

Ю.Э.Брегман

**К ИЗУЧЕНИЮ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ
И РОСТА СЕРОГО МОРСКОГО ЕЖА
STRONGYLOCENTROTUS INTERMEDIUS (A.AGASSIZ)
У СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ЯПОНСКОГО МОРЯ**

Серый морской еж *S.intermedius* широко распространен в сублиторали Японского моря, у берегов Сахалина, у южных Курильских островах и в прибрежных водах северных японских островов. Обитает преимущественно на каменистых, галечных, реже – на песчаных и песчано-илистых грунтах. В качестве пищи взрослые ежи предпочитают ламинарию и другие бурые водоросли.

С начала 90-х гг. нашего столетия в связи с поставками икры в Японию объемы промысла этого вида в российских водах, а именно у северо-западного побережья Японского моря и у Курильских островов, резко возросли и возникла угроза истощения его запасов. Между тем демографические параметры – размерно-возрастная структура скоплений и характеристики роста серого ежа, без знания которых невозможно правильно рассчитать объемы допустимого вылова, известны лишь для заливов Посъета (Брегман, 1971) и Восток (Селин, Черняев, 1992; Селин, 1993) и вряд ли огульно могут быть распространены на иные районы ввиду возможной специфичности их природных условий.

Настоящая статья в основном посвящена выявлению возрастной структуры, количественных закономерностей группового роста и максимальной продолжительности жизни морских ежей *S. intermedius*, обитающих у северо-западного побережья Японского моря на участке от мыса Поворотного до зал. Ольги.

Размерную структуру пяти скоплений ежа в местах расположения его естественных питомников (рис. 1) исследовали в апреле–мае 1998 г. с борта НИС «Гастелло». Массовые пробы объемом от 326 до 794 экз. неселективно были отобраны водолазным способом в закрытых бухтах и у открытого побережья (табл. 1). Ежей промеряли по наибольшей высоте и диаметру панциря штангенциркулем с точностью ± 1 мм, живую массу тела определяли с точностью ± 1 г. Возрастную структуру скопления выявляли расщеплением полимодальных распределений при шаге 2 мм с помощью вероятностной бумаги (Harding, 1949; Cassie, 1954). Ограниченность этого метода (Ebert, 1973) была преодолена использованием проб с доминированием молодых быстрорастущих ежей диаметром 15–44 мм: в таких выборках трансгрессия смежных когорт еще не столь велика и определение количества и численных пропорций последних затруднений не вызвало. Например, в скоплении ежа у мыса Ост-

ровного выявлено 5 когорт, относительная численность которых составляла $4,7 - 2,0 = 2,7 \%$, $13,4 - 4,7 = 8,7 \%$, $89,5 - 13,4 = 76,1 \%$, $96,97 - 89,5 = 7,47 \%$, $99,0 - 96,97 \approx 2 \%$ (рис. 2).

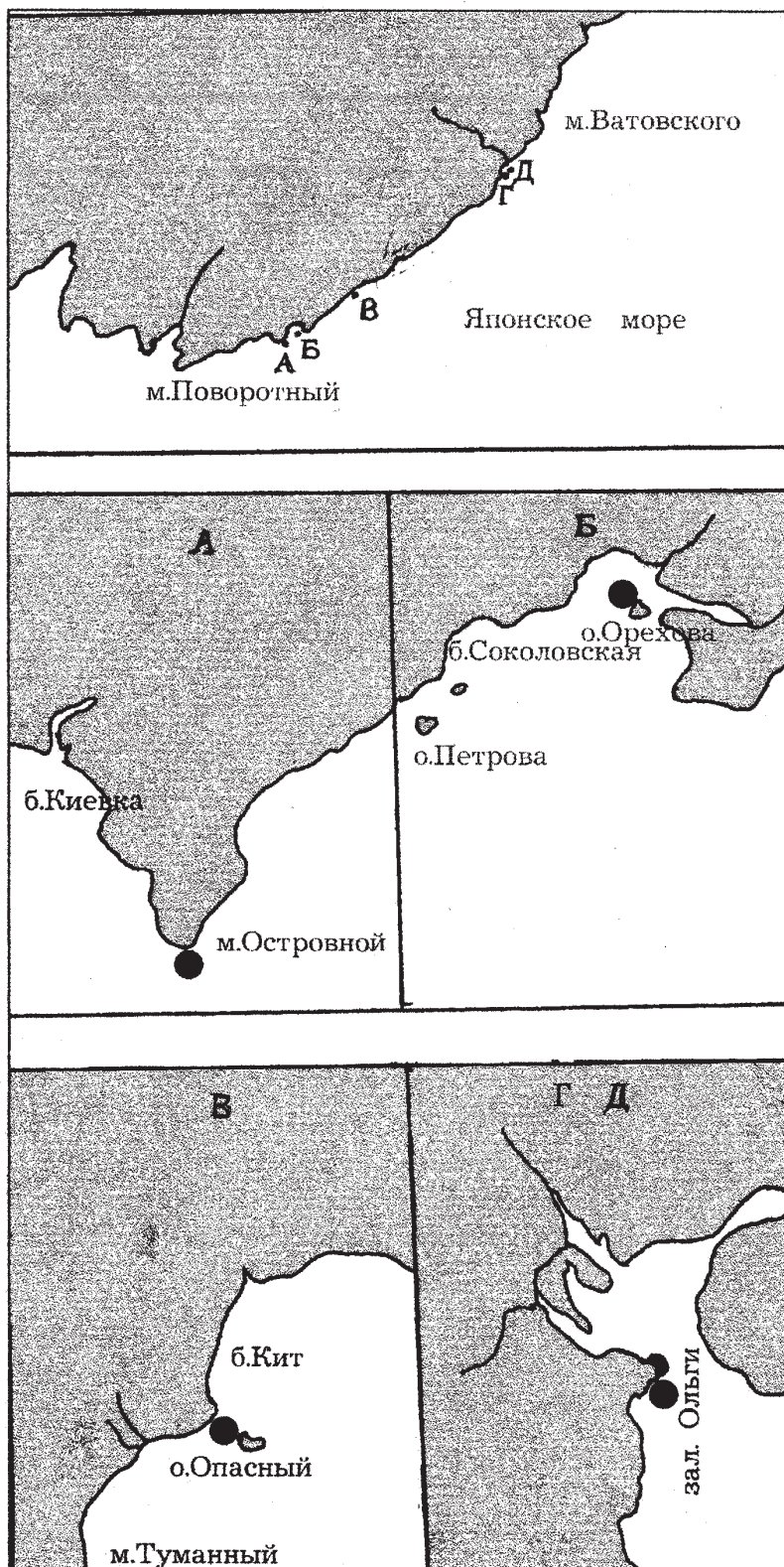


Рис. 1. Карта-схема района исследований. Кружками показаны места отбора проб

Fig. 1. A map of studied area. Sampling sites are shown as large circles

Таблица 1
 Районы сбора и объемы выборок молоди серого ежа в апреле–мае 1998 г.

Table 1

Sampling sites and samples' volumes of young sea urchins, April–May, 1998

№	Район сбора	Объем выборок, экз.	Дата	Глубина, м
А	Мыс Островной	330	30 апреля	18
Б	О.Орехова	794	2 мая	2–12
В	О.Опасный	326	8 мая	12
Г	Зал. Ольги	675	21 мая	3
Д	Зал. Ольги	411	21 мая	1–3

Поскольку для описания группового линейного роста серых ежей после метаморфоза вполне подходит уравнение Берталанфи (Fuji, 1967; Брегман, 1971; Kawamura, 1973; Abe, Tada, 1994), его параметры определили по Уолфорду (Walford, 1946) с использованием выявленных пар модальных значений диаметра в том или ином возрасте (D_t) и через год (D_{t+1}) для наиболее полно представленных когорт в выборках. Максимальные значения аргумента и функции графика Уолфорда, равные друг другу и численно близкие к теоретической дефинитивной величине тела (D_∞), согласно известной рекомендации (Erzini, Castro, 1994) вычислены как произведение размера наиболее крупного встреченного ежа (95 мм) на 0,95 ($D_{\infty \text{ эмп}} = 88,3$ мм). Параллельно мы попытались получить прямые данные по росту серого ежа выявлением возрастных меток на пластинках интерамбулакрального радиуса панциря (Jensen, 1969). К сожалению, эти метки проявлялись лишь иногда, причем в виде расплывчатых зон или же совокупности тонких полосок, что затрудняло идентификацию годовых колец. С такой же проблемой столкнулись и другие отечественные исследователи. Не случайно нет ни одной статьи с данными прямого определения возраста серых ежей у берегов Приморья. Другие методы непосредственного определения возраста морских ежей, связанные с их содержанием в садках, аквариумах или с мечением, имеют свои недостатки и трудоемки.

Аналитическое выражение роста массы тела получили подстановкой формулы его взаимосвязи с диаметром панциря ($W = aD^b$) в уравнение группового линейного роста. Эта формула, как и зависимость диаметра и высоты панцирей, рассчитаны для массовой выборки ($N = 3217$ экз.) ежей размерами от 20 до 90 мм, отобранных летом 1994 г. на участке от мыса Поворотного до мыса Золотого. Удельную скорость группового линейного роста и роста массы тела по теоретическим размерам последнего рассчитали как $C_D = \ln D_{t+1} - \ln D_t$, а для роста массы – как $C_W = \ln W_{t+1} - \ln W_t$. Максимальную продолжительность жизни ежей вычислили по уравнению роста для значения диаметра, равного 95 % от дефинитивного (Алимов, 1989).

В сборе и первичной обработке собранных материалов принимали участие Е.Э.Борисовец, Л.Г.Седова, Г.В.Самойленко, М.В.Калинина и Р.Б.Кравченко, за что выражаем им искреннюю признательность.

Размерный состав скоплений

В изученных скоплениях преобладала молодь диаметром 20–44 мм (рис. 3). Ее размерные характеристики (табл. 2) показывают, что минимальный размер ежей по диаметру составлял 7 мм, а максимальный – 87

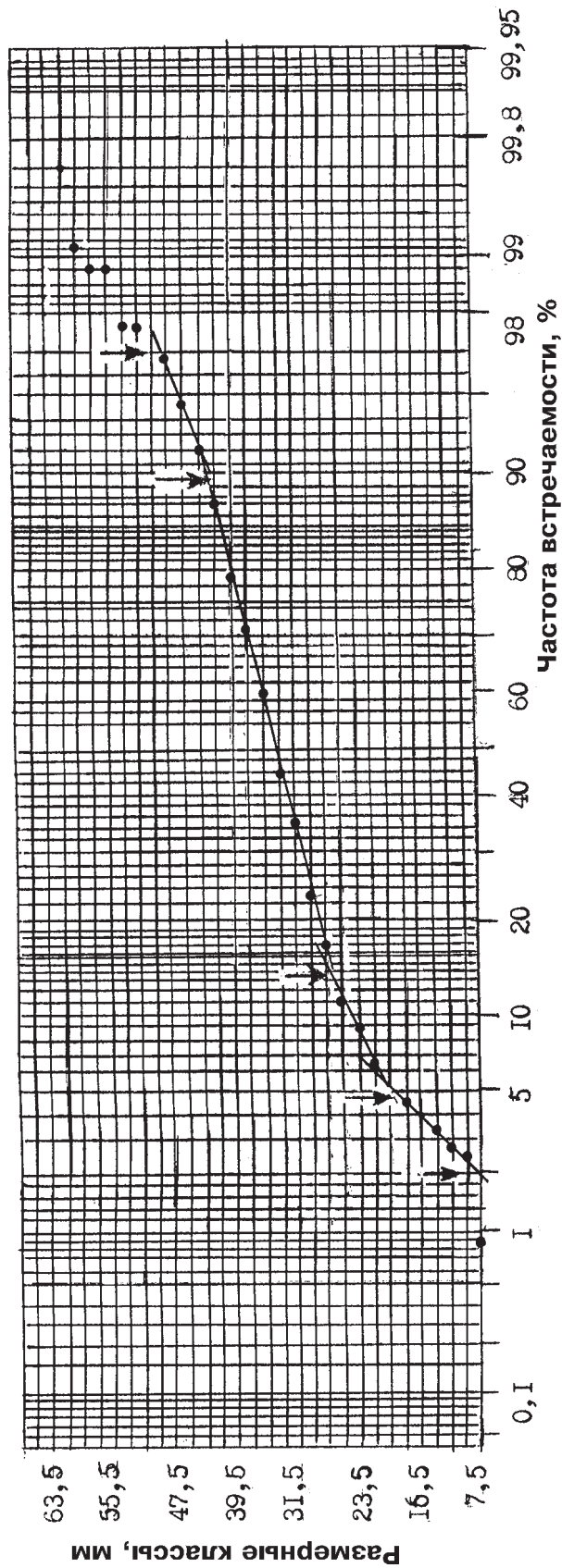


Рис. 2. Пример выявления количества и численных пропорций когорт на шкале вероятностной бумаги для скопления серого ежа у мыса Островного. Стрелками обозначены переломы кумуляты

Fig. 2. An example of cohorts' quantities and their number ratio (%) determination by probability paper for local sea urchin concentration at Cape Ostrovnoy. The arrows show the cumulative line breaks

мм. Средний размер тела для выборок был в пределах 25–41 мм. Наибольшая размерная вариабельность характерна для ежей у о. Орехова (34,8 %). Во всех скоплениях доминировали (67–99 %) ежи непромысловых размеров, при этом на трех станциях (мыс Островной, зал. Ольги) численность крупных ежей диаметром ≥ 45 мм не превышала 6 %. У о. Опасного, а именно между песчаной островка и материком, они были единичны, зато у о. Орехова доля таких ежей достигала 33 %.

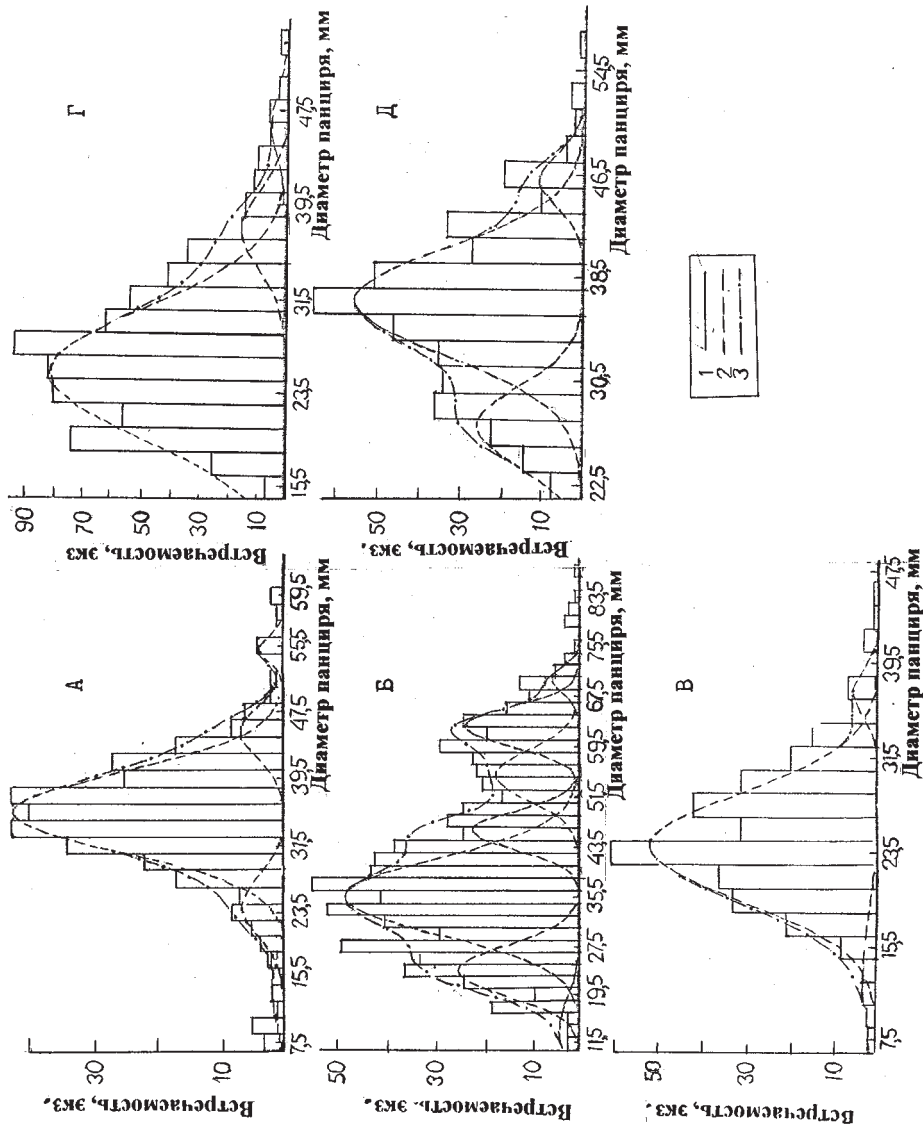


Рис. 3. Размерный состав серых морских ежей у северо-восточного побережья Приморья: **А** – у мыса Островного, **Б** – у о.Орехова, **В** – у о.Опасного, **Г, Д** – в зал. Ольги (на глубине 3 и 1–3 м); 1 – размерное распределение в выборках; 2 – размерное распределение в возрастных когортах; 3 – суммирующая линия

Fig. 3. A size distribution of gray sea urchins at the north-eastern coast of Primorye Region: **A** – Cape Ostrovnoy, **Б** – Isle Orechova, **В** – Isle Opasny, **Г, Д** – Olga Bay (depths 3 and 1–3 m); 1 – samples' size distributions, 2 – age cohorts' size distributions, 3 – the summing line

Таблица 2
Table 2

Параметрические характеристики размерного состава серых ежей в естественных питомниках

The parametric characteristics of gray sea urchins size distribution in the natural nurseries

Район	№, экз.	Размерный диапазон и средний диаметр, мм	Стандартное отклонение	Дисперсия и коэффициент вариации	Ошибка средней, мм	95 %-ный доверительный интервал, мм
Мыс Островной	330	7-63	8,5	71,9	0,47	33,86-35,69
		34,8		24,3		
О.Орехова	794	11-87	14,3	206,3	0,51	40,06-42,07
		41,1		34,8		
О.Опасный	326	7-46	6,0	35,8	0,33	24,21-25,51
		24,8		24,2		
Зал. Ольги, глубина 1-3 м	675	22-57	6,2	38,7	0,31	34,97-36,18
		35,6		17,4		
Зал. Ольги, глубина 3 м	411	15-54	6,9	47,6	0,27	27,12-28,17
		27,6		25,0		

Возрастная структура скоплений

В выявленных возрастных когортах размерный состав ежей описан кривыми нормального распределения (рис. 3), при этом суммирующие их линии визуально и судя по приведенным значениям критерия Хи-квадрат с вероятностью 80,0-99,5 % адекватны эмпирическим гистограммам. Статистические параметры размерных распределений в возрастных группах (табл. 3) свидетельствуют, что для соответствующих когорт разных выборок выявленные модальные значения диаметра панциря близки друг к другу. В трех скоплениях из пяти преобладают возрастные группы с модами в пределах 35,5-36,5 мм, в остальных - с модами в диапазоне 24-25 мм. По мере роста вариабельность размеров тела одновозрастных ежей неизменно снижается, что является фундаментальной закономерностью роста животных (Erzini, Castro, 1994).

Номера когорт в табл. 3 согласно ниже приводимой аргументации соответствуют возрасту $\approx (t - 0,4)$ года, т.е. 0,6, 1,6 ... 5,6 лет. Сделанная привязка размерного ряда к возрастному позволила получить картину возрастной структуры исследованных скоплений (рис. 4). Она показывает, что в них доминируют особи в возрасте 1+ и 2+.

Численность ежей, осевших в 1997 г., т.е. в возрасте менее года, была намного ниже и не превышала 6 %, что скорее всего связано с их малой доступностью для водолазов, а также, вероятно, и с низким уровнем пополнения в 1997 г.

Таблица 3
 Параметры размерных распределений серого ежа в когортах

Table 3
 The size distributions parameters of gray sea urchins' cohorts

Станция	Номер когорты	Параметры				Объем группы экз.	Плотность группы %
		Мода, мм	Стандарт. отклон.	Коэф. вариаци., %			
Мыс Островной	1	13,8	4,0	29,0	9	2,7	
	2	24,0	3,6	15,0	29	8,8	
	3	35,5	4,7	13,2	251	76,0	
	4	45,0	3,0	6,7	25	7,6	
	5	55,0	1,5	2,7	7	2,1	
О.Орехова	1	13,5	5,0	37,0	24	3,0	
	2	23,5	4,0	17,0	126	15,9	
	3	35,5	6,0	16,9	364	45,8	
	4	46,0	3,0	6,5	83	10,4	
	5	54,8	4,0	7,3	86	10,8	
	6	62,5	3,0	4,8	88	11,1	
О.Опасный	1	13,3	5,0	37,5	18	5,5	
	2	24,0	4,5	18,7	293	89,9	
	3	37,0	2,0	5,4	13	4,0	
Зал. Ольги, глубина 3 м	1						
	2	25,0	5,5	22,0	560	83,0	
	3	37,3	3,3	8,8	62	9,2	
	4	46,5	3,0	6,4	19	2,8	
Зал. Ольги, глубина 1–3 м	1						
	2	27,0	3,0	11,1	96	23,3	
	3	36,5	4,1	11,2	286	69,6	
	4	46,0	2,0	4,3	26	6,3	

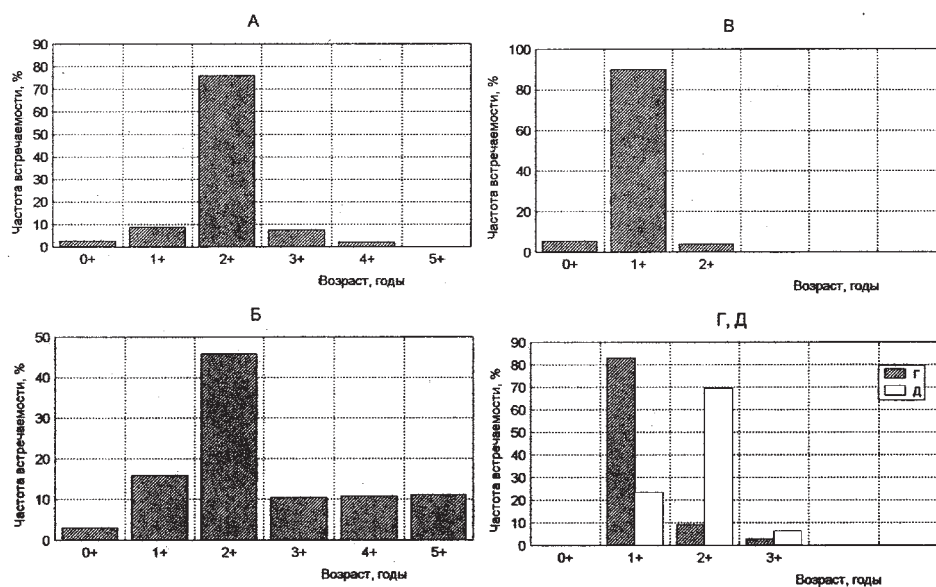


Рис. 4. Возрастная структура молоди серого ежа в апреле–мае 1998 г.: **А** – у мыса Островного, **Б** – у о.Орехова, **В** – у о.Опасного, **Г** – в зал. Ольги (глубина 3 м), **Д** – там же (1–3 м)

Fig. 4. Age structures of young sea urchins concentrations in April–May 1998: **А** – Cape Ostrovnoy, **Б** – Isle Orechova, **В** – Isle Opasniy, **Г** – Olga Bay (depths 3 m), **Д** – Olga Bay (depths 1–3 m)

Групповой рост

Параметры линейного и аллометрического роста

Все пары смежных мод, особенно в диапазоне 23,5–46,0 мм, в котором выборки были наиболее многочисленны и для которого характеристики распределений определены наиболее точно, хорошо ложатся на график Уолфорда (рис. 5). Очевидно, что выявленные модальные значения не случайны и что линейный рост ежей можно аппроксимировать уравнением Бергаланфи вида

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

где D_t – средний диаметр панциря в возрасте t лет, k – константа роста, год⁻¹, t_0 – начальный возраст, при котором начинается рост тела, годы. Справедливость данного заключения подтверждается изометричностью роста исследованных ежей, у которых взаимосвязь диаметра панциря и его высоты прямолинейна, а общая масса тела пропорциональна диаметру в степени, близкой к трем (табл. 4).

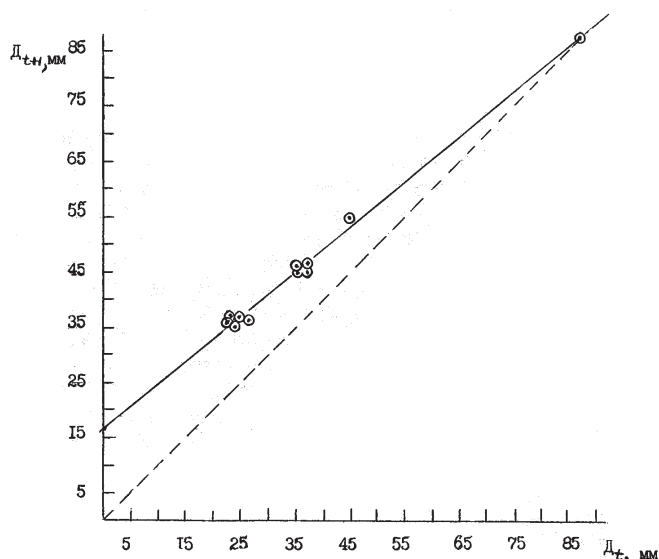


Рис. 5. График Уолфорда для серых ежей. Мелкие точки – не принятые во внимание пары значений для плохо представленных когорт

Fig. 5. Walford graph for gray sea urchins. The small dots are rejected pairs of D_t and D_{t+1} for poorly represented cohorts

Таблица 4
Параметры уравнений аллометрического роста серого ежа
восточнее мыса Поворотного

Table 4
Allometric growth equations parameters of gray sea urchins
to the east of Cape Povorotniy

$H = m + n \cdot D$, где					$W = a \cdot D^b$, где				
H и D – высота и диаметр панциря, мм; m , n – константы					W – масса тела, г; D – диаметр панциря, мм; a и b – константы				
m	n	SE_m	SE_n	R	a	b	SE_a	SE_b	R
0,023	0,518	0,100	0,002	0,997	0,00076	2,844	0,001	0,05	0,998

Параметры регрессии « $D_{t+1} - D_t$ » таковы: величина отсекаемого на оси ординат отрезка равна $16,3 \pm 0,585$ мм, т.е. среднему размеру годовиков; тангенс угла наклона линии регрессии графика Уолфорда равен $0,8152 \pm 0,0146$; $R_{y,x} = 0,9987$. Вариабельность размеров выражена стандартной ошибкой. Таким образом,

$$D_{t+1} = (16,3 \pm 0,58) + (0,815 \pm 0,014) \cdot D_t. \quad (2)$$

Соответственно $D_\infty = 16,3 : (1 - 0,815) = 88,1$ мм; константа роста $k = \ln 0,815 = 0,2043$ год⁻¹, $t_0 \approx 0$. Следовательно, групповой линейный рост серых ежей на участке от мыса Островного до зал. Ольги можно аппроксимировать уравнением

$$D_t = 88,1 (1 - e^{-0,204t}). \quad (3)$$

Поскольку в данном районе пик нереста серого ежа приходится на август, а продолжительность личиночного развития до метаморфоза составляет 30–40 дней, можно считать, что пик оседания личинок ежа и, стало быть, нулевая точка отсчета возраста приходится приблизительно на начало октября. Следовательно, при отборе проб возраст ежей составлял примерно $(t - 5)$ месяцев, или $(t - 0,4)$ года ($t = 1, 2, 3 \dots$ лет). Вычисленные теоретические средние размеры ежей в возрасте 1,6, 2,6, 3,6 лет совпадают со средними величинами соответствующих мод (табл. 5). Эмпирическое значение $D_\infty = 88,3$ мм и его теоретическая величина 88,1 мм близки.

Таблица 5

Сравнение теоретических и эмпирических модальных размеров панцирей серых морских ежей в разном возрасте

Table 5

Theoretical and empirical tests' sizes comparison for gray sea urchins of different ages

Возраст, t, годы	Теоретические значения D_t , мм	Возраст $(t - 0,4)$, годы	Теоретические значения мод $D_{(t-0,4)}$, мм	Эмпирические значения $D_{(t-0,4)}$, мм	
				Для разных выборок	Средние
1	16,3	0,6	10,2		
2	29,6	1,6	24,7	24,0; 23,5; 24,0; 25,0; 27,0	24,7
3	40,4	2,6	36,4	35,5; 35,5; 37,0; 37,3; 36,5	36,3
4	49,2	3,6	46,0	45,0; 46,0; 46,5; 46,3	45,9
5	56,4	4,6	53,7		
6	62,2	5,6	60,0		
7	66,9	6,6	65,2		
8	70,7	7,6	69,3		
9	73,8	8,6	72,6		
10	76,3	9,6	75,4		

Расчитанные по уравнению (1) средние размеры ежей в возрасте 0,5 лет адекватны таковым молоды, весной встречающейся на ламинариевых плантациях. Например, в бухте Мелководной, где в апреле–мае, т.е. примерно через полгода после массового оседания личинок, размер многих молодых ежей составляет 8–10 мм. Групповой линейный рост серых ежей в изученном районе после метаморфоза аппроксимирован одной кривой, соответствующей приведенному уравнению Берталанфи (3); эта кривая сопоставлена с возрастной динамикой линейных размеров ежа для ряда участков побережья о-вов Ребун, Хоккайдо и в зал. Посьета по литературным данным (рис. 6). Поскольку в хорошо прогреваемых мелководных бухтах зал. Посьета и у южнохоккайдского побережья параметры роста ежей практически совпадают (Fuji, 1967; Брегман, 1971), мы сочли возможным на упомянутом рисунке возрастную динамику размеров показать одной кривой 4.

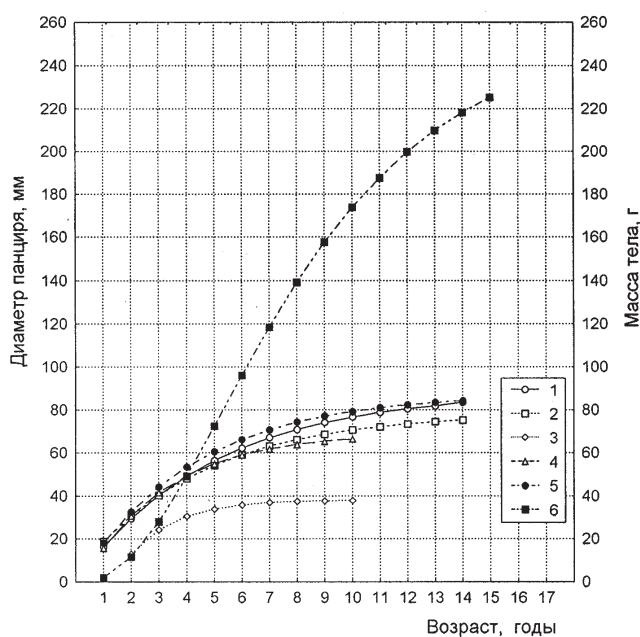


Рис. 6. Групповой рост серого морского ежа у побережья Приморья и о.Хоккайдо. 1–5 – линейный рост: 1 – район мыс Поворотный – зал. Ольги, точки – моды; 2 – район Окорпе у сев. побережья Хоккайдо; 3 – район Оому, там же (Abe, Tada, 1994); 4 – у южного побережья Хоккайдо и в зал. Посыета (Fuji, 1967; Брегман, 1971); 5 – район Rausu у восточного побережья Хоккайдо (Kawamura, 1973); 6 – аппроксимация роста массы тела ежей по (4)

Fig. 6. The group linear growth of gray sea urchins at Primorye and Hokkaido Coasts: 1 – Cape Povorotniy – Olga Bay, the dots are modes; 2 – point Okoppe at the northern Hokkaido Coast; 3 – point Oomu, the same region (Abe, Tada, 1994); 4 – at the southern Hokkaido Coast and in Possyet Bay (Fuji, 1967; Брегман, 1971); 5 – point Rausu at the eastern Hokkaido Coast (Kawamura, 1973); 6 – urchins' body weight growth approximation

Параметры роста массы тела

В результате подстановки аллометрического соотношения между массой тела и диаметром панциря серого морского ежа (табл. 4) в равенство (3) получилось уравнение роста массы тела:

$$W_t = 258,4 (1 - e^{-0,204t})^{2,844}, \quad (4)$$

где W_t – средняя масса тела в возрасте t лет, г; t – возраст, годы; **258,4** – дефинитивная теоретическая масса тела, г. На графике рост массы выражен S-образной кривой (рис. 6, кривая 6). Рассчитанные по уравнению (4) значения W_t в возрасте 1, 2, 3, 4 ... 14 лет соответственно таковы: 2,1, 11,6, 28,1, 49,2, 72,6, 95,9, 118,0, 138,0, 150,0, 171,4, 187,2, 199,7, 209,7 и 217,8 г.

Максимальная продолжительность жизни серых ежей

Диаметра панциря 83,7 мм, составляющего 95 % от размера самой крупной встреченной особи, ежи достигают в возрасте 14,7 лет. Это значение и есть их теоретическая максимальная продолжительность жизни. Реальная же средняя величина этого показателя, разумеется, меньше и несомненно сильно зависит от природных условий и интенсивности промысла.

Вариабельность темпов линейного группового роста ежей

Для выявления пространственной и онтогенетической изменчивости скорости роста серых ежей сопоставили его абсолютные и относительные темпы для приведенных на рис. 6 данных. Можно видеть, что и абсолютные и относительные скорости линейного роста по закону обратной экспоненциальной функции непрерывно снижаются (рис. 7, А, Б).

Быстрее всего взрослые ежи (в возрасте $t \geq 4$) растут у северного побережья Приморья и восточного побережья Хоккайдо, у пос. Rausu, несколько медленнее – у северного побережья этого острова в районе пос. Окорре, заметно хуже – у его южного побережья и в зал. Посьета; самые тугорослые ежи обитают у пос. Ооти, расположенного рядом с пос. Окорре. Впрочем, при заторможенном росте взрослых ежей в неблагоприятных районах молодые особи до трехлетнего возраста растут так же или даже быстрее, чем в других местах.

Относительные, или удельные темпы роста ежей различаются между собой меньше, чем абсолютные темпы. Например, у восьми–девятилетних ежей из Приморья и хоккайдского района Окорре первые отличаются в 5,5 раза, а вторые – более чем в 10 раз. Пространственная дифференциация скорости роста наибольшая у ежей среднего возраста, для молодых и старых особей она меньше.

Возрастная вариабельность темпов группового роста массы тела

Поскольку при расчете уравнений роста массы тела ежей использовали однотипные по форме и содержанию аллометрические соотношения, подставляемые в соответствующие уравнения линейного роста, то характер возрастной изменчивости скорости нарастания массы тела в разных районах принципиально не различался. Поэтому анализируем лишь возрастную дифференциацию скорости роста массы тела в одном районе, а именно у берегов Приморья. В противоположность линейным абсолютные приросты массы тела сначала увеличиваются, достигая максимальных значений (22–23 г/год¹) в четырех–шестилетнем возрасте, а затем плавно снижаются до 7 г/год¹ в возрасте 14–15 лет (рис. 7, В). Относительная же скорость роста массы тела, максимальная в возрасте приблизительно 1,5 года, непрерывно и быстро уменьшается (рис. 7, Г). Приведенные особенности хода анализируемых кривых полностью отвечают избранной для описания динамики размеров тела асимптотической функции. Теперь перейдем к обсуждению полученных результатов.

Особенности размерно-возрастной структуры скоплений серого морского ежа

Причины упомянутых выше различий в размерной структуре скоплений ежа неизвестны, однако можно предположить, что в легкодоступных местах (о. Опасный, зал. Ольги) крупные особи выбираются в процессе добычи и поэтому размерный ряд здесь представлен более мелкими особями. У о. Орехова крупные ежи сохранились, возможно, по причине наличия запретной зоны вплоть до начала 1998 г. Немногочисленность крупных ежей у мыса Островного на глубинах 18–20 м, вероятно, можно объяснить их весенней миграцией в прибрежную зону и (или) неадекватностью кормовой базы, состоящей в основном из перифитона, красных водорослей, в том числе известковых, и детрита. Эту пищу взрослые серые ежи потребляют спорадически и в небольших количествах, предпочитая ламинарию и другие бурые водоросли (Kawamura and Taki, 1965; Fuji, 1967).

Рассматривая полигоны частот размерных распределений, нетрудно заметить наличие пиков и провалов в численности тех или иных размерных классов. Особенно хорошо это видно на рис. 3, Б. Например, в

Рис. 7. Сравнение темпов группового роста серого морского ежа у побережья Приморья и у о. Хоккайдо: 1 – район мыс Поворотный – зал. Ольги; 2 – район Окорре; 3 – район Оому; 4 – у южного побережья Хоккайдо и в зал. Посьета; 5 – район Rausu

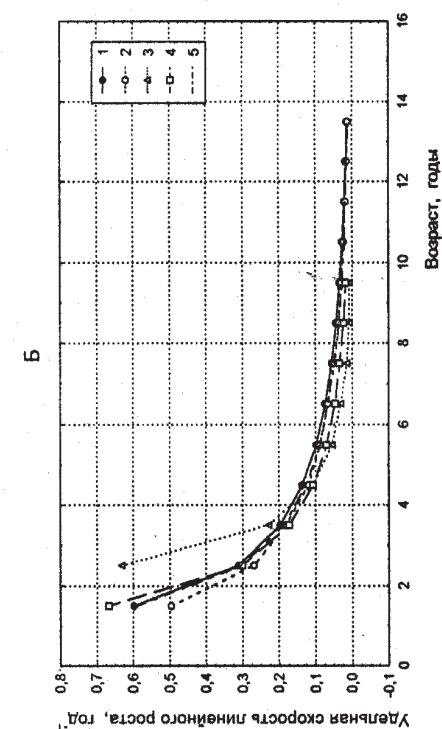
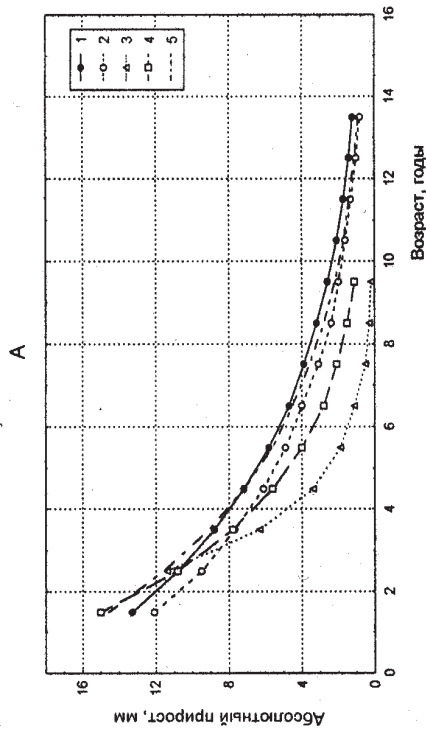
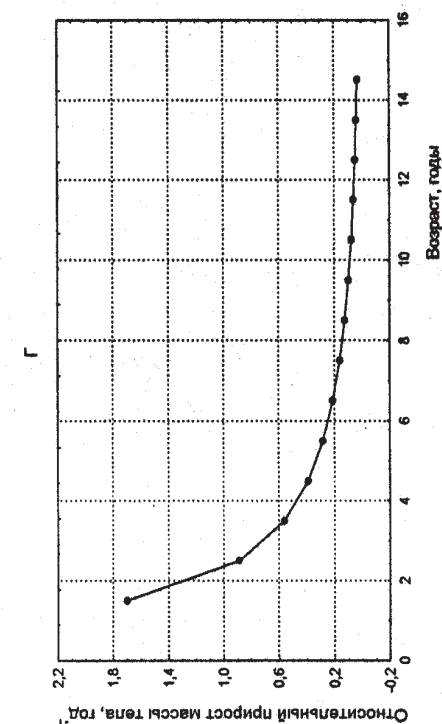
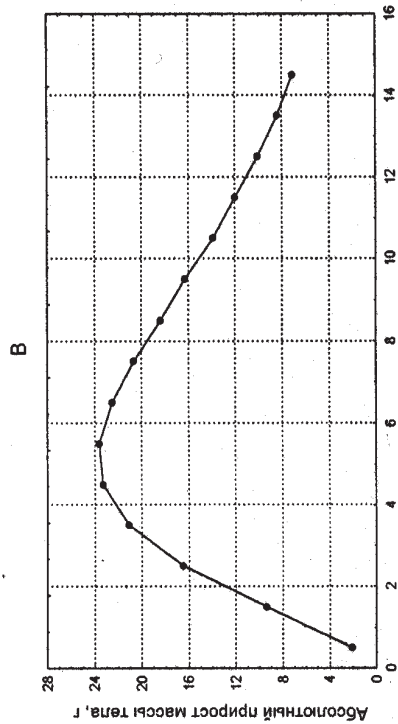


Fig. 7. A comparison of growth rates of gray sea urchins inhabiting Primorye and Hokkaido coastal waters: 1 – Cape Povrotnyy – Olga Bay; 2 – point Okorre; 3 – point Oomu; 4 – at the southern Hokkaido Coast and in Possyet Bay; 5 – point Rausu

правой части распределения количество более старых ежей в классе 59–60 мм почти в 2 раза превышает численность молодых особей в классе 51–52 мм. Столь большую разницу нельзя списать на недобор водолазами (как в случае с ювенильными ежами) или на случайность. Ее можно объяснить лишь непостоянством ежегодного пополнения.

Что касается возрастной структуры скоплений молоди (рис. 4), напомним, что их основу составляли особи в возрасте 1+, 2+ и что низкая численность ежей 0+ скорее всего следствие их малой доступности и, возможно, низкого уровня пополнения в 1997 г. Заметная межгодовая вариабельность численности рекрутов вообще характерна для многих промысловых беспозвоночных, например морских гребешков (Baird, 1966; Брегман, 1973) и серого морского ежа (Kawamura and Taki, 1965; Kawamura, 1973; Селин, Черняев, 1992).

Изометричность роста

Изометричность роста, т.е. сохранение геометрического подобия тела растущего животного, является одной из предпосылок к использованию уравнения Бергаланфи для аппроксимации роста тела (Винберг, 1966). Можно считать, что рост серого ежа изометричен: значения высоты и диаметра панциря находятся в прямолинейной взаимосвязи, а масса тела пропорциональна диаметру в степени, близкой к трем (см. табл. 4). Некоторое отличие приведенной константы от трех связано скорее всего с потерей ежами части внутриволокнистой жидкости до взвешивания, что неизбежно при массовых анализах. Близкие линейно-массовые соотношения тела серого ежа получены для зал. Восток (Селин, Черняев, 1992) и прибрежной зоны южного Хоккайдо (Fuji, 1967). Так, для района пос. Волчанец и бухты Средней указанного залива связь массы и диаметра панциря ежей описывается формулами $W = 0,000715 \cdot D^{2,859}$ и $W = 0,000644 \cdot D^{2,887}$, для южнохоккайдского побережья в период размножения ежей – $W = 0,00052 \cdot D^{2,937}$.

Возрастная и пространственная изменчивость темпов роста

С увеличением размеров тела абсолютные темпы роста серого ежа (рис. 7) непрерывно уменьшаются, что связано, как известно, с возрастным снижением эффективности использования энергии усвоенной пищи на рост. Сложнее объяснить обнаруженную пространственную дифференциацию скорости роста. В известной сводке, посвященной теории роста животных (Мина, Клевезаль, 1976), подобная вариабельность напрямую связывается с дифференциацией температурных и трофических условий и опосредованно – с фактором плотности. Согласно этой работе, при прочих равных условиях наибольшие темпы роста животных одной популяции обнаруживаются в зоне температурного оптимума при наличии достаточного количества адекватной по качеству пищи.

Что касается серых морских ежей, то в природных условиях влияние различных факторов на рост этих животных изучено слабо. Тем интереснее результаты исследования процессов роста *S.intermedius* у северного побережья о.Хоккайдо (Abe, Tada, 1994). Так, было установлено, что в районе хоккайдского пос. Ооми, где ежей не добывают, их плотность достигает 97 экз./м², биомасса кормовых водорослей низка; по крайней мере взрослые ежи голодают и растут очень медленно (см. рис. 6, кривая 3; рис. 7, А, Б, кривая 3). По соседству, в районе пос.

Окорре, где осуществляется активный промысел ежей, их обилие не превышает 7 экз./м², а биомасса водорослей почти в три раза выше, ежи растут заметно быстрее (рис. 6, кривая 2; рис. 7, А, Б, кривая 2).

В районе от мыса Поворотного до зал. Ольги, по нашим наблюдениям, из-за активного промысла численность взрослых ежей, как правило, невелика – не более 10 экз./м², «ежовых пустошей» (Nabata et al., 1992) – участков дна, устойчиво лишенных ламинарии и других предпочитаемых водорослей, – почти нет. Температура воды умеренная и большую часть года должна способствовать росту. В таких достаточно благоприятных трофических и температурных условиях по крайней мере подавляющая часть серых ежей исследованного района на протяжении всей жизни растет согласно формуле (2) и практически с такой же скоростью, как в прибрежных водах на востоке Хоккайдо в районе Rausu (рис. 6, 7, кривые 1, 5). У пос. Окорре на северном побережье этого острова удельные темпы линейного роста серых ежей чуть-чуть ниже (рис. 6, 7, кривые 2). У южных берегов Хоккайдо и в зал. Посьета в соответствии с рис. 6, 7 (кривые 4) ежи растут заметно медленнее. Здесь при отсутствии пищевого лимитирования и избыточной плотности ежей отрицательное воздействие на их рост в мелководных бухтах может оказывать высокая (до 26–28 °С) летняя температура воды.

В различных частях зал. Восток Японского моря серые ежи растут по-разному. Наиболее быстро – у пос. Волчанец в самом богатом бурми водорослями районе, медленнее – у открытых берегов мысов Подосенова и Пещурова. Соответствующие этим участкам средние значения диаметра панциря одно–шестилетних особей, снятые нами с рис. 9 статьи Н.И.Селина, М.Ж.Черняева (1992), таковы: 20 мм, 31, 41, 54 и 72 мм; 13 мм, 22, 33, 42, 51 и 59 мм. Эти исследователи полагают, что пониженные темпы роста ежей на выходе из зал. Восток – следствие худших трофических условий и более низких температур воды. Однако возможно и влияние прибоа, под воздействием которого ежи чаще теряют иголки и затрачивают дополнительные ресурсы на их регенерацию в ущерб росту панциря (Ebert, 1968).

Взаимосвязь основных демографических характеристик серых морских ежей

Даже при беглом сопоставлении теоретических дефинитивных размеров тела и рассчитанных нами величин максимальной теоретической продолжительности жизни ежей легко заметить, что эти параметры находятся в обратной зависимости от констант роста из уравнений Бергаланфи (табл. 6, рис. 8).

Достижение больших размеров тела связано с более продолжительной жизнью и пониженными значениями константы роста. Однако это вовсе не означает, что, например, восточнее мыса Поворотного и в районе Окорре ежи растут медленнее, чем те, для которых уравнения роста содержат более высокие значения рассматриваемой константы. Наоборот, темпы роста первых выше (см. рис. 7, А, Б). Просто в соответствии с трансформированным уравнением Бергаланфи $\ln(D_{\infty}/D_{\infty} - D_t) = k(t - t_0)$ они относительно медленнее достигают максимальных размеров тела, но растут и живут дольше. Самое высокое значение константы роста, равное 0,598 год⁻¹, у ежей района Ооми, где, как уже отмечали, чрезвычайно высокое обилие животных сочетается с явной нехват-

кой пищи. Ежи здесь отличаются наиболее коротким жизненным циклом, заторможенным ростом и соответственно – мелкими предельными размерами тела ($D_{\infty} = 38,2$ мм). При питании ad libitum и небольшой плотности ежей вне прибойных зон их дефинитивные размеры, похоже, определяются температурой воды. Там, где она выше, ежи скорее достигают предельной величины тела, но последняя меньше. Например, у южного побережья о.Хоккайдо и на крайнем юге зал. Посьета, где среднегодовая поверхностная температура воды T составляет $\approx 12-14$ °С, параметр D_{∞} равен 69,2 мм, а k равен 0,331 год⁻¹. Восточнее мыса Поворотного при $T \approx 8$ °С $D_{\infty} \approx 88,1$ мм, $k = 0,204$ год⁻¹.

Таблица 6

Параметры уравнений группового линейного роста и расчетная максимальная продолжительность жизни серого ежа у побережья о-вов Ребун, Хоккайдо и Приморья

Table 6

Group linear growth equations' parameters for gray sea urchins and their longevity at Isles Rebun, Hokkaido and Primorye Coast

№	Район	Параметры			Источник данных	Максим. теоретическая продолжительность жизни, годы
		D_{∞} , мм	k , год ⁻¹	t_0 , годы		
1	Funadomari	70,9	0,312	0,595	Kawamura, 1973	10,2
2	Oshoro	70,3	0,324	0,640	Kawamura, 1973	8,7
3	Oshoro	55,3	0,467	0,707	Kawamura, 1973	5,7
4	Ikantai	74,1	0,281	0,340	Kawamura, 1973	10,3
5	Rausu	87,6	0,236	0,017	Kawamura, 1973	12,6
6	Южное побережье о.Хоккайдо, зал. Посьета	69,2	0,331	0,219	Fuji, 1967; Брегман, 1971	9,2
7	Ооту	38,2	0,598	1,309	Abe, Tada, 1994	6,3
8	Окорре	78,6	0,224	-0,222	Abe, Tada, 1994	13,1
9	Мыс Поворотный – зал. Ольги	88,1	0,204	0	Настоящая статья	14,7

Таким образом, величина и количественное соотношение рассмотренных демографических параметров у серых ежей не являются видоспецифичными: даже в одном районе при одинаковых температурных условиях они могут варьировать в широких пределах в зависимости от наличия подходящей пищи и обилия животных при сохранении обратной взаимосвязи констант D_{∞} и k . Такая закономерность характерна не только для *S.intermedius*, но и для морских зоопланктеров (McLaren, 1969), морского черенка *Siliqua patula* из десяти популяций побережья США (Weymouth et al., 1931 – цит. по Мина, Клевезаль, 1976), для сельдевых – на видовом, родовом уровнях и в рамках всего семейства (Hohendorf, 1970 – цит. по Мина, Клевезаль, 1976). Однако на межвидовом уровне для восьми видов морских ежей умеренной зоны обсуждаемая связь параметров уравнений роста оказалась недостоверной, а у восьми тропических видов имеет обратный знак: крупные виды ежей быстрее достигают предельных размеров (Ebert, 1975). Причинный анализ этого феномена не входит в задачи настоящей работы.

Исходя из рассмотренных материалов логично было бы предположить, что имеются некоторые видоспецифичные пороговые уровни обеспеченности адекватной пищей и жизненным пространством. Если они

не достигнуты, то при любых температурных условиях и на любой широте происходит торможение роста, при этом дефинитивные размеры тела меньше (чем в противном случае) и сокращаются период роста и продолжительность жизни. Эти обстоятельства должны учитываться при трактовке известного правила Бергмана применительно к пойкилотермным животным об увеличении размеров одновозрастных животных данного вида по мере движения от низких в высокие широты и наоборот.

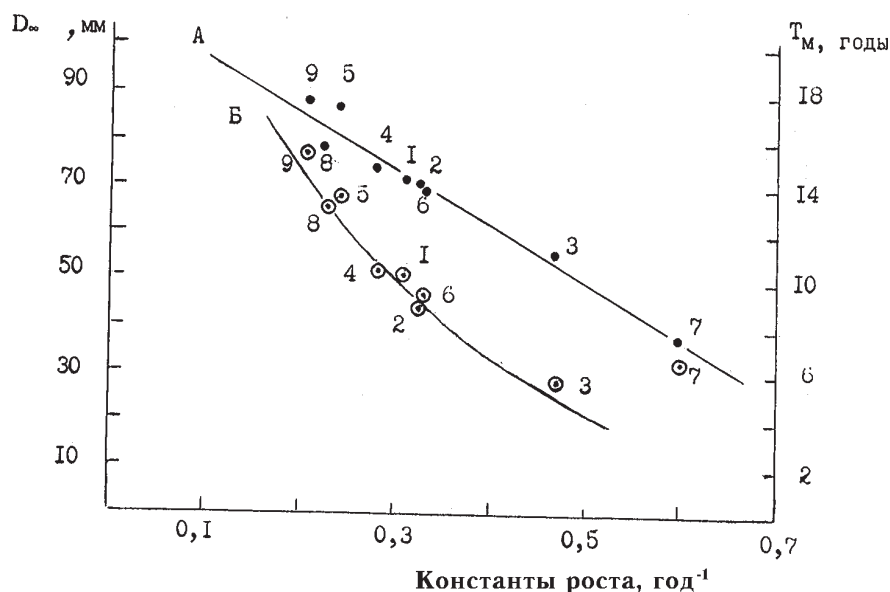


Рис. 8. Связь констант роста уравнений Бергаланфи с дефинитивными размерами (А) и теоретической максимальной продолжительностью жизни (Б) серых морских ежей у побережья Приморья, о-вов Ребун и Хоккайдо: 1-5 - разные участки у о-вов Ребун и Хоккайдо (Kawamura, 1973); 6 - у южного побережья о.Хоккайдо (Fuji, 1967); 7, 8 - у северного побережья о.Хоккайдо (7 - район Оому, 8 - район Окоппе); 9 - район мыс Поворотный - зал. Ольги

Fig. 8. A dependance of Bertalanffy equations growth constants on definitive sizes (A) and average maximal longevity (B) of gray sea urchins at Primorye, Isles Rebun and Hokkaido Coasts: 1-5 - the different sites at Isles Rebun and Hokkaido (Kawamura, 1973); 6 - at the southern Hokkaido Coast (Fuji, 1967); 7, 8 - at the northern Hokkaido Coast (7 - point Oomu, 8 - point Okoppe); 9 - Cape Povorotnyi - Olga Bay

Представленные выше материалы не дают оценок относительной численности одних и тех же возрастных когорт за ряд последовательных лет и поэтому прямые расчеты величины выживания и элиминации невозможны. Однако примерное значение коэффициента мгновенной естественной смертности (M) можно рассчитать исходя из наличия прямой экспоненциальной взаимосвязи значений M и константы роста k из уравнений Бергаланфи. Она была выявлена Ибертом (Ebert, 1975, с. 758, рис. 1) в процессе анализа демографических характеристик 18 видов морских ежей по литературным данным (рис. 9). Физиологическая основа этой зависимости, по мнению Иберта, такова: Быстро растущие ежи (те, которые быстро достигают дефинитивных размеров. - Ю.Э.Б.) на рост тела и репродукцию расходуют относительно большую долю ресурсов, чем медленно растущие. При этом соответственно меньше энергии направляется на поддержание жизненных функций. В результате «рекорд-

смены» роста имеют меньше механизмов, обеспечивающих индивидуальное выживание. Такой способ распределения энергоресурсов в условиях дефицита пищи и приводит к возникновению корреляции между M и k . Если окружающая среда непредсказуемо нестабильна (несовместима с процессами воспроизводства), то животные должны все время искать биотопы, пригодные для их быстрой эксплуатации, или же они вынуждены жить достаточно долго, чтобы пережить периоды времени, неблагоприятные для пополнения. В этом случае на поддержание затрачивается больше энергии; с другой стороны, если природные условия отвечают адаптациям животного, то оно ... размножается по возможности раньше и чаще, даже если уменьшаются затраты на поддержание жизненных функций и сокращается продолжительность жизни.

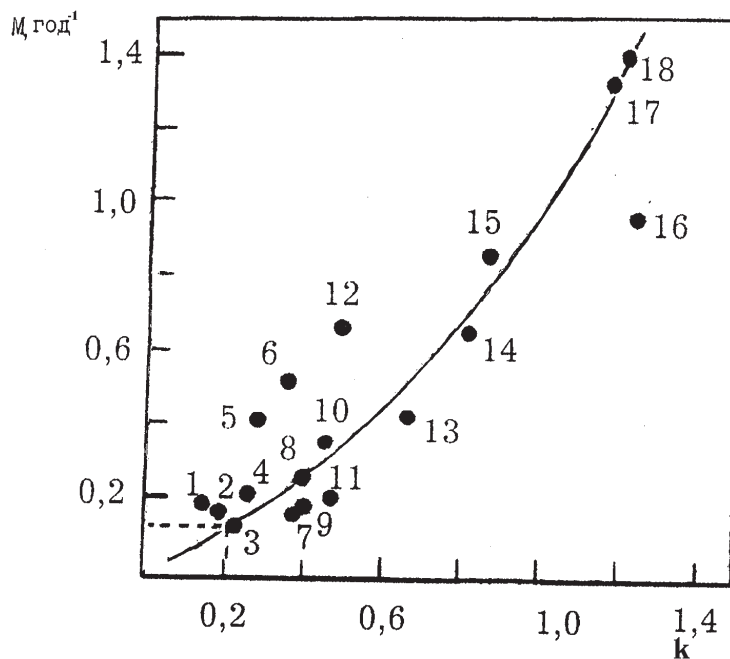


Рис. 9. Связь между коэффициентами мгновенной естественной смертности M и константами роста k из уравнений Берталанфи для различных морских ежей (по Ebert, 1975, с изменениями): 1 – *Psammechinus miliaris*; 2 – *Echinocardium cordatum*, сублитораль; 3 – *Strongylocentrotus purpuratus*, зона *Postelsia*; 4 – *S. franciscanus*; 5 – *S. droebachiensis*; 6 – *Echinus esculentus*;

7 – *Echinocardium cordatum*, приливо-отливная зона; 8 – *S. pulcherrimus*; 9 – *Echinometra oblonga*; 10 – *Colobocentrotus atratus*; 11 – *Echinometra mathaei*; 12 – *Lytechinus anamesus*; 13 – *Eucidaris tribuloides*; 14 – *Echinothrix diadema*; 15 – *Moira atrops*; 16 – *Tripneustes ventricosus*; 17–18 – *Diadema antillarum*

Fig. 9. A relationship between coefficients of instantaneous natural mortality rate M and Bertalanffy equation growth constants « k » for different sea urchin species by T. Ebert, 1975 with alterations: 1 – *Psammechinus miliaris*; 2 – *Echinocardium cordatum*, offshore; 3 – *Strongylocentrotus purpuratus*, *Postelsia* zone; 4 – *S. franciscanus*; 5 – *S. droebachiensis*; 6 – *Echinus esculentus*; 7 – *Echinocardium cordatum*, intertidal zone; 8 – *S. pulcherrimus*; 9 – *Echinometra oblonga*; 10 – *Colobocentrotus atratus*; 11 – *Echinometra mathaei*; 12 – *Lytechinus anamesus*; 13 – *Eucidaris tribuloides*; 14 – *Echinothrix diadema*; 15 – *Moira atrops*; 16 – *Tripneustes ventricosus*; 17–18 – *Diadema antillarum*

Согласно осредняющей кривой на рис. 9, константе роста 0,204 из уравнения (3) соответствует M , равное $\approx 0,13$ год⁻¹. Если допустить, что естественная смертность ежей в постнатальный период постоянна и отвечает широко применяемой формуле:

$$N_t = N_0 \cdot e^{-Mt}, \quad (5)$$

где N_t – количество животных в возрасте t лет, N_0 – их начальное количество, то $N_t/N_0 = e^{-0,13t}$, или $\ln(N_t/N_0) = -0,13$, если $t = 1$ год. Следовательно, N_t/N_0 , или выживаемость серых ежей за год, составляет $\approx 0,878$, а годовой коэффициент естественной элиминации равен $\approx 0,122$. Данный уровень смертности представляется достаточно реальным, учитывая довольно большую продолжительность жизни серого ежа и длительный период роста. Для сравнения, в вышеупомянутом неблагоприятном для ежей районе Ооти о.Хоккайдо при $k = 0,38$ $M \approx 0,44$ год⁻¹, а коэффициент элиминации за год достигает $\approx 0,36$.

О средней продолжительности жизни серого ежа в исследованном районе

В соответствии с уравнением (5) можно записать

$$\Sigma N = N_0 \cdot \int_0^t e^{-Mt} dt, \text{ или } \Sigma N = N_0 [1/M (1 - e^{-Mt})], \quad (6)$$

где ΣN – суммарная численность ежей данной когорты в возрасте от 0 до t лет, N_0 – их начальная численность, M – мгновенный коэффициент естественной смертности. Когда t стремится к бесконечности, уравнение (6) приобретает вид $\Sigma N = N_0 \cdot 1/M$, а искомая величина (t) равна площади под кривой выживания, деленной на M , т.е. $t = 1/0,13 \approx 7,7$ лет.

Такая средняя продолжительность жизни должна быть в местах, где промысла нет или он незначителен. В исследованном районе ежей достаточно активно добывают с начала 90-х гг., так что, скорее всего, серые ежи живут здесь менее 7–8 лет.

Выводы

Для пяти исследованных весной 1998 г. у северного побережья Приморья естественных питомников серого морского ежа размеры панциря по наибольшему диаметру находились в диапазоне 7–87 мм с доминированием особей диаметром менее 45 мм.

Размерное распределение молодых ежей в выявленных возрастных когортах описано кривыми нормального распределения; средние эмпирически установленные размеры (моды) ежей составляют 24,7 мм, 36,3 и 45,9 мм соответственно в возрасте приблизительно 1,6, 2,6 и 3,6 лет.

Групповой линейный и рост массы тела серого морского ежа аппроксимирован уравнениями Берталанфи с константами соответственно $D = 88,1$ мм, $k = 0,204$ год⁻¹, $t_0 = 0$ и $W_\infty = 258,4$ г, $k = 0,204$ год⁻¹, $t_0 = 0$, $1/n = b = 2,844$, где b – степенной показатель из уравнения связи массы тела с диаметром панциря ежей.

Теоретическая максимальная продолжительность жизни серых морских ежей исследованного района составляет около 15 лет. Этот показатель, темпы линейного группового роста и дефинитивные размеры серых ежей максимальны при сочетании умеренного температурного режима с их невысокой плотностью и наличием адекватной по качеству и количеству пищи. В неблагоприятных условиях ежи мельче, живут меньше и за более короткий срок достигают дефинитивных размеров тела.

Теоретические максимальные размеры тела и максимальная продолжительность жизни серых ежей находятся в обратной зависимости от значений констант роста из уравнений Берталанфи.

Примерное значение коэффициента мгновенной естественной смертности взрослых серых ежей изученного района составляет 0,13 год⁻¹, а годовой коэффициент элиминации соответственно равен 0,122.

Литература

Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. – Л.: Гидрометеоиздат, 1989. – 152 с.

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

Брегман Ю.Э. Взаимосвязь роста и энергетического обмена у некоторых промысловых донных беспозвоночных залива Посьета (Японское море): Автореф. дис... канд. биол. наук. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1973. – 24 с.

Винберг Г.Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных // Успехи соврем. биологии. – 1966. – Т. 61, № 2. – С. 274–293.

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

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

Селин Н.И., Черняев М.Ж. Популяционно-экологическая характеристика трепанга и промысловых морских ежей залива Восток Японского моря / ИБМ. – Владивосток, 1992. – 41 с. – Деп. в ВИНТИ, № 2607–В92.

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. St. – 1994. – Vol. 45. – P. 45–56.

Baird R.H. Notes on an scallop (*Pecten maximus*) population in Holyhead Harbour // J. Mar. Biol. Ass. U.K. – 1966. – Vol. 46, № 2. – P. 33–47.

Cassie R.M. Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions // J. Austral. Mar. and Freshwater Biol. – 1954. – № 5. – P. 513–522.

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.

Ebert T.A. Estimating growth and mortality rates from size data // Oecologia. – 1973. – № 11. – P. 281–298.

Ebert T.A. Growth and mortality of post-larval Echinoids // Amer. Zool. – 1975. – № 15. – P. 755–775.

Erzini K., Castro M. Measures of dispersion as constraints for length-frequency analysis // Fish. Bull. – 1994. – Vol. 92 (4). – P. 865–871.

Fuji A. Ecological studies on the growth and food consumption of Japanese common littoral urchin *Strongylocentrotus intermedius* (Agassiz) // Memor. Fac. Fish. Hokk. Univ. – 1967. – Vol. 15, № 2. – P. 83–160.

Harding J.P. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions // J. Mar. Biol. Ass. U.K. – 1949. – Vol. 28. – P. 141–153.

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

Kawamura K. and Taki J. Ecological studies of the sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius*, on the coast of Funadomari, in the north region of Rebun Island // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. St. – 1965. – № 4. – P. 22–40.

Kawamura K. Fishery Biological Studies on a Sea Urchin, *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz) // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. St. – 1973. – Vol. 16. – P. 1–54.

McLaren J.A. Population and production ecology of zooplankton in Ogac Lake, a landlocked fiord on Baffin Island // J. Fish. Res. Board Canada. – 1969. – Vol. 26, № 6. – P. 1485–1559.

Nabata S., Abe E., Kakiuchi M. On the «isoyake» condition in Taise-Cho, southwestern Hokkaido // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. St. – 1992. – Vol. 38. – P. 1–14.

Walford L.A. A new graphic method of describing the growth of animals // Biol. Bull. – 1946. – Vol. 90, № 2. – P. 141–147.