональное использование природных ресурсов ценных промысловых видов и их культивирование.

Морские ежи рода *Strongylocentrotus* играют весьма важную роль в морских экосистемах, так как часто являются объектом питания многих прибрежных рыб, птиц, омаров, крабов, морских звезд (Himmelman, Steele, 1971) и каланов (Estes et al., 1978). Знание основных экологических характеристик морских ежей, закономерностей их распределения, а также умение определять их видовой и размерный состав в рационе хищника по скелетным остаткам морских ежей необходимы для оценки их кормовых запасов, определения значения каждого вида в питании хищников. Обладание такой информацией позволяет прогнозировать численность хищников и возможные изменения в прибрежных сообществах.

Для академических направлений науки, таких как биология развития, гистология и биохимия, морские ежи имеют особую ценность, являясь классическим объектом исследования.

Целью исследования было установление видового состава морских ежей рода *Strongylocentrotus* морей России, выяснение закономерностей их распределения и распространения, основных экологических характеристик. В соответствии с целью были поставлены следующие **задачи**: провести ревизию и выяснить видовой состав морских ежей рода *Strongylocentrotus*, обитающих в морях России, дать детальное описание морфологии каждого вида; выяснить и проанализировать особенности вертикального распределения видов, их приуроченность к различным биотопам; определить границы географического распространения видов и проанализировать причины, определяющие их местонахождение.

Научная новизна. В работе предложен ряд нетрадиционных морфологических признаков, позволяющих быстро и надежно определять виды морских ежей рода *Strongylocentrotus*. Впервые представлен список видов, обитающих в морях России. Для каждого вида приводится развернутый анализ его основных экологических характеристик, связанных с условиями обитания: грунтом, температурой, соленостью и прибойностью. Впервые анализируются общие закономерности вертикального распределения и особенности распространения видов в различных географических районах в зависимости от их экологических особенностей. Впервые приводится детальная картина географического распро-

ления каждого вида и проводится попытка привязки местоположения границ их ареалов с локализацией пригодных для обитания водных масс, глубин и грунтов.

Практическое значение. Приведенная в работе информация, позволяющая с достаточной степенью достоверности определять видовую принадлежность морских ежей рода *Strongylocentrotus*, может применяться в экологических, биохимических, гистологических, зоологических и других фундаментальных исследованиях, связанных с морскими ежами. Применение данных по видовому составу и экологическим особенностям видов позволит повысить уровень морских биологических, а также экосистемных исследований. Приведенные в работе сведения о характере распределения и данных по экологии морских ежей необходимы при оценке кормовой базы ценного морского зверя калана, при планировании рационального промысла и культивирования важных в промысловом отношении видов морских ежей и проведении природоохранных мероприятий.

Апробация работы. Результаты исследования и основные положения работы доложены: на 2 Региональной конференции молодых ученых и специалистов Дальнего Востока (Петропавловск-Камчатский, 1983), 3 Региональной конференции молодых ученых и специалистов Дальнего Востока (Южно-Сахалинск, 1986), 4 Всесоюзной конференции по промысловым беспозвоночным (Севастополь, 1986), 6 Всесоюзном симпозиуме по иглокожим (Таллинн, 1987), 1 зональном совещании "Современное состояние, перспективы изучения, охраны и хозяйственного использования популяции калана Камчатской области (Петропавловск-Камчатский, 1987), 8 Всесоюзной конференции "Современные проблемы промысловой океанологии" (Ленинград, 1990), 5 Всесоюзной конференции по промысловым беспозвоночным (Минск, 1990).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 работ.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 126 страницах, имеет 24 рисунка, 14 таблиц. Список литературы насчитывает 143 названий, из них 44 на иностранных языках. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов и списка литературы.

Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основной материал был собран автором в 1979-1991 гг. в следующих экспедициях: Института биологии моря ДВО РАН (б. Витязь, Японское море, 1979 г.), Камчатского отдела Институ-

та биологии моря ДВО РАН (Авачинский залив, 1983-1984 гг., восточное побережье Камчатки и северных Курильских островов, 1985 г.), Тихookeанского института географии ДВО РАН (Амурский залив, Японское море, 1985 г.), ВНИРО (восточная Камчатка, 1987 г.), Камчатского отдела природопользования Тихookeанского института географии ДВО РАН (Командорские острова, 1986 г., восточная Камчатка, 1988 г., северные Курильские острова, 1989 г.), Камчатского отдела морской биологии и биотехнологии Тихookeанского океанологического института ДВО РАН (Берингово море, 1990 г., о.Сахалин, 1991 г.). Помимо собственных сборов, обработаны материалы экспедиций из коллекций Зоологического института РАН, Института океанологии РАН и Института биологии моря ДВО РАН. Всего за период исследования были просмотрены материалы с 916 станций - 29 293 образца. Из них было обработано по видам: *S. pallidus* - 9627 образцов. *S. droebachiensis* - 5130 образцов. *S. polyacanthus* - 10799 образцов. *S. intermedius* - 2376 образцов. *S. nudus* - 1370 образцов.

Работы на глубине до 30-35 м проводили с использованием легководолазного снаряжения. Гидробиологические разрезы закладывали перпендикулярно береговой линии. Минимальное суммарное число учтенных особей в пробе составляло 30-35. На глубине 35-250 м пробы отбирали гребешковой драгой шириной захвата 3,5 м и дночерпателем "Океан-0,25". Сетка станций охватывала большую часть побережья восточной Камчатки. Выполнено 605 гидробиологических станций. Гидрологические данные получены с использованием портативных дистанционных приборов для измерения параметров воды "Mark-5", "Horiba", а также батимерографа и гидрологических термометров. Морфологический анализ выполняли на сухих и фиксированных в спирте или формалине экземплярах. Для установления видовой принадлежности морских ежей было исследовано строение зубов и первичных игл, подсчитывали число ребер на первичных иглах, количество интерамбулакральных и амбулакральных бугорков и количество пар пор на панцире.

В соответствии с физическими характеристиками совокупностей станций по каждому виду отмечали распределение морских ежей в зависимости от факторов среды: грунта, солености и температуры воды в различных географических районах. Выделяли три основных типа грунта: 1 - твердый, гравинеподвижный (скалы, валуны, крупные булыжники и камни); 2 - смешанный, с грави-подвижными фракциями (скла, гравий, камни, галька, ракуша, ил,

песок в различных вариантах и соотношениях); 3 - мягкий, грави-подвижный (ил, песок, глина в различных соотношениях). Частоту встречаемости вида на каждом типе грунта вычисляли в процентах от общего количества станций в интервалах глубин 0-10, 10-20, 20-30, выше 30 м для открытого побережья и 0-5, 5-15, 15-20 м для закрытого побережья. Для анализа батиметрического распределения видов подсчитывали случаи обнаружения животных на всех глубинах с интервалом 25 м. Вычисление средних значений для различных параметров и их сравнение производили по стандартным статистическим формулам (Лакин, 1990) при уровне значимости $P \leq 0,05$.

При анализе встречаемости различных видов вдоль побережья восточной Камчатки и прилегающих акваторий (Командорские и северные Курильские острова) на исследованном скалистом побережье, где обнаружены поселения морских ежей, выделяли 4 биотопа: I - открытый океанический или морской берег, северные входные мысы бухт; II - полузакрытые бухты, южные входные мысы бухт, открытые участки в районе небольших рек; III - устьевые участки закрытых бухт, полузащищенные отмелые участки в районе небольших рек; IV - кутовые и средние участки закрытых бухт. При классификации участков использовали следующие критерии: степень прибойности (открытость участка), температура и соленость воды в период гидрологического лета, а также количественное соотношение различных видов морских ежей, обитающих на данном участке. Градацию гипоосмоустойчивости видов проводили с использованием классификации Н.В.Аладина (1986).

Глава 2. СИСТЕМА МОРСКИХ ЕЖЕЙ РОДА STRONGYLOCENTROTUS МОРЕЙ РОССИИ

Приводится описание строения основных известковых частей тела морских ежей, которые в дальнейшем обсуждаются как несущие основную таксономическую нагрузку. Перечисляются основные традиционные морфологические признаки и их недостатки. Предлагается ряд новых признаков, заключающих в себе детальное описание традиционно используемых, а также обычно игнорируемых в систематике морфологические структуры: окраска панциря и игл, строение педицеллярий и вторичных зубных пластин, общий вид и пропорции зубов, форма и внешняя микроскульптура продольных ребер первичных игл.

Видовой состав морских ежей рода *Strongylocentrotus* в морях России. Детальный анализ имеющегося в распоряжении об-

ширного материала на основе перечисленных признаков позволил провести ревизию видов морских ежей рода *Strongylocentrotus* в морях России (табл.1).

Преобладающий в таксономии иглокожих в 20-50-х годах нашего столетия "дробительный" подход и отсутствие надежных видовых морфологических критериев привели к выделению многочисленных самостоятельных видов на основе незначительных отличий в строении и окраске животных. Поэтому основным результатом выполненного мной анализа было сведение в синонимы нескольких видов, подвидов и форм; кроме того, было уточнено массовое неправильное определение ряда видов. *S. sachalinicus*, *S. echinoides*, *S. droebachiensis f. pallida*, *S. droebachiensis sachalinica*, рассматриваемые А.Агассисом и Х.Кларком (Agassiz, Clark, 1907), А.М.Дьяконовым (1933, 1938, 1949, 1952, 1958а, 1958б), Т.Мортенсеном (Mortensen, 1943), З.И.Барановой (1957, 1962) и другими авторами как самостоятельные виды и подвиды, а также недавно установленный вид *S. golikovi* (Баранова, 1977) в действительности оказались представителями широко распространенного *S. pallidus* (Sars), что подтверждается и выводами М.Йенсен (Jensen, 1974). Группы особей, обозначенные как *S. chlorocentrotus* (Brandt, 1835), *S. polyacanthus apicimagis* и *S. djakonovi* (Баранова, 1957, 1977), без сомнения следует идентифицировать как *S. droebachiensis* (O.F.Müller), хотя два последних названия были безосновательно сведены М.Йенсен (Jensen, 1974) к *S. polyacanthus* A.Agassiz et Clark. С другой стороны, особи, отнесенные А.А.Шорыгиным (1926, 1928), А.М.Дьяконовым (1933, 1938, 1949, 1952) и другими авторами к *S. droebachiensis*, были переопределены мной как *S. pallidus* (Sars), подвид *atrovioletaceus* в действительности оказался принадлежащим *S. droebachiensis* (O.F.Müller), а *S. droebachiensis* в понимании З.И.Барановой оказался смесью этих двух видов. Детальный морфологический анализ, а также данные биохимических исследований (Татаренко, Полтораус, 1988) вида *S. pulchellus*, считавшегося длительное время сомнительным (A.Agassiz, Clark, 1907; Дьяконов, 1938, 1939, 1949, 1958а, 1958б; Mortensen, 1943; Баранова, 1957, 1962, 1971; Jensen, 1974) дают основание рассматривать его как младший синоним *S. intermedius* (A.Agassiz), что доказывает и В.С.Левин с соавторами (Левин, Бакулин, 1984; Левин, Найденко, 1990). Таким образом, вдоль побережья морей России встречаются пять представителей рода *Strongylocentrotus*: *S. pallidus* (Sars), *S. droebachiensis* (O.F.Müller), *S. polyacanthus* A.Agassiz

Таблица 1. Система морских ежей рода *Strongylocentrotus* морей России

Литературные данные		Собственные данные
Jensen, 1974	Дьяконов, 1933, 1938, 1949, 1952, 1958а, б; Шорыгин, 1926, 1928; Mortensen, 1943	Баранова, 1957, 1962, 1973, 1977
<i>S. droebachiensis f. pallida</i>	<i>S. pallidus</i>	
<i>S. droebachiensis sachalinica</i>	<i>S. golikovi</i>	
<i>S. sachalinicus</i>	<i>S. sachalinicus</i>	
<i>S. echinoides</i>	<i>S. echinoides</i>	
?	<i>S. droebachiensis</i>	<i>S. droebachiensis</i>
<i>S. droebachiensis</i>	<i>S. droebachiensis f. atrovioletaceus</i>	<i>S. chlorocentrotus</i>
		<i>S. polyacanthus apicimagis</i>
		<i>S. djakonovi</i>
		<i>S. polyacanthus</i>
<i>S. intermedius</i>		<i>S. intermedius</i>
<i>S. pulchellus</i>		<i>S. pulchellus</i>
<i>S. nudus</i>		<i>S. nudus</i>

et Clark, *S. intermedius* A. Agassiz и *S. nudus* (A. Agassiz). Среди нескольких тысяч просмотренных морских ежей из данного региона не было обнаружено ни одной особи *S. franciscanus* (A. Agassiz), что свидетельствует об ошибочности суждения американских авторов (McCaley, Carey, 1967), процитированного позже М. Йенсен (Jensen, 1974) и некоторыми другими авторами, о широком распространении этого вида вдоль тихоокеанского побережья Азии.

Глава 3. МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ВИДОВ

В главе после списков синонимии приводится детальное описание таксономических признаков каждого вида, включающего в себя окраску, форму и диапазон максимальных размеров панциря, расположение и количество пар пор, пропорции игл, количество первичных игл в амбулакральном и интерамбулакральных рядах, количество и строение ребер в первичных иглах, строение трех типов педицеллярий, общая морфология зубов и вторичных зубных пластин. Приводится дифференциальное описание каждого вида. Для облегчения определения видов описания основных таксономических критериев сведены в таблицу, снабженную рисунками.

Глава 4. ГЛУБИНА ОБИТАНИЯ

Strongylocentrotus pallidus. Этот вид обладает самым широким диапазоном вертикального распределения по сравнению с другими представителями рода - он встречается от литорали до верхней батиали. Нижняя граница обитания широко варьирует в разных морях - от 120 м в море Лаптевых до 819 м в Ледовитом океане и 800 м в районе Курильских островов. Многочисленные сборы в разных морях свидетельствуют, что в умеренных водах он предпочитает глубины от 25-50 до 150-250 м, с небольшими вариациями в разных районах. Однако в окраинных арктических морях, вдоль северной границы ареала (Земля Франца-Иосифа, о. Шпицберген, Карское море, Новая Земля, море Лаптевых), а также в Белом море наблюдается заметное увеличение частоты находок вида в верхней сублиторали и даже на литорали. Противоположная тенденция наблюдается у южной границы ареала - в южной части Японского моря. Здесь вид почти не встречается в верхней сублиторали, опускаясь до глубин 60-70 м и ниже. На самой границе ареала он обнаружен лишь в интервале глубин 235-370 м.

Strongylocentrotus droebachiensis. Наиболее часто заселяет верхние горизонты сублиторали до глубины 30-40, реже до 50 м. Отчетливо эта закономерность прослеживается в восточно-азиатской части ареала, где известны только единичные находки вида на больших глубинах - до 61-76 м и в юго-западных районах Баренцева моря. Тем не менее, нижняя граница обитания вида в Баренцевом и Карском морях опускается глубже, и его находки на глубине свыше 100 м становятся закономерностью. Это особенно заметно в районах севернее 70° с.ш., где количество находок вида на мелководьях побережья Новой Земли, Земли Франца-Иосифа и о. Шпицберген резко уменьшается. Таким образом, вдоль Восточного побережья Евразии *S. droebachiensis* характеризуется как типичный верхнесублиторальный вид, тогда как вдоль ее северо-западных берегов при неизменном предпочтении заселения мелководий, зона обитания вида значительно расширяется. По мере приближения к северным границам ареала в морях западной Евразии вид чаще приурочен к горизонтам нижней сублиторали и верхней батиали.

Strongylocentrotus polyacanthus. Имеет явную тенденцию к заселению нижней литорали и верхних горизонтов сублиторали до глубин 30-40 м, причем нижняя граница распространения вида в различных районах несколько варьирует, не опускаясь, как правило, глубже 50 м. С увеличением глубины частота находок вида снижается. Как показал ряд последних находок вида, на глубинах, значительно превышающих зону его обычного распределения (57-280 м), он встречается крайне редко.

Strongylocentrotus intermedius. Наибольшее количество находок приурочено к верхним горизонтам сублиторали, до глубины 25 м. С увеличением глубины количество находок резко сокращается. Имеющиеся в литературе данные по этому виду основаны преимущественно на находках в зоне литорали и верхней сублиторали, до глубины 10-40 м. Однако известны и более глубоководные (до 60-225 м) находки вида из разных частей ареала, причем в литературе они, как правило, связаны с определением особей как *S. pulchellus* (младший синоним *S. intermedius*). Таким образом, *S. intermedius* является типичным верхнесублиторальным видом, чаще обитающим до глубины 25-40 м и редко встречающимся до 150-225 м.

Strongylocentrotus nudus. Согласно полученным данным, зона обитания в северо-западной части ареала представлена весьма узким диапазоном глубин: подавляющее количество его находок

ограничено 25-метровой изобатой. Однако имеются свидетельства обнаружения вида и на больших глубинах: 80 м (Agassiz, Clark, 1907), 40-60 м (Фадеев, Ивин, 1985). Многие авторы приводят широко распространенное мнение о более широком диапазоне глубин обитания: 0-180 м. Более определенным является заявление С.Нисимуры (Nishimura, 1966), по данным которого *S. nudus* обитает на глубине 150-250 м возле западного побережья Японии. Это дает основание полагать, что в южных частях своего ареала вид значительно расширяет диапазон глубин обитания, опускаясь в нижнюю сублитораль.

Глава 5. ЭКОЛОГИЯ

Грунты Анализ частоты встречаемости видов морских ежей в сублиторали различных типов побережья восточной Камчатки показывает, что на открытом побережье (1-2 биономический тип сублиторали - по: Лукин, 1982) на глубине 0-10 м *S. polyacanthus*, *S. droebachiensis* и *S. pallidus* заселяют почти исключительно твердые субстраты: скалы, валуны, камни, избегая грунты с мелкими фракциями. С увеличением глубины с 10 до 30 м спектр заселяемых ими грунтов расширяется: морские ежи, помимо твердых субстратов, встречаются и на смешанных грунтах, представленных заиленными скалами, камнями с песком, ракушей или гравием. На участках с песчаными, илистыми грунтами *S. polyacanthus* и *S. droebachiensis* не обнаружены, а *S. pallidus* встречается крайне редко. На закрытых участках побережья (4-5 биономический тип сублиторали) морские ежи заселяют как твердые, так и смешанные грунты уже на 0-5 м, и с увеличением глубины тенденция к предпочтению животными скалистых берегов ослабевает. На глубине 15-20 м морские ежи обнаружены исключительно на смешанных грунтах, что обусловлено отсутствием здесь твердых субстратов вследствие интенсивного осадконакопления. На мягких грунтах (ил, песок, песчанистый ил) в редких случаях обнаружен лишь *S. droebachiensis* на глубине 5-15 м.

Сходный анализ, проведенный по всем рассматриваемым видам в пределах их ареалов безотносительно к типу побережья, свидетельствует, что тенденция к расширению спектра заселяемых грунтов с глубиной в той или иной мере присуща каждому виду. Тем не менее у *S. droebachiensis*, *S. intermedius* и, особенно, у *S. pallidus*, чаще других встречающихся на глубине выше 30 м, эта тенденция проявляется более ярко. Чаще, чем другие виды, они обитают и на малоприбойных участках, что сказывается на

расширении спектра заселяемых ими грунтов уже на глубине 10-20 м. На глубине выше 30 м, где воздействие прибоя незначительно, эти виды чаще, чем на других типах грунта, обнаружены на смешанных субстратах. Два других вида - *S. polyacanthus* и *S. nudus* редко встречаются на больших глубинах и предпочитают селиться на открытых участках побережья, причем *S. nudus* - на прибойных морских, реже на закрытых, а *S. polyacanthus* - на океанических, где степень прибойности выше. Ввиду малочисленности находок обоих видов на глубине выше 30 м данные по встречаемости на грунтах недостоверны, однако *S. nudus*, как и *S. polyacanthus*, чаще обнаружен там на смешанных и мягких грунтах.

Наглядную картину различий в эдафических особенностях видов дает анализ объединенных частот встречаемости видов по грунтам (рис.1).

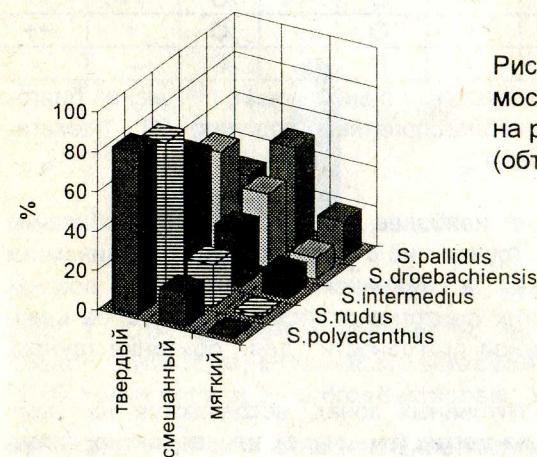


Рис. 1. Частота встречаемости видов морских ежей на разных типах грунта (объединенные данные)

Исследованные виды морских ежей можно разделить на три группы: первая - *S. polyacanthus* и *S. nudus* - стеноэдафичные, литофильные виды, предлагающие заселять мелководные прибойные участки; вторая группа - *S. intermedius* и *S. droebachiensis* - проявляющие черты эвриэдафичности виды, обитающие как в турбулентных и слаботурбулентных мелководных, так и в глубоководных биотопах; третью группу представляет один *S. pallidus*, который проявляет хорошо выраженные черты эвриэдафичности

с незначительным предпочтением смешанных грунтов, населяющих глубоководные, слаботурбулентные биотопы.

Оценивая биологические причины предпочтаемости видами различных типов субстрата, можно выделить четыре основных аспекта воздействия характера грунта на жизнедеятельность правильных морских ежей: обеспеченность пищей, условия прикрепления, воздействие подвижных частиц, условия оседания и выживания молоди (табл. 2).

Таблица 2. Характер условий обитания морских ежей на грунтах разного типа в мелководной и глубоководной зонах

Тип грунта	Условия							
	Питания		Прикрепления		Защиты от подвижных частиц		Оседания и выживания молоди	
	мелк	глуб	мелк	глуб	мелк	глуб	мелк	глуб
Твердый	++	+	++	O	++	O	++	++
Смешанный	+	++	+	O	-	O	+	++
Мягкий	-	+	-	O	-	O	-	-

Примечание. "++"- благоприятные условия; "+"- менее благоприятные условия; "-"- неблагоприятные условия; "O"- лимитирующий фактор отсутствует.

В турбулентной зоне наиболее благоприятны для обитания этих животных твердые грунты, но с ослаблением гидродинамики при увеличении глубины и снижением лимитирующего воздействия чисто механических факторов происходит некоторое нивелирование потенциальной пригодности для обитания грунтов разного типа.

Виды, обитающие в глубинных зонах, встречаются на твердых грунтах реже, чем на мягких (см. рис. 1), что, вероятно, связано со слабым распространением там скалистых субстратов.

Таким образом, на фоне различий в эдафических особенностях видов, обусловленных степенью гидродинамики предпочитаемых ими биотопов, проявляется единая закономерность: в мелководной зоне открытого побережья, наиболее сильно подверженной воздействию прибоя и прибрежных течений, особи всех изученных видов проявляют себя как ярко выраженные литофилы; по мере уменьшения турбулентности воды на защищенных участках и с увеличением глубины эти животные расширяют диапазон избираемых грунтов, больше тяготея к заселению

смешанных, сочетающих благоприятные для них свойства твердых и мягких грунтов.

Зависимость распределения видов от гидрологических условий Верхнебореальные районы северо-западной Пацифики.

Анализ данных по встречаемости видов морских ежей в выделенных биотопах свидетельствует, что на участках открытого побережья I и II типов на глубине 0-20 м среди других видов доминирует *S. polyacanthus* (рис. 2).

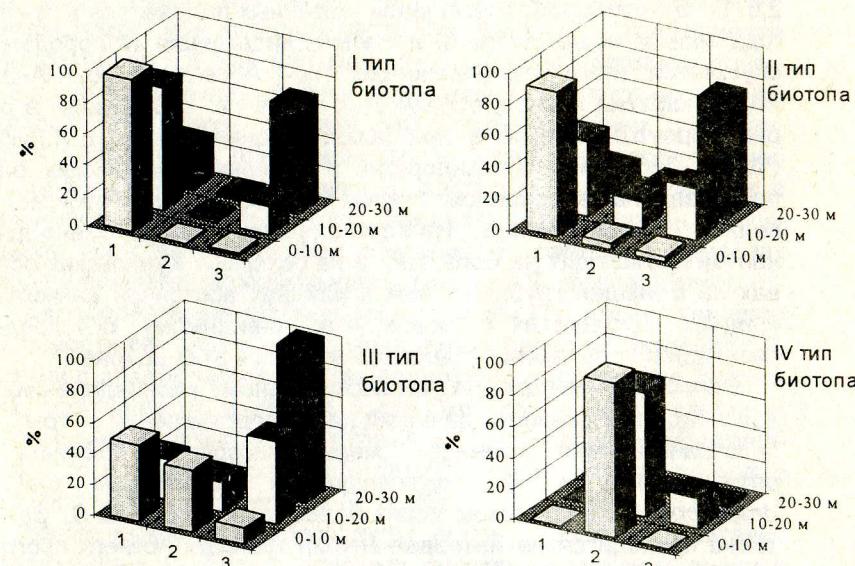


Рис. 2. Относительное количество особей морских ежей на разной глубине (м) верхней сублиторали восточной Камчатки.

1 - *S. polyacanthus*; 2 - *S. droebachiensis*; 3 - *S. pallidus*

На участках III типа относительное количество этого вида снижается, а на мелководьях IV типа он исчезает. Противоположная тенденция наблюдается в расселении *S. droebachiensis* - он преобладает в закрытых бухтах (IV тип), и его встречаемость снижается с приближением к открытым приглубым участкам океанического побережья. По мере увеличения глубины во всех биотопах *S. polyacanthus* и *S. droebachiensis* постепенно замещаются более глубоководным *S. pallidus*. Глубина смены доминирующих видов морских ежей, которая находится на 20-30 м в I и II типах и 10-20 м в III типе биотопов, тесно связана с положением летнего термоклина. В соответствии с тем, что термоклин поднимается по

мере увеличения защищенности берега, было бы логично ожидать смену доминантов в биотопе IV типа на глубине 10-15 м. Однако этого не происходит, что, по-видимому, обусловлено резким падением содержания кислорода, начинающимся на этих глубинах, что препятствует расселению видов вглубь.

На открытом побережье *S. pallidus* доминирует на глубинах, соответствующих положению холодного промежуточного слоя (от 30-50 до 200-300 м) с соленостью 33-34 ‰ и температурой -0,9-2,8 °C. В этом слое флюктуации указанных параметров в течение года весьма незначительны и степень насыщения кислородом не опускается ниже 50% (Иваненков, 1964; Арсеньев, 1967). Аналогичная картина распределения этих видов на о. Симушир в районе б. Броутона получена при использовании данных В. И. Лукина (1979). Побережья Командорских и северных Курильских о-вов представлены в основном I типом биотопа, который избегает заселять *S. droebachiensis*. На Командорских островах смена доминантов происходит на большей, а на северных Курильских островах на меньшей глубине, чем в районах восточной Камчатки и средних Курильских островов, что, по-видимому, обусловлено разницей в положении летнего термоклина в этих районах.

Сопоставление данных по вертикальному распределению видов с гидрологическими данными дает представление о том, что пространственная граница смены массового обитания *S. droebachiensis* и *S. polyacanthus* в Беринговом или *S. droebachiensis* в Охотском морях более глубоководным *S. pallidus* также приходится на интервал глубин границы летнего прогрева поверхностного слоя. Находки *S. droebachiensis* в Охотском и Беринговом морях, как и в районах восточной Камчатки и северных Курильских о-вов, в массе приурочены к биотопам IV типа и в меньшей степени к биотопам I-II типа.

Уникальным биотопом, где обнаружены плотные скопления *S. droebachiensis*, является б. Кратерная (о. Янкича, Курильские о-ва). Вулканическая активность, проявляясь в этой закрытой бухте, обуславливает специфичность физико-химических характеристик водной массы.

Бореальные районы Баренцева моря. Проводится развернутый анализ распределения *S. droebachiensis* и *S. pallidus* в зависимости от гидрологии на основе использования собственных и литературных данных. Подчеркиваются общие черты с распределением этих видов в дальневосточных морях.

Арктические моря. В северной части Баренцева и западной части Карского моря (Земля Франца-Иосифа, Новая Земля), где практически круглый год температура воды в поверхностном слое отрицательная, *S. pallidus* чаще поднимается в верхнюю сублитораль, а *S. droebachiensis* становится очень редким и обитает на глубинах от 50 до 200 м. Очень сходно распределение этих видов в Белом море, несмотря на его своеобразный термический режим и пониженную соленость. На большей части акваторий азиатских арктических морей (восточная часть Карского, Лаптевых, Восточно-Сибирское и западная часть Чукотского) *S. droebachiensis* не встречается, а *S. pallidus* чаще обитает в сублиторальной зоне.

Верхне- boreальные районы Атлантики и северо-восточной Пацифики. На основе анализа литературных данных подчеркивается аналогичный обнаруженному в бореальных водах морей России характер распределения *S. pallidus* и *S. droebachiensis* в зависимости от гидрологических факторов. Отмечается относительное постоянство условий обитания *S. pallidus* в пределах ареала и большая вариабельность таковых *S. droebachiensis*.

Нижнебореальные приазиатские районы Пацифики. Характер зависимости вертикального распределения видов от температуры, сходный с отмеченным в высокобореальных и арктических акваториях, наблюдается в южной части Охотского моря и в северной части Японского моря, с тем отличием, что в верхней сублиторали вместо *S. polyacanthus* или *S. droebachiensis* появляются более теплолюбивые *S. intermedius* и *S. nudus*.

Экологические характеристики видов. Условия обитания каждого вида в наиболее типичных биотопах изученных районов ареала можно представить схемой, изображенной на рис. 3.

S. pallidus. В акватории бореальных морей в основном заселяет нижнесублиторальную и верхнебатиальную зону, которой присущи низкие температуры, высокая соленость и минимальная степень гидродинамики. В арктических районах поднимается в сублитораль, где может выдерживать небольшие локальные вариации солености воды. В Белом море подвергается незначительному гипосомотическому стрессу, и обитает при более широком диапазоне температур.

В целом вид можно охарактеризовать как эврибатный в пределах зоны сублиторали и верхней батиали, криофильный: термопатия от отрицательных температур до 3-5 °C, реже до 8-10 °C и стеногалинный: пределы осмоустойчивости от нормальной океанической до III барьера солености - 26-30 ‰ (по классифика-

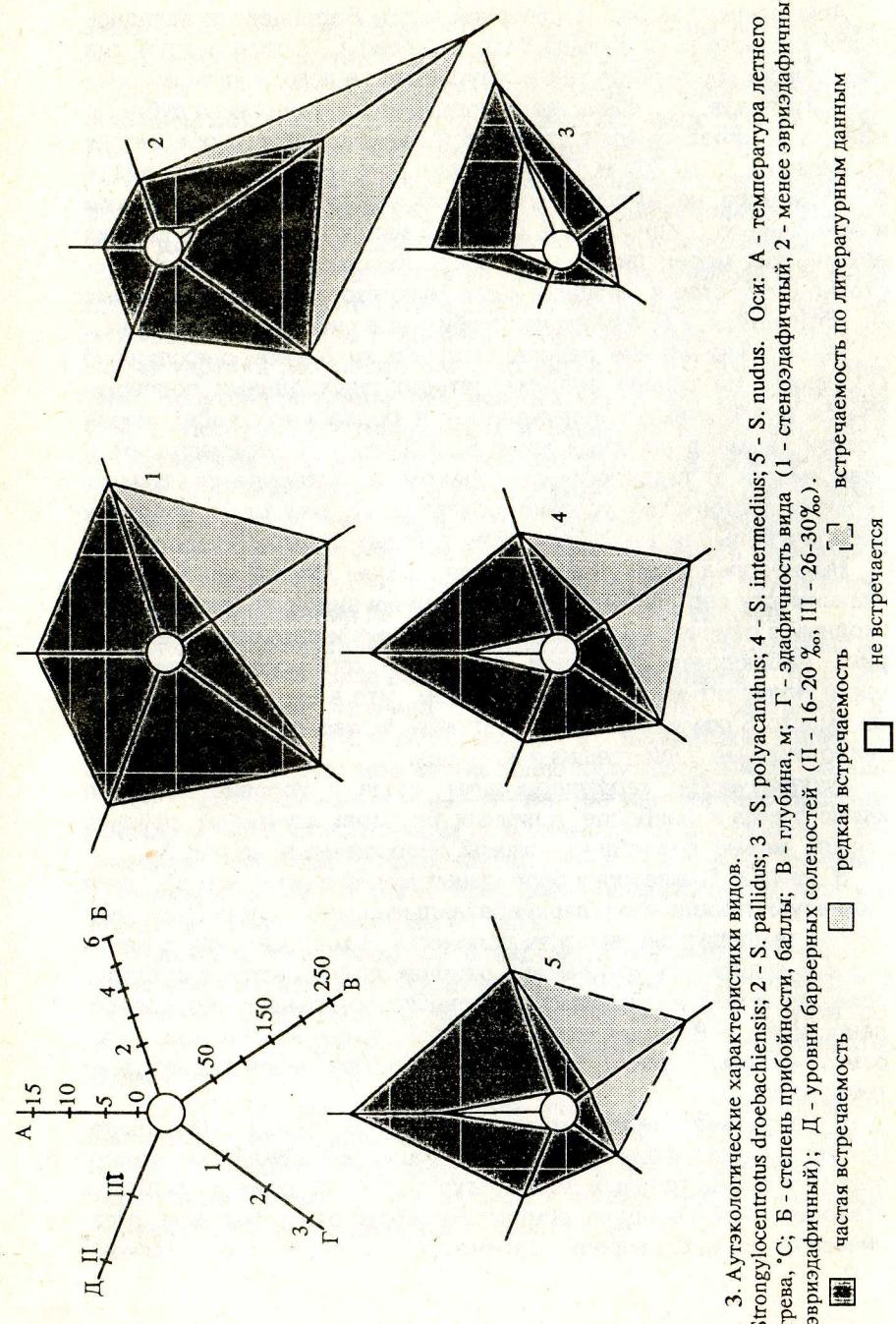


Рис. 3. Аутэкологические характеристики видов.
 1 - *S. droebachiensis*; 2 - *S. pallidus*; 3 - *S. intermedius*; 4 - *S. polyacanthus*; 5 - *S. ludius*. Оси: А - температура летнего прогрева, °С; Б - степень прибойности, баллы; В - глубина, м; Г - соленость (II - 16-20 ‰, III - 26-30 ‰).

кации Н.В.Аладина, 1986). Обитая в основном в слаботурбулентных зонах вид мало устойчив к воздействию прибоя: степень прибояности типичных местообитаний, как правило, не выше 1-2. Степень его эвриэдафичности, по сравнению с другими видами, более выражена, что напрямую связано со слабой гидродинамикой в его местообитаниях. В типичной зоне обитания (глубже 30 м) чаще обитает на смешанных грунтах, реже на мягких; на прибрежном мелководье, где встречается редко, проявляет черты литофила, заселяя твердые и, реже, смешанные грунты.

S. droebachiensis. В беринговоморском и курило-камчатском районе проявляет выраженные черты "бухтового" вида, предпочитая заселять малоприбойные мелководные акватории, хорошо прогреваемые летом и подвергающиеся периодическому опреснению. Эта тенденция в общем сохраняется и в Охотском море, имеющем в материковом прибрежье скорее континентальный гидрологический режим, однако вид способен заселять там и открытые прибою места.

Более эвритопный характер расселения вида наблюдается в boreальной зоне Баренцева моря, где он населяет участки побережья с различной морфологией и гидрологией, предпочитая, однако, более открытые акватории. Благоприятные для вида осмотические условия обусловливают более стеногалинные черты его баренцевоморской популяции. В специфических температурных условиях Баренцева моря, у границы с арктической зоной, вид проявляет устойчивую тенденцию к эврибатности в пределах сублиторали - верхней батиали. На больших глубинах он способен выдерживать малотипичные для него низкотемпературные условия. Эвритопность вида наиболее ярко проявляется в регионах, где он является единственным видом морских ежей в верхней сублиторали (северо-европейские моря, северо-американское побережье Атлантики, материковое побережье Охотского моря).

В целом вид можно охарактеризовать как преимущественно верхнесублиторальный, реже нижнесублиторальный. Эвритермичен в пределах условий высокобореальных районов. Оптимальный температурный диапазон (летние температуры) довольно широкий: от 3 ° до 15-17 °С. Он более эвригалинен по сравнению с другими видами, способен существовать в пределах солености от нормальной океанической до II барьерной солености (16-20 ‰) в условиях прибойности, варьирующей от 1 до 6 степени. На глубине до 30 м предпочитает твердые, реже смешанные грунты, свы-

ше 30 м - смешанные, реже мягкие. В целом проявляет черты эвриэдафичности.

S. polyacanthus. Наиболее стенобионтный вид, хорошо адаптированный к условиям открытого скалистого побережья верхнебореальных районов Азии с океаническим водным режимом. Избегает заселять защищенные, опресняемые и хорошо прогреваемые летом акватории. Типичный верхнесублиторальный стеногаличный вид, способен существовать лишь при солености воды, приближающейся к нормальной океанической. Оптимальный температурный диапазон (летние температуры) довольно узок - от 3-5 ° до 9-10 °C. Обитает на участках побережья с 3-6 степенью прибойности. Литофильный, стенозафичный вид, предпочитает заселять твердые грунты, более редко - смешанные.

S. intermedius. Хорошо адаптирован к различным условиям морского прибрежья низкобореальных районов Азии. Населяет участки побережья с разнообразной морфологией и гидрологическим режимом. Способен обитать в водоемах лагунного типа и на открытых акваториях. Преимущественно верхнесублиторальный вид, реже обитает в нижней сублиторали. Эвритермичен в пределах условий низкобореальных условий. Оптимальный температурный диапазон (летние температуры) - от 10-12 до 20-23 °C. По отношению к солености характеризуется как типично стеногаличный морской, редко встречается при условиях ниже барьерной солености (26-30%). Способен обитать на открытом побережье с прибойностью до 5 степени, но наиболее типичные местообитания не более 3-4 степени. На глубине до 30 м предпочитает твердые, реже смешанные грунты, свыше 30 м - смешанные, реже мягкие. В целом проявляет черты эвриэдафичности.

S. nudus. По экологическим характеристикам близок с *S. intermedius* и в районах совместного обитания населяет во многом аналогичные с ним биотопы, однако проявляет склонность к заселению более открытых районов и имеет некоторые особенности, придающие виду более стеногаличные черты. В северных районах ареала - ярко выраженный верхнесублиторальный вид, батиметрия ограничена глубиной 0-25 м. В южных районах способен опускаться до нижних горизонтов сублиторали. Более теплолюбив, оптимальный температурный диапазон от 14 до 25-26 °C. Гипоосмоустойчивость, по-видимому, аналогична таковой *S. intermedius*, в пределах от нормальной океанической до III барьерной солености (26-30%). Резистентен к воздействию прибоя, предпочитает места с повышенной гидродинамикой, 4-5 степени при-

бойности. В пределах северных районов ареала проявляет черты стенозафичного, литофильного вида, на мелководье преимущественно заселяет твердые грунты, реже - смешанные.

Различия в очертании графически представленных экологических характеристик видов (см. рис. 3) отражают закономерности их пространственного распределения. Так, среди наиболее холодноводных видов - *S. pallidus*, *S. droebachiensis* и *S. polyacanthus* эти различия наиболее заметны, что напрямую связано с ярко выраженной пространственной дифференциацией их биотопов, проявляющейся в районах совместного обитания видов. С другой стороны, более тепловодные *S. nudus* и *S. intermedius* близки по своим характеристикам, и предпочитаемые ими биотопы в значительной мере пространственно перекрываются. *S. droebachiensis* и *S. pallidus*, обладающие более широкими диапазонами устойчивости к различным факторам среды, имеют и большие протяженности ареалов по сравнению с другими, более стенобионтными видами.

Характер пространственного распределения видов. Наглядное представление о характере вертикального распределения изученных видов морских ежей на разных широтах дает концептуальная схема, построенная на основе обобщения полученных данных (рис. 4). В арктических морях на всех глубинах обитает *S. pallidus*, чаще встречающийся в верхней сублиторали; только в отдельных районах Карского, Белого и Чукотского морей помимо него единично встречается *S. droebachiensis*. В северных районах Баренцева моря *S. droebachiensis* встречается чаще, обитая в широком диапазоне глубин - от верхней сублиторали до верхней батиали. По мере прогревания поверхностного слоя по направлению к югу Баренцева моря, а также от Чукотского к северу Берингова моря, в верхней сублиторали *S. pallidus*, постепенно замещаясь *S. droebachiensis*, опускается в нижнюю сублитораль и верхнюю батиаль, где остается доминантой среди других видов на протяжении всей бореальной зоны.

S. droebachiensis на мелководье верхнебореальной зоны становится преобладающим. Он доминирует по всей акватории юго-западной части Баренцева моря, в Охотском море и на отдельных участках Берингова моря, восточной Камчатки и Курильской гряды в акваториях с континентальным гидрологическим режимом. В районах с преобладанием океанического водного режима в верхней сублиторали северо-западного побережья Тихого океана доминирует *S. polyacanthus*. По мере увеличения температуры

ЮГ

Японское море

Берингово — вост. побережье Камчатки
Курильские острова

Охотское море

Баренцево море

Арктические моря:
Лаптевых, Восточно-Сибирское, Белое, вост. часть Карского

СЕВЕР

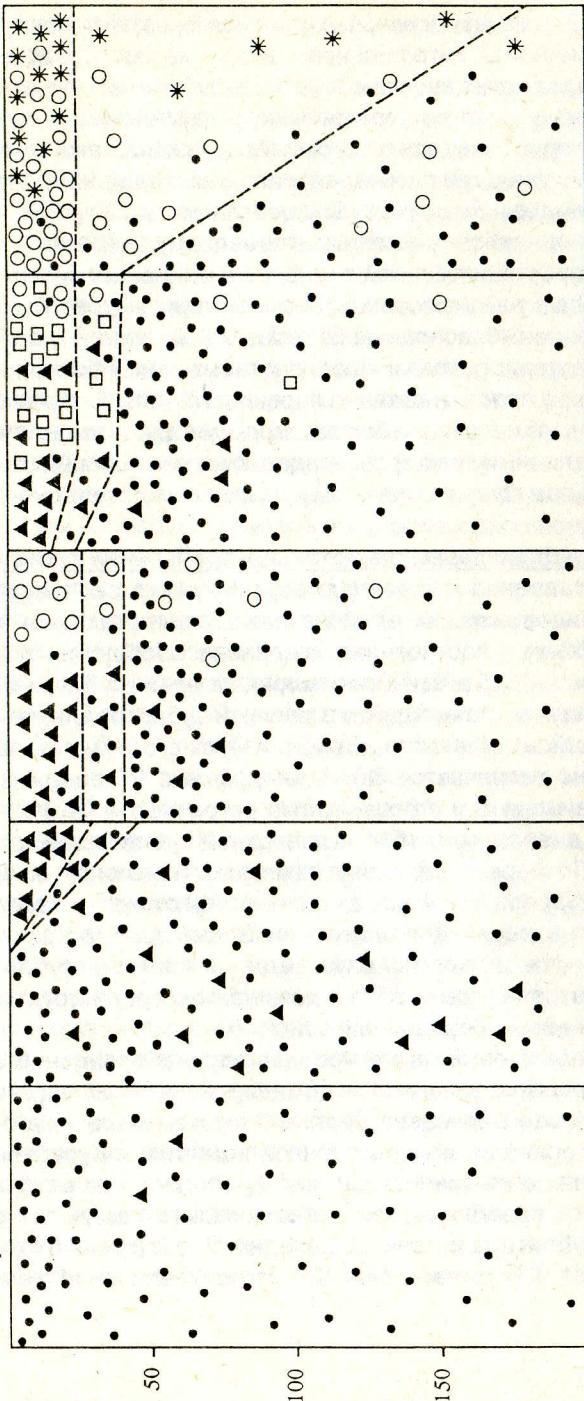


Рис. 4. Концептуальная схема вертикального распределения морских ежей рода *Strongylocentrotus* в морях России.
По вертикали — глубина, м.

• *S. pallidus* ▲ *S. droebachiensis* □ *S. polyacanthus* ○ *S. intermedius* * *S. nudus*
— границы массового распространения видов.

поверхностного слоя на границе с нижнебореальными районами — на юге Охотского моря, вдоль южных Курильских о-вов и в северной части Японского моря появляется *S. intermedius*. В прибрежье южных Курил он постепенно вытесняет *S. polyacanthus*, становясь доминирующим видом в этих районах в верхней сублиторали, реже опускаясь в нижние ее горизонты.

В центральных районах Японского моря в верхней сублиторали, совместно с *S. intermedius*, появляются массовые поселения самого тепловодного представителя рода — *S. nudus*, который южнее постепенно начинает доминировать на мелководье, и по мере прогревания более глубоких слоев воды, способен опускаться в нижние горизонты сублиторали. В верхнебореальных районах зона смены верхнесублиторальных видов на более глубоководный *S. pallidus* варьирует в различных районах в пределах 20-50 м в зависимости от глубины залегания нижней границы поверхности слоя. В Японском море, где к югу толщина слоя значительно увеличивается с одновременным повышением его температуры, верхняя граница массового обитания *S. pallidus* опускается, он становится более редким, и затем исчезает.

Глава 6. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Приводится детальное описание географического распространения каждого из изучаемых видов. В ряде случаев отмечается значительные расхождения с устоявшимися представлениями в расположении границ ареалов и их формой. Полученные данные проиллюстрированы картами. Проводится анализ местоположения границ ареалов видов и сопоставление их с локализацией пригодных для обитания каждого из них водных масс, глубин и грунтов.

ВЫВОДЫ

1. Корректное определение видовой принадлежности морских ежей рода *Strongylocentrotus* возможно лишь при использовании наряду с традиционными признаками (строение педицеллярий, количество бугорков на панцире, количество пар пор и т.д.) предлагаемых в данной работе признаков: морфологии зубов и вторичных зубных пластин, строения первичных игл.

2. Обработка собственных (около 26 тыс. экз.) и коллекционных (около 3 тыс. экз.) материалов показала, что в морях России обитают пять представителей морских ежей рода *Strongylocentrotus*: *S. pallidus*, *S. droebachiensis*, *S. polyacanthus*, *S. intermedius* и *S. nudus*.

3. Уточнено географическое распространение изученных видов. *S. pallidus* распространен вдоль побережья России от Баренцева моря до центральной части Японского моря. *S. droebachiensis*, вопреки устоявшемуся мнению, крайне редко встречается в Белом, Чукотском и Карском морях, не обнаружен в море Лаптевых и Восточно-Сибирском море, на Командорских о-вах. В северо-западной Пацифике он опускается к югу лишь до о-вов Симушир и Сахалин. Таким образом, нет оснований считать этот вид циркумполярным. *S. polyacanthus* распространен от б. Провидения вдоль побережья Берингова моря, восточной Камчатки, Командорских и Курильских о-вов до северных берегов Японии, обнаружен в северо-западной части Охотского моря и в зал. Терпения (о. Сахалин). *S. intermedius* распространен вдоль побережья Японского моря и южной части Курильской гряды. На север он поднимается до северной части Татарского пролива, вдоль восточного Сахалина до зал. Терпения и до о-вов Итуруп и Уруп. *S. nudus* распространен вдоль южной и центральной частей побережья Японского моря. Севернее он встречается на о. Монерон, вдоль побережья северного Приморья до 43-44° с.ш. и вдоль южных Курильских островов.

4. Основные экологические характеристики изученных видов следующие. *S. pallidus* - эврибатный вид, в арктических морях чаще обитает в сублиторали, в boreальных - в нижней сублиторали и верхней батиали. Криофильный вид, оптимальная летняя температура не выше 3-5°. Гипоосмоустойчивость до III барьера солености. Степень прибойности типичных местообитаний не выше 1-2. *S. droebachiensis* - в основном верхнесублиторальный вид, в северо-западной Атлантике эврибатен. В дальневосточных морях заселяет закрытые акватории, в других частях ареала более эвритопичен. Эвритермичен в пределах условий высокобореальных морей, оптимальная летняя температура от 3 до 15-17°. Гипоосмоустойчивость до II барьера солености. Степень прибойности от 1 до 6. *S. polyacanthus* - верхнесублиторальный, стено-термный вид, оптимальная летняя температура от 3 до 10°, степеногалинный вид. Степень прибойности от 3 до 6. *S. intermedius* - преимущественно верхнесублиторальный вид, реже обитает в нижней сублиторали. Эвритермичен в пределах условий низкобореальных морей, оптимальная летняя температура 10-23°. Гипоосмоустойчивость до III барьера солености. Степень прибойности от 1 до 5. *S. nudus* - в северных районах ареала верхнесублиторальный вид, в южных может опускаться в нижние горизонты

сублиторали. Более теплолюбив, оптимальная летняя температура от 14 до 25-26°. Гипоосмоустойчивость до III барьера солености. Степень прибойности от 1 до 5.

5. Виды, в основном обитающие в условиях высокой турбулентности воды (*S. polyacanthus*, *S. nudus*) стеноэдафичны по отношению к твердым грунтам. Виды, типичные местообитания которых слаботурбулентны (*S. pallidus*) более эвриэдафичны. Эвритурбулентные виды (*S. droebachiensis*, *S. intermedius*) по отношению к грунтам занимают промежуточное положение.

6. Особи всех изученных видов на мелководье открытого побережья проявляют литофильные черты. С уменьшением турбулентности воды на защищенных участках и (или) с увеличением глубины они расширяют диапазон избираемых грунтов, чаще заселяя смешанные, сочетающие благоприятные для жизнедеятельности свойства мягких и твердых грунтов.

7. Глубина замещения верхнесублиторальных, более тепловодных *S. droebachiensis*, *S. polyacanthus*, *S. intermedius*, *S. nudus* более глубоководным и холодолюбивым *S. pallidus* в boreальных морях коррелирует с положением границы летнего прогрева поверхностного слоя. К северу по мере уменьшения толщины и полного изчезновения поверхностного слоя, верхняя граница массового обитания *S. pallidus* поднимается к поверхности, и этот вид "вытесняет" *S. droebachiensis*. К югу, где толщина поверхностного слоя по мере прогревания воды увеличивается, зона замещения *S. intermedius* и *S. nudus* на *S. pallidus* расширяется.

8. Биотопы видов, экологические характеристики которых значительно различаются (*S. pallidus*, *S. droebachiensis*, *S. polyacanthus*), в районах совместного обитания пространственно разобщены. Биотопы видов, имеющих близкие экологические характеристики (*S. intermedius*, *S. nudus*), в районах совместного обитания пространственно перекрываются.

9. Более эврибионтные виды *S. droebachiensis* и *S. pallidus* имеют более обширные ареалы по сравнению с другими, более стенобионтными.

По материалам диссертации опубликованы следующие работы:

1. Бажин А.Г. Закономерности пространственного распределения массовых видов иглокожих в бухте Витязь Японского моря // Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование

и охрана: Тез. 2 рег. конф. мол. ученых Дальн. Востока. Владивосток. 1983. С. 4.

2. Бажин А.Г. Морские ежи рода *Strongylocentrotus* шельфа Курильских, Командорских островов, Восточной Камчатки и Берингова моря // Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана: Тез. докл. 3 рег. конф. мол. ученых Дальн. Востока. Южно-Сахалинск. 1986. С. 4.

3. Бажин А.Г. Новые видовые признаки морских ежей рода *Strongylocentrotus* // Проблемы филогении и систематики иглокожих: Тез. 6 Всесоюзного симп. по иглокожим. Таллинн. 1987. С. 4-5.

4. Бажин А.Г. Экология и распределение морских ежей на мелководьях Восточной Камчатки // Совр. состояние, перспективы изучения, охраны и хоз. использ. популяции калана Камчатской области. Петропавловск-Камчатский. 1987. С. 36-39.

5. Бажин А.Г. Таксономическое значение морфологии зубов морских ежей рода *Strongylocentrotus* // Гидробиологические исследования в Авачинской губе. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С.69-76.

6. Бажин А.Г., Ошурков В.В. Экология, распределение и перспективы хозяйственного использования морских ежей рода *Strongylocentrotus* в прибрежных водах восточной Камчатки // 4 Всесоюзная конференция по промысловым беспозвоночным: Тез. докл. М.: 1986. С. 323-324.

7. Бажин А.Г., Ошурков В.В. Морской еж *Strongylocentrotus polyacanthus* шельфа восточной Камчатки: распределение, запасы // 5 Всесоюзная конференция по промысловым беспозвоночным: Тез. докл. М.: 1990. С. 160-161.

8. Бажин А.Г., Ошурков В.В., Архипова Е.А. Правильные морские ежи шельфа Восточной Камчатки: экология и обилие // Современные проблемы промысловой океанологии: Тез. 8 Всесоюзная конференция по промысловой океанологии, Ленинград, 15-19 октября 1990 г. Л. 1990. С.38-39.

9. Bazhin A.G. The sea urchin fishery in Kamchatka: Current conditions and problems // Can. Journ. Fish. Aquat. Sci. (In press).

Александр Гертрудович БАЖИН

ВИДОВОЙ СОСТАВ, УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ
И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МОРСКИХ ЕЖЕЙ
РОДА **STRONGYLOCENTROTUS** МОРЕЙ РОССИИ

Автореферат

Лицензия № 040II18 от 15.10.91 г. Формат 60x84/16.
Подписано к печати 17.II.95 г. Печать офсетная.
Усл.п.л. 1,5. Уч.-изд.л. 1,72. Тираж 100 экз. Заказ 332.
Отпечатано в типографии издательства "Дальнаука" ДВО РАН
690041, г. Владивосток, ул. Радио, 7