

УДК 584.587

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОСЕЛЕНИЙ МОРСКОГО ЕЖА
STRONGYLOCENTROTUS DROEBACHIENSIS (ECHINODERMATA;
STRONGYLOCENTROTIDAE) ГУБЫ ДАЛЬНЕЗЕЛЕНЕЦКАЯ
БАРЕНЦЕВА МОРЯ

А.И. Буяновский (ВНИРО)

*А.В. Ржавский (Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва)*

SPATIAL STRUCTURE OF SETTLEMENTS OF GREEN SEA URCHIN
STRONGYLOCENTROTUS DROEBACHIENSIS (ECHINODERMATA;
STRONGYLOCENTROTIDAE) IN THE DALNE-ZELENETSKAYA
INLET IN THE BARENTS SEA

A.I. Buyanovsky (VNIRO)

*A.V. Rzhavsky (A.N. Severtsov Institute of Ecology
and Evolution Russian Academy of Sciences, Moscow)*

Diving surveys were carried out in 2002–2003 and 2005 in the coastal area of Dalne-Zelenetskaya Inlet of the Barents Sea. Mean density of sea-urchin registered during the surveys (17–19 ind/m²) was comparable with that in the other bays on the Cola Peninsula and in the North Norway. Seven year-cohorts with the age from 2 to 8 years were identified in the samples. Modal sizes of these cohorts were 19, 26, 32, 39, 43, 47 и 51 mm respectively. The last cohort (51–70 mm in diameter) apparently included several age-classes. Recruitment was highly variable in space and time. The most abundant and regular recruitment occurred on patches on gravels and small boulders in the eastern part of the inlet. Less abundant irregular recruitment occurred on the patches with rocks and large boulders in the western part of the inlet. Size-frequency distribution of urchins was similar with that reported previously from the St. Lawrence Estuary: it was either bimodal or right-asymmetric. 4 types of size-composition of sea urchin settlements were distinguished; in total these types covered 77% of observed variability. It is suggested that majority of recruits in regularly recruited patches die and thus keep substrate free for new generations. In irregularly recruited patches the young urchins aggregate at depths 8–15 m. From there then they spread offshore mixing with older urchins. The latter, in turn, move to the depths less than 4 and greater than 28 m where they form separated patches.

Зеленый, или обыкновенный, морской еж (*Strongylocentrotus droebachiensis* (O.F. Muller, 1776)) является одним из ключевых видов прибрежных сообществ высокобореальной Атлантики. Вследствие высокого репродуктивного потенциала, относительно быстрого роста в первые годы жизни, довольно крупных размеров и хорошей защиты от многих хищников плотность ежа может достигать высоких значений — до 500 экз/м² [Gagnon et al., 2004], обеспечивая формирование одноименных сообществ или вхождение в их состав в качестве доминантов или субдоминантов [Прош, 1971; Анисимова, Фролова 1992; Ржавский и др., 2003б; Соколов, Штрик, 2003; Бритаев, Ржавский и др., 2006]. Питаясь преимущественно морской капустой, еж регулирует не только ее распространение, но и числен-

ность связанных с ней хищников (крабы, омары), под прессом которых он сам может находиться [Mann, Breen, 1972; Анисимова, 1998]. В последнее время значительно возрос интерес к данному виду как объекту промысла и марикультуры [Lawrence, Guzman, 2003]. Все это способствовало интенсификации исследований функциональной структуры популяций морского ежа у Новой Шотландии [Mann, Breen, 1972; Scheibling et al., 1999; Lauzon-Guay, Scheibling, 2007], в заливе Св. Лаврентия [Himmelman et al., 1983; Gagnon et al., 2004] и у побережья Норвегии [Sivertsen, Hopkins, 1995; Sivertsen, 2006]. В восточной части Баренцева моря весьма подробно изучены: распространение, уточненное на основе последних представлений о таксономии [обзор см. Анисимова, 1998]; численность, биомасса и размерный состав для отдельных бухт [Кузнецов, 1946; Джус, Зензеров, 1984; Дробышева и др., 1984; Сенников, Магюшкин, 1994; Милотин, 2003]; ряд аспектов популяционной биологии [Пропп, 1971; 1977; Оганесян, 1997; Анисимова, 1998]; перспективы промыслового освоения [Оганесян, Сенников, 1995; Анисимова, 1998; Толкачева, 2005]. Вместе с тем, на фоне детальных многолетних исследований в других частях ареала функциональная структура поселений в данном районе остается малоизученной: все еще не ясно, насколько велико разнообразие размерного состава на разных участках и как оно формируется. Кроме того, со времени проведения наиболее полных популяционных исследований 1960–1970-х гг. могли произойти существенные изменения, связанные как с многолетними изменениями гидрологического режима [Анисимова, 1998], так и с интенсивным распространением в Баренцевом море камчатского краба — крупного хищника-полифага, предположительно способного изменить структуру прибрежных биоценозов. [Ржавский и др., 2003а, б; 2004; Павлова и др., 2003; 2004; Ржавский, Бритаев, 2005; Ржавский, Бритаев и др., 2005; 2006; Ржавский, Павлова и др., 2005; Бритаев, Дворецкий и др., 2006; Бритаев, Ржавский и др., 2006; Бритаев, Кузьмин и др., 2006; Ржавский, Кузьмин и др., 2006; Павлова, Ржавский, 2006; Павлова, 2006 и др.]. Таким образом, цель нашего исследования заключалась, во-первых, в реконструкции функциональной структуры поселений *S. droebachiensis* восточной части Баренцева моря на примере губы Дальнезеленецкая и ее сравнении с функциональной структурой популяций Канады и Норвегии и, во-вторых, в выявлении изменений в популяционной структуре, которые могли произойти за последние годы в российских водах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена в губе Дальнезеленецкая Баренцева моря в августе 2002–2003 и 2005 гг. Пробы собирали на контрольных полигонах, расположенных преимущественно в северо-западной части губы (рис. 1; табл. 1), с глубин 3–32 м; расположение полигонов 1–10 совпадало с их расположением в 1960-х гг. [Пропп, 1971].

Обитающий в Баренцевом море палевый морской еж *S. pallidus* (G.O. Sars, 1861) обычно встречается глубже 30 м, но может селиться и мелководнее, вплоть до литорали, формируя смешанные поселения с *S. droebachiensis*. Долгое время палевого ежа рассматривали как цветовую вариацию зеленого, но в ходе ревизии ежей рода *Strongylocentrotus* России А.Г. Бажиным [1989; 1995] было показано, что эти два вида хорошо различаются по общей окраске, окраске оральной мембраны, морфологии зубов, ряду других признаков и экологии. В нашем материале (в губе Дальнезеленецкая) было найдено всего около 30 представителей *S. pallidus*. Поскольку и ранее встречаемость этого вида в губе не превышала 0,1% [Пропп, 1977], то материал, описанный М.В. Проппом по сборам 1960-х гг., где *S. pallidus* еще не рассматривался как валидный вид [Пропп, 1971], можно считать однородным.

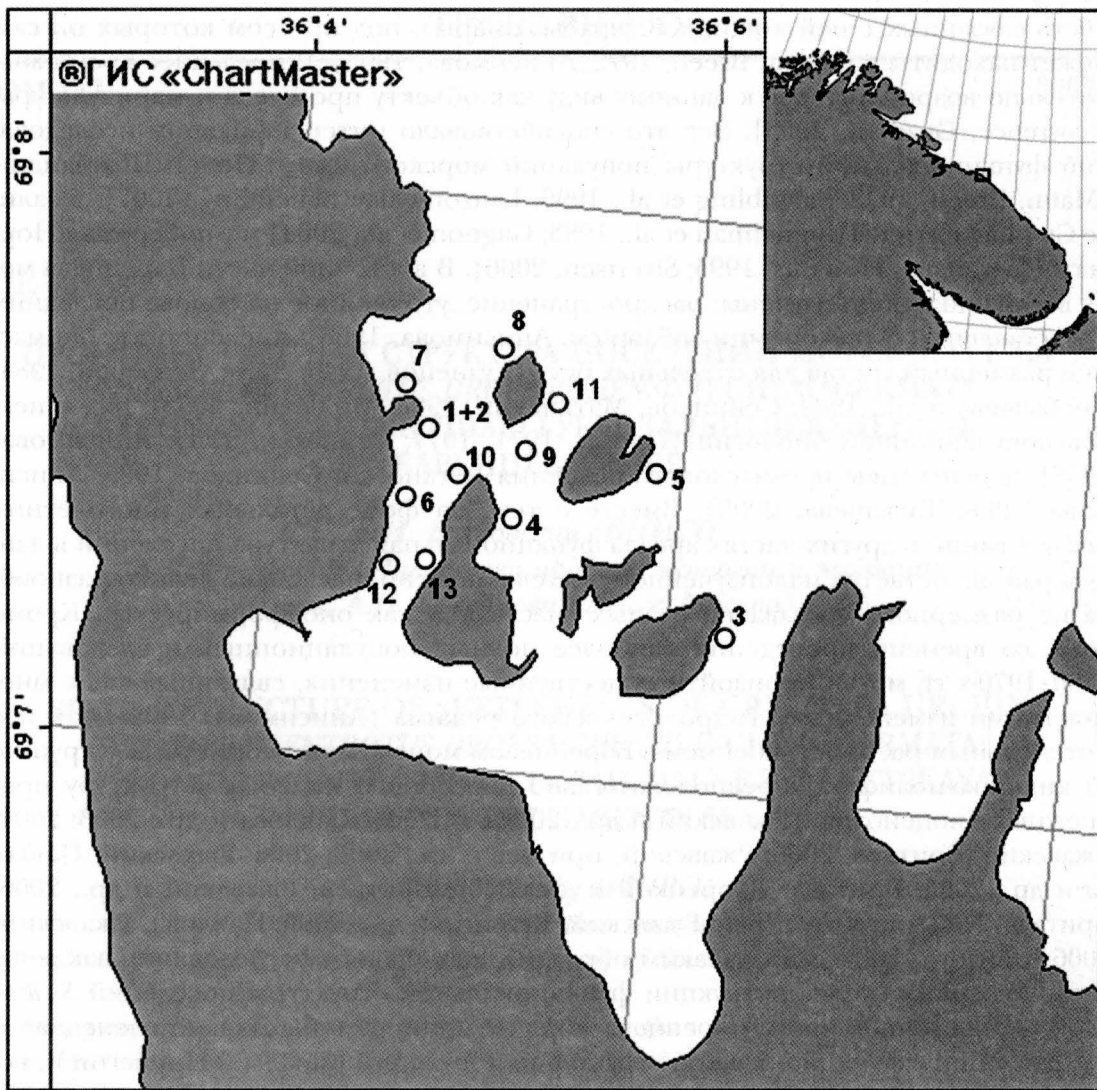


Рис. 1. Губа Дальнезеленецкая. Карта-схема контрольных полигонов

Figure 1. The Dalne-Zelenetskaya Inlet. Map of control polygons

Таблица 1. Сроки, места и методы сбора морских ежей в губе Дальнезеленецкая

Table 1. Time, sites and methods of sea urchins sampling in the Dalne-Zelenetskaya Inlet

Дата	Метод сбора	Полигоны
21.08.–05.09.2002	Случайные выборки	(1+2), 4, 6, 9, 10
07.08.–16.08.2003	С трансект и с рамок	(1+2), 3–11
31.07.–07.08.2005	С рамок	(1+2), 4, 6–13

Сбор проб осуществляли водолазы, но методика отбора была разной. В 2002 г. для изучения плотности поселений ежей учитывали по трансектам (см. ниже), а для исследования размерного состава пробы собирали на том же участке дна, случайно, без привязки к определенной площади. В 2003 г. было использовано 2 метода: трансектный, применявшийся в 1960–1970е гг. [Пропп 1971; 1977], и рамочный. При трансектном методе ежей собирали при учете массовых видов макрозообентоса. Водолаз двигался по изобате, учитывая макрозообентос и собирая

всех ежей, лежащих на поверхности грунта в полосе шириной 2 м, перекладывая рамку площадью 1 м². Обследованная площадь варьировала от 16 до 39 м². При рамочном методе водолаз погружался на дно с металлической рамкой площадью 0,25 м² и выбирал из ограничиваемого рамкой квадрата всех ежей (не только находящихся на поверхности субстрата), последовательно перекладывая рамку в случайно выбранном направлении. Число рамок определялось необходимостью получения выборки, достаточной для построения гистограммы размерного ряда пробы: в среднем 100 экз. Обследованная площадь варьировала от 0,25 до 8,75 м², (чаще 0,75–1,25 м²).

Поскольку при сборе проб с трансект исследованием охватывается более обширная площадь, то он может быть не таким тщательным, как при использовании рамок малой площади. Для проверки данного предположения был выполнен сравнительный эксперимент. В 2003 г. каждой пробе, собранной трансектным методом, соответствовала проба, собранная рамочным методом на том же полигоне и на той же глубине; только 1 трансектная проба, собранная на полигоне 1+2 (12 м) была без «пары». В 2005 г. все пробы были собраны рамочным методом.

Для сравнения размерного состава, получаемого каждым из 2-х методов, было использовано 9 пар проб: 3 пары с полигонов 1+2 (глубины 4,5, 8 и 24 м) и по одной паре с полигонов 4 (4,5 м), 5 (12 м), 7 (13 м), 8 (14 м), 9 (20 м), 10 (12 м). Пары с полигонов 3 (7,5 м), 4 (8,5 м), 6 (11 м), 9 (4 м), 10 (28 и 21 м), 11 (23 м) в анализ включены не были, поскольку пробы, собранные с трансект, содержали менее 20 экз. – минимального объема выборки, допустимого для расчета двухвыборочного критерия согласия Смирнова-Колмогорова λ [Большев, Смирнов, 1965]:

$$\lambda_{i,b} = \frac{\max_{k=1}^K |cum p_{ik} - cum p_{bk}|}{\sqrt{\frac{J_i + J_b}{J_i \cdot J_b}}}, \quad (1)$$

где $cum p_{ik}$ и $cum p_{bk}$ – накопленные частоты k -того размерного класса в i -й и b -й пробах, J_i и J_b – объемы выборок.

При сборе большинства проб регистрировали тип грунта (скала, валуны, галька), фоновый макробентос и степень развития ламинарии: 0 – ламинария отсутствует; 1 – ламинария встречается в виде одиночных растений или оторванных слоевищ (сбросы); 2 – ламинария в виде более или менее обширных зарослей.

У собранных ежей после подсчета и взвешивания измеряли диаметр панциря с помощью штангенциркуля с точностью до 0,1 мм.

Для оценки распределения использовали индексы [Смуров, Полищук, 1989]:

1) агрегированности Морисита

$$IM = \frac{\sigma^2 - \bar{N}}{\bar{N}^2} + 1, \quad (2)$$

где \bar{N} – средняя плотность (экз/м²); σ^2 – дисперсия плотности;

2) средней плотности в скоплениях Ллойда

$$m^* = \frac{\sigma^2 + \bar{N}^2}{\bar{N}} - 1 \quad (3)$$

3) относительной площади скоплений

$$K = 1 - \frac{\bar{N}}{m^*} \quad (4)$$

При IM близком к 1, распределение слабо агрегировано, приближается к случайному; при $IM \gg 1$ агрегированность высокая, и значительная часть гидроби-

онтов находится в скоплениях (пятнах). Скоплением следует считать участок, где плотность выше средней. Скопления характеризуются средней (по данным из всех скоплений) плотностью поселения m^* и долей площади K , которую они занимают по отношению ко всей обследованной площади (подробнее о влиянии значений m^* и K на плотность и площадь скоплений [Смуров, Полищук, 1989]).

Для определения возраста использовали модальный анализ, а также литературные данные по восьми участкам Норвежского [Sivertsen, Hopkins, 1995] и двум участкам Охотского [Белый, 2006] морей. В обоих регионах возраст ежей определяли путем подсчета линий роста на интерамбулакральных пластинках панциря [Jensen, 1969].

При построении гистограмм для модального анализа, учитывая низкие темпы роста, использовали шаг 1 мм. «Зашумление» выделяемых когорт случайными колебаниями частот размерных классов преодолевалось большим объемом выборки (6245 экз.) и ее сглаживанием 5-членной скользящей средней:

$$f_{is} = (f_{i-2} + 4f_{i-1} + 6f_i + 4f_{i+1} + f_{i+2}) / 16, \quad (5)$$

где f_{is} – сглаженная частота, f_{i-2} , f_{i-1} , f_i , f_{i+1} , f_{i+2} – эмпирические частоты, i – номер размерного класса.

Так же, как и при анализе норвежской популяции [Sivertsen, Hopkins, 1995], для выделения размерно-возрастных когорт [Буяновский, 2004] использовали метод Бхаттачарайи [Bhattacharaya, 1967], автоматизированный в программе FISAT-II (FAO-ICLARM Fish Stock Assessment Tools) v.1.2.2. В основе метода лежит допущение, что распределение частот размерных классов в каждой возрастной когорте подчиняется нормальному закону [Harding, 1949 и др.].

При выделении групп проб со сходным размерным составом использовали оригинальную методику [Буяновский, 2004, 2005а; Буяновский, Поляков, 2007], близкую к методу рекуррентных групп [Fager, 1957; Крылов, 1969, 1971]. По сравнению с начальными исследованиями [Буяновский, 2004] она была преобразована в специальную программу для ПК [«ИРС-2.1», © ВНИРО, Буяновский, Поляков, 2007], позволившую существенно ускорить расчеты. Итогом расчетов является выделение 3-х категорий проб: (1) пробы, входящие в одну группу; (2) пробы, которые могут быть отнесены к 2 и более группам; (3) пробы, которые не могут быть отнесены ни к одной из групп. Размерный состав каждой пробы, входящей в одну группу, сходен (здесь и далее: размерный состав сходен, если расчетное значение критерия согласия $\chi^2 \leq 1,36$) с усредненным размерным составом данной группы – типом размерной структуры [Буяновский, 2004] – и несходен с усредненным размерным составом других групп. Соответственно, для проб категории (2) он сходен с усредненным размерным составом 2-х и более групп, а для проб категории (3) не сходен с усредненным размерным составом ни одной из выделенных групп.

Для расчетов был выбран шаг 2 мм: при меньшем шаге на сходство между пробами заметное влияние оказывают не только размерно-возрастные когорты, но и случайные отклонения частот размерных классов, а при большем – искусственное объединение соседних размерно-возрастных когорт [Буяновский, 2004]. Кроме того, при увеличении шага резко возрастает внутригрупповая дисперсия M^2 (с 196 при 2 мм до 247 при 5 мм).

$$M^2 = \frac{\sum_{z'=1}^{Z'} (M_{z'}^2 \cdot y_{z'})}{\sum_{z'=1}^Z y_{z'}}, \quad (6)$$

где Z' – число групп, $y_{z'}$ – число проб в z' -й группе, $M_{z'}^2$ – ошибка аппроксимации группы:

$$M_{z'}^2 = \frac{\sum_{i=1}^{y_{z'}} \sum_{k=1}^K [G_{z'k}(\%) - P_{q_i^{z'k}}(\%)]}{y_{z'} - 1}, \quad (7)$$

где $G_{z'k}(\%)$ – частость (%) k -го размерного класса i -й пробы, $P_{q_i^{z'k}}(\%)$ – частость (%) k -го размерного класса z' -й группы (рассчитывается как средняя частость $G_{z'k}(\%)$ для $y_{z'}$ проб).

При шаге в 2 мм $M^2 = 196$, а при шаге в 5 мм $M^2 = 247$.

Зависимость сырой массы (W_w , г) животных от диаметра (D , мм) описывали уравнением [Пропп, 1977]:

$$W_w = D^{2,46} \quad (8)$$

Повторяющееся сходство поселений оценивали, сопоставляя размерный состав проб с разных полигонов, собранных в один и тот же год в одном из 4 диапазонов глубин рамочным методом. Диапазоны глубин были выделены на основе распределения типов размерной структуры (см. раздел «Результаты» и рис. 6). Если в один год на одном полигоне и в одном диапазоне глубин было собрано несколько проб, их рассматривали как одну пробу с усредненным размерным составом. При сопоставлении каждой пары проб, далее – испытаниям, рассчитывали λ . Если расчетное λ было меньше 1,65 (отсутствие достоверности различий при $\alpha=0,01$), испытание считали равным 0, если больше – равным 1. Размерный состав поселений с двух полигонов считали сходным, если отношение числа испытаний, равных 0, к их общему числу, далее – степень несходства, было меньше 0,50; при этом рассматривали только те пары полигонов, где общее число испытаний было больше 1. Например, если на полигонах А и Б было собрано по 2 пробы: № 1–2 и 3–4 соответственно, то общее число испытаний было равно 4 (сравнивали пробы 1 и 3, 1 и 4, 2 и 3, 2 и 4). Если в 3-х случаях (например, при сравнении проб 1–3, 1–4 и 2–3) λ было $\leq 1,65$, то степень несходства была равна $(0+0+0+1)/4 = 0,25$ и размерный состав поселений на полигонах А и Б считали сходным. Если, например, на полигонах В и Г было собрано по 1 пробе, то общее число испытаний было равно 1, и этого было недостаточно для принятия решения о сходстве или несходстве размерного состава поселений на исследуемых полигонах.

Для других математических расчетов и построения графиков использовали стандартные методы сравнения [Лакин, 1990] и программы MS® Office Excel 2003 и STATISTICA® 6.0. Все усредненные значения приводятся (\pm) со стандартной ошибкой.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сравнение трансектного и рамочного методов выполняли несколькими способами. Вначале для парных проб, собранных в 2003 г. как рамочным, так и трансектным методами, и использованных для сравнения размерного состава, выполнили однофакторный дисперсионный анализ, где в качестве тестируемых признаков использовали плотность и средний диаметр. Для обоих показателей расчетная дисперсия (F_p), равная 12,6 для плотности и 15,8 для среднего диаметра, была выше критической ($F_{кр} = 4,5$ для $b = 0,05$ и $df = 17$). Таким образом, влияние метода сбора на оценки плотности и среднего размера морских ежей можно считать достоверным. При использовании рамок средние значения плотности и диаметра морских ежей составляли $18,1 \pm 2,4$ экз/м² и $42,1 \pm 0,7$ мм ($n = 649$ экз.), а при использовании трансект – $7,1 \pm 2,0$ экз/м² и $54,0 \pm 0,5$ мм ($n = 920$ экз.). Плотность, рассчитанная по данным для всех трансект с полигонов 1–10, была еще ниже, составляя в 2002 и 2003 гг. $4,7 \pm 2,0$ и $5,0 \pm 1,4$ экз/м² соответственно.

Далее, с помощью критерия согласия λ оценили достоверность различий размерного состава каждой пары проб. В 7 парах расчетные значения превосходили критическое ($\lambda_{кр} = 1,36$ для $\alpha = 0,05$), и в 2-х (полигон 1+2 глубины 4,5 и 8 м) парах они были меньше. Таким образом, метод сбора, как правило, влияет на размерный состав выборки. Указанные закономерности подтвердило и сопоставление усредненного размерного состава проб, взятых каждым из двух способов: достоверность различий ($\lambda = 2,49$) была обусловлена значительным недобором особей диаметром менее 35 мм (рис. 2).

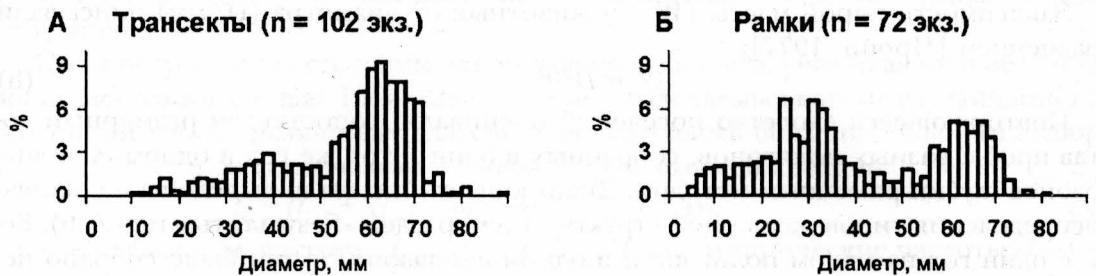


Рис. 2. Усредненный размерный состав морских ежей из 9 проб, собранных трансектой, и из 9 проб, собранных рамкой, с тех же участков

Figure 2. Size structure of the sea urchins averaged on 9 samples collected by transects (A) and on 9 samples collected by frameworks (B) from the same sites

Распределение. При оценке батиметрического распределения в масштабе губы (по всем пробам, собранным в один год и одним методом) по данным трансектных оценок в 2002 г. наибольшие плотность и биомасса отмечены на глубинах до 12,5 м, а в 2003 г.— на 12,6–17,5 м (табл. 2). По рамочным оценкам в 2003 г. плотность на разных глубинах была почти одинаковой, а наиболее высокая биомасса отмечена на глубинах 26,1–32,0 м. В 2005 г. наиболее высокие плотность и биомасса отмечены на 12,6–17,5 м. В целом, в 2000-е гг. плотность и биомасса не уменьшались с увеличением глубины, как в 1960–1970х гг.

На разных полигонах плотность или плавно снижалась с глубиной, или возросла на глубинах 10–15 м, или была постоянной в широком диапазоне глубин (рис. 3, А–В). Наиболее высокие значения средней массы особи чаще всего регистрировали на глубинах до 10 м (рис. 3, Г–Е). Функциональной зависимости между плотностью и средней массой не отмечено ($r^2 = 0,01$).

Наиболее высокие значения плотности и средней массы отмечены на участках с более или менее обширными зарослями ламинарии; наименьшие – на участках одиночных растений или сбросов (табл. 3). Вместе с тем, различия между биотопами по обоим показателям были недостоверны.

Для проб, собранных рамочным методом с одних и тех же полигонов в 2003 и 2005 гг. (см. рис. 1) при практически одной и той же средней плотности, распределение изменилось от близкого к случайному ($IM=1$) к отчетливо агрегированному (табл. 4). Относительная площадь скоплений (K) выросла больше, чем средняя плотность ежей в скоплении (m^*).

Зависимость размеров от возраста. Анализ литературных данных показал, что в каждом регионе средние размеры особей одного возраста, собранных с разных участков, различались, иногда значительно. В то же время при сравнении данных, усредненных по каждому из двух регионов, эти различия были недостоверны (табл. 5). Следовательно, с высокой долей уверенности можно утверждать, что в Баренцевом море размеры ежей, усредненные для разных лет и биотопов, будут почти такими же, как в Норвежском и Охотском морях.

Таблица 2. Батиметрическое распределение количественных показателей поселений морского ежа в губе Дальнезеленецкая в разные годы. N – плотность, экз/м²; W – средняя масса особи, г; B – биомасса, г/м². T – сборы с трансект, C – случайный сбор (только для оценки W), P – сборы с рамок. Диапазоны глубин подобраны таким образом, чтобы глубины, с которых брали пробы в 2000-е гг., были максимально близки к глубинам 5, 10, 15, 20 и 32 м, с которых брали пробы в 1960-е гг.

Table 2. Bathymetric and temporal distribution of quantitative indexes of sea-urchins in the Dalne-Zelenetskaya Inlet. N – density, ind./m²; W – average individual mass, g; B – biomass, g/m². T – transect collections, C – occasional sampling (for W – estimation only), P – framework collections. Depth ranges are grouped in such way that depths where the samples were collected in 2000s were closest to 5, 10, 15, 20 and 32 m where the samples were collected in 1960s.

Глубина, м	Показатели	Метод, год					
		T. 1960-е	T. 1970-е	ТС. 2002	T. 2003	P. 2003	P. 2005
2,5–7,5	N	33	35	7	3	19	18
	W	37	67	81	67	47	63
	B	1253	2345	567	178	893	1134
7,6–12,5	N	24	24	7	5	19	23
	W	28	59	34	83	19	46
	B	663	1416	238	342	361	1058
12,6–17,5	N	22	18	0,1	11	17	34
	W	20	39	27	70	35	45
	B	436	702	3	798	595	1530
17,6–26,0	N	16	5	3	3	15	8
	W	22	36	23	70	22	50
	B	361	180	69	180	330	400
26,1–32,0	N	4	5	1	0,3	20	–
	W	25	15	101	47	59	–
	B	98	75	101	14	1180	–
Средняя	N	23,6	17,4	4,7	5,0	17,3	20,6
	W	28,0	43,2	80,1	87,6	30,4	53,8
	B	707,8	943,6	383,9	441,4	541,0	1060,0

Таблица 3. Зависимость плотности (N) и средней массы морских ежей (W) от степени развития ламинарии по данным сборов рамками

Table 3. Dependence of density (N) and average individual mass of sea urchins collected by frameworks on degree of kelp development

Степень развития ламинарии	Число проб	N ± SE, экз/м ²	W ± SE, г
Заросли	10	21 ± 4	47 ± 5
Одиночные растения, сбросы	6	16 ± 3	38 ± 10
Нет	13	18 ± 3	41 ± 7

Таблица 4. Оценки распределения морских ежей по данным с одних и тех же полигонов в разные годы. Все пробы собраны рамками

Table 4. Distribution indexes for sea urchins collected by frameworks from the same control sites both in 2003 and 2005

Год	Число проб	\bar{N}	σ^2	IM	m*	K
2003	13	171	49	1,1	19	0,10
2005	18	19	367	2,0	37	0,49

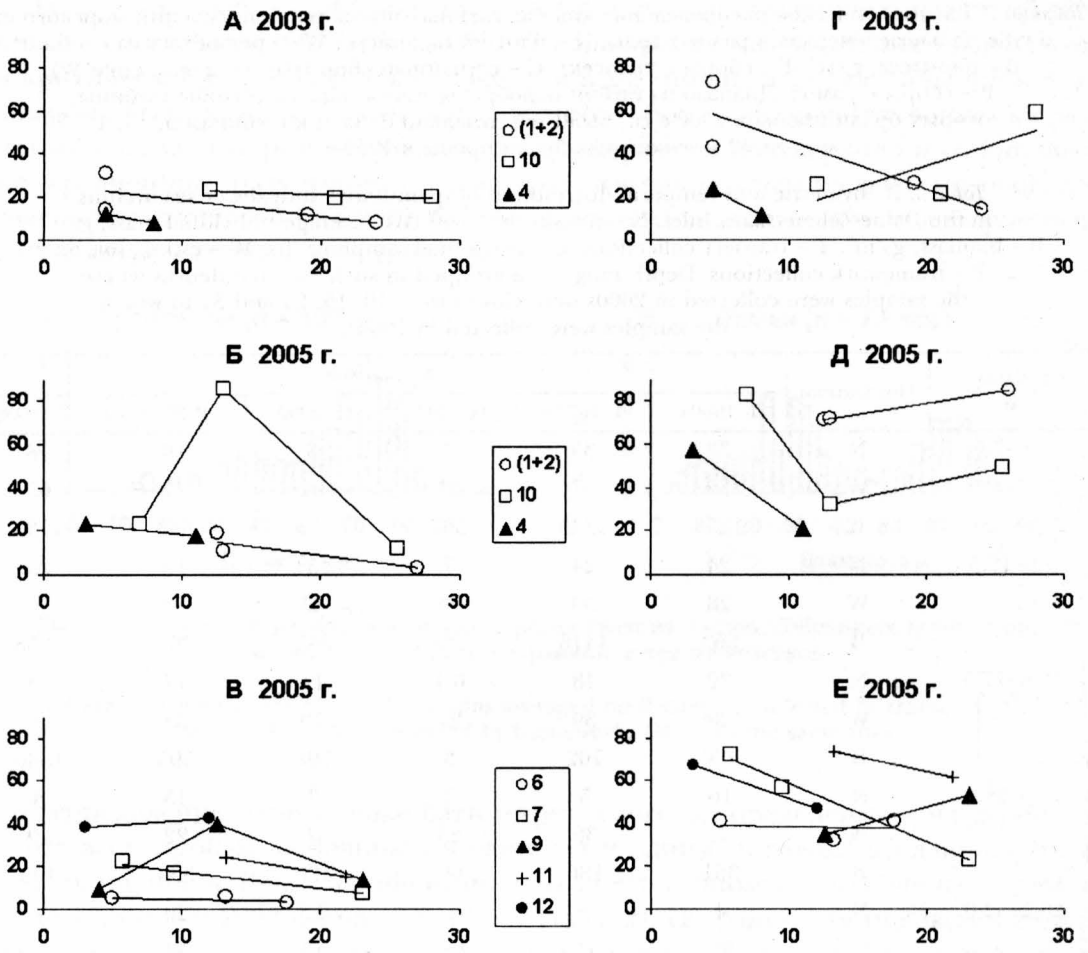


Рис. 3. Зависимость плотности (А-В) и средней массы (Г-Е) морских ежей, собранных рамками на разных полигонах (цифры легенды), от глубины. По оси абсцисс – глубина, м; по оси ординат – плотность, экз/м² (А-В) и средняя масса особи, г (Г-Е)

Figure 3. Bathymetric distribution of abundance (А-В) and average individual biomass (Г-Е) of the sea urchins collected by frameworks on different control sites (legend values). Abscise axis: depth, m; ordinates axis: density, ind/m² (А-В) and average individual mass, g (Г-Е)

Таблица 5. Средние размеры (мм) морских ежей в Норвежском и Охотском морях

Table 5. Average size (diameter, in mm) of the sea urchins in the Norwegian Sea and the Sea of Okhotsk

Регион	Возраст, полных лет +											
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12
Норвежское море	18±1	24±0	30±1	35±1	40±1	45±1	47±1	51±2	54±2	56±2	58±2	57±1
Охотское море	17±2	24±1	29±2	37±2	42±2	46±1	50±0	53±1	56±2	59±4	61±4	63±5

Полученные вследствие модального анализа средние значения нормальных распределений вполне соответствовали данным по Норвежскому и Охотскому морям. Они демонстрировали затухание прироста с возрастом и обеспечивали хорошее соответствие теоретических и эмпирических данных (рис. 4; табл. 6).

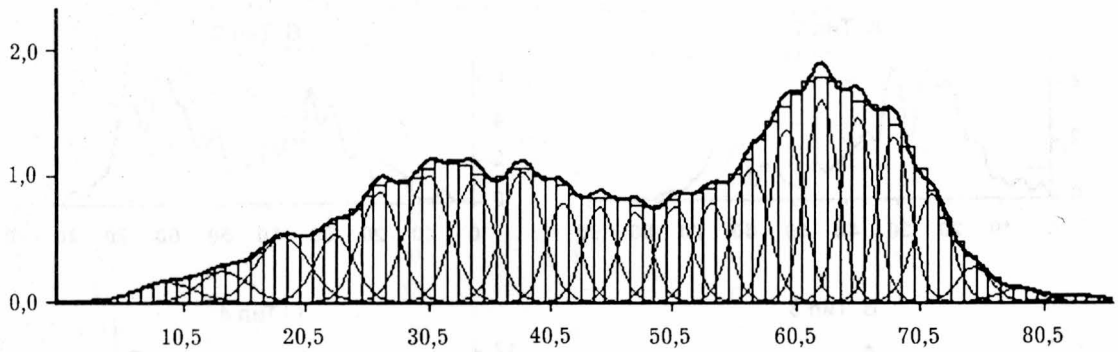


Рис. 4. *S. droebachiensis*: нормальные распределения, выделенные из размерного ряда, построенного по объединенной выборке. Жирная линия показывает сумму расчетных частот для каждого размерного класса. По оси абсцисс – диаметр панциря, по оси ординат – сглаженные с помощью формулы (5) частоты размерных классов ($\times 100$)

Figure 4. *S. droebachiensis* normal distributions distinguished from pooled size frequencies. Bold line show sums of calculated frequencies in each size class. Abscise axis – test diameter, mm; ordinates axis – frequencies ($\times 100$) smoothed by moving average (equation (5))

Таблица 6. Средние размеры (мм \pm SD) морских ежей в губе Дальнезеленецкая Баренцева моря (по данным рис. 4)

Table 6. Average test diameters (mm \pm SD) of sea urchins in the Norwegian Dalne-Zelenetskaya Inlet

Размеры	Возраст, полных лет +											
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12
Средние	19 \pm 3	26 \pm 2	32 \pm 3	39 \pm 2	43 \pm 2	47 \pm 2	51 \pm 2	55 \pm 2	58 \pm 2	62 \pm 2	66 \pm 1	69 \pm 2
Мин.–Макс.	15–21	22–26	27–34	32–39	37–45	40–50	42–53	45–61	50–62	51–70	54–68	55–70

Изменчивость размерного состава. Из-за существенных различий между пробами, собранными трансектным и рамочным методами, первые были исключены из анализа изменчивости размерного состава с помощью программы ИРС-2. Пробы, собранные в 2002 г. «случайным» методом, были включены в анализ и равномерно распределились по 3 самым многочисленным группам (см. ниже), свидетельствуя об отсутствии влияния методики сбора на размерный состав.

Всего были выделены 4 группы, объединившие 36 проб, размерный состав 10 проб не был отнесен ни к одной группе, размерный состав 1 пробы мог быть отнесен к 2-м группам.

Соответствующий 1-й группе одноименный тип размерной структуры, объединивший 11 проб, характеризуется асимметричной бимодальностью (рис. 5, А). Большой, левый, пик представлен особями диаметром 20–32 мм, соответствующим возрасту 2–4 года¹ (см. рис. 4; подробнее о соответствии размера и возраста см. Обсуждение). Малый, правый, пик представлен особями диаметром 60–70 мм, соответствующими возрасту 8 и более лет.

Структура 2-го типа, объединившего 13 проб, характеризуется симметричной бимодальностью (см. рис. 5, Б). Основу левого пика составляют особи диаметром 26–36 мм (3–4 года), а правого, так же как и в структуре 1-го типа – 50–70 мм (старше 8 лет).

¹Если считать, что оседание личинок в губе происходит в августе [Анисимова, 1998], то в этом месяце им можно давать и возраст 1+ (см. табл. 6) и 2 года.

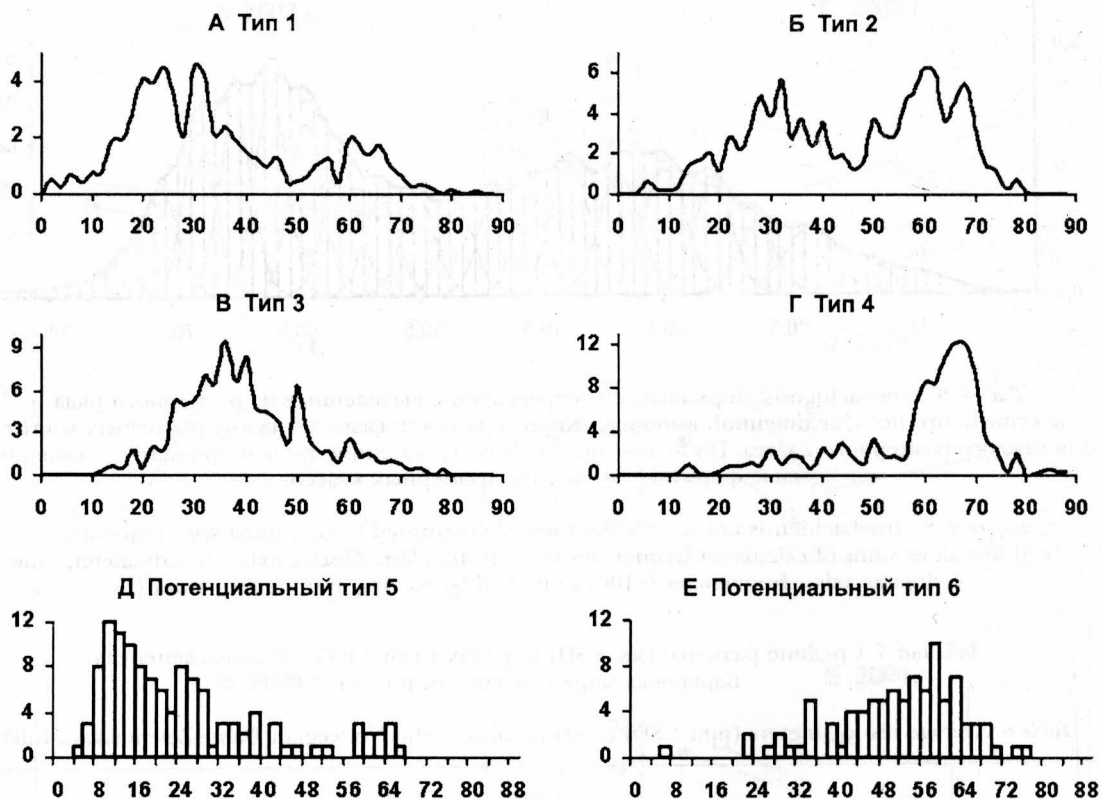


Рис. 5. Выделенные (А-Г) и потенциальные (Д-Е) типы размерной структуры в поселениях морского ежа губы Дальнезеленецкая. А-Г: усредненный размерный состав группы; Д-Е: размерный состав наиболее типичных проб. По оси абсцисс – диаметр панциря, мм; по оси ординат – число экз.

Figure 5. Defined (A-G) and potential (D-E) types of size structure for sea urchins populations in the Dalne-Zelenetskaya Inlet. A-G: averaged size structure of groups; D-E: size structure of typical samples. Abscise axis – test diameter; ordinate axis – number of individuals.

Структура 3-го и 4-го типов, объединивших соответственно 4 и 8 проб, тяготеет к мономодальному распределению (см. рис. 5, В-Г). Основу 3-го типа составляют особи диаметром 26–40 мм (возраст 3–5 лет), а 4-го – 60–70 мм (старше 8 лет).

Среди оставшихся проб следует отметить два потенциальных типа, не выявляемых с помощью программы ИРС-2 из-за малого числа проб². Первый из них (по общему счету 5-й: рис. 5, Д) характеризуется доминированием особей диаметром менее 30 мм, что соответствует возрасту 1–2 года (см. рис. 4). Второй потенциальный тип (по общему счету 6-й: рис. 5, Е) характеризуется доминированием особей диаметром 40–60 мм (5–9 лет), слабо представленных в типах 1–4.

Средняя плотность для типов 1–2 и 4 была приблизительно одинаковой и составляла соответственно 16 ± 2 , 19 ± 4 и 16 ± 4 экз/м². Для типа 3 она была более высокой, но отличие от других типов было недостоверным: 36 ± 18 экз/м².

Типы 1–2 и 4 регистрировались во все 3 года наблюдений. Тип 3 не был обнаружен в 2002 г. (табл. 7). Между 2003 и 2005 гг. можно отметить тенденцию к снижению встречаемости типа 1 и увеличению встречаемости типов 2–4. Из потенциальных типов размерной структуры 5-й встречен только в 2003 г., а 6-й – в 2005 г.

² Программа выделяет тип, если соответствующая ему группа состоит не менее чем из 3 проб, сходных друг с другом. В потенциальный тип 5 вошло 2 пробы, а в потенциальный тип 6–3, но для одной из пар λ была равна 1,50 ($\geq 1,36$).

Таблица 7. Распределение типов размерной структуры в разные годы

Table 7. Types of size structure frequencies in different years

Тип	2002 г.		2003 г.		2005 г.	
	Число проб	%	Число проб	%	Число проб	%
1	3	33	7	44	1	5
2	3	33	3	19	7	32
3	0	0	1	6	3	14
4	3	33	1	6	4	18
Несгр.	0	0	4	25	7	25
Всего	9	100	16	100	22	100

На основе пространственного распределения типов (табл. 8) можно выделить: восточные полигоны 3 и 5, где типы не обнаружены (проба с полигона 3 относилась к потенциальному типу 5); центральные полигоны 4, 9, 11, где не встречался тип 4; западные полигоны (1+2), 6, 7, 10, где данный тип, наоборот, присутствовал. Возможно также, что существует еще одна, «кольцевая», группа из полигонов 8, 12, 13, где доминирует структура 2-го типа.

Таблица 8. Распределение типов размерной структуры по полигонам, в%

Table 8. Types of size structure frequencies (%) on different control sites

Тип	(1+2)	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	40	0	40	0	0	20	0	0	33	33	0	0
2	10	0	20	0	17	40	100	33	33	33	50	100
3	0	0	0	0	33	0	0	33	11	0	0	0
4	40	0	0	0	17	20	0	0	22	0	0	0
Несгр.	10	100	40	100	33	20	0	33	0	33	50	0
Число проб	10	1	5	1	6	5	1	3	9	3	2	1

За исключением 1-го типа, не отмеченного на скалах (табл. 9), все остальные типы регистрировались как на скалах, так и на валунах, причем если типы 3–4 по обоим грунтам распределялись относительно равномерно, то тип 2 тяготел к валунному грунту. Структуры 1-го и 3-го типов чаще встречались в биотопах, где ламинария отсутствовала, структуры 2-го и 4-го типов относительно равномерно распределялись среди биотопов с наличием и отсутствием ламинарии и почти отсутствовали в биотопах, где были ламинариевые сбросы. Характерно также, что именно среди последних отмечена наиболее высокая доля проб, не относящихся ни к одному типу. Единственная проба, собранная на галечном грунте (полигон 3), относилась к потенциальному типу 5.

В соответствии с батиметрическим распределением типов можно выделить 4 диапазона глубин (рис. 6):

- до 8 м: тип 1 почти не встречается, тип 4 встречается значительно чаще, чем на других глубинах, тип 3 отсутствует;
- от 8 до 15 м: тип 4 практически отсутствует, тип 3 встречается исключительно в данном диапазоне, только здесь отмечен и потенциальный тип 5;
- от 15 до 27 м: присутствуют только типы 1–2;
- от 27 до 32 м: присутствуют только типы 2–3.

Таблица 9. Распределение типов размерной структуры в зависимости от грунта и степени развития ламинарии

Table 9. Types of size structure frequencies on different grounds and in biotops with different kelp development

Тип	Грунт				Степень развития ламинарии					
	Скалы		Валуны		0		1		2	
	пробы	%	пробы	%	пробы	%	пробы	%	пробы	%
1	0*	0	9	32	6	33	1	20	2	17
2	2	29	8	29	4	22	1	20	5	42
3	1	14	2	7	2	11	0	0	0	0
4	2	29	3	11	3	17	0	0	2	17
Несгр.	2	29	6	21	3	17	3	60	3	25
<i>Всего</i>	7	100	28	100	18	100	5	100	12	100

*Несовпадение числа проб в таблице и группах связано с отсутствием для некоторых проб информации о грунте или ламинарии.

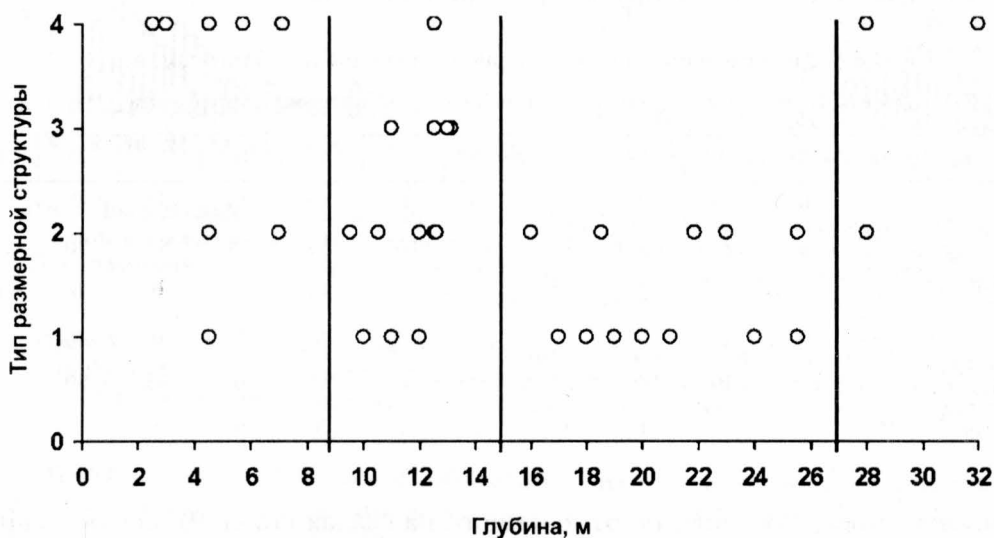


Рис. 6. Батиметрическое распределение типов размерной структуры

Figure 6. Bathymetric distribution of different types of size composition of the shrimp

Таким образом, среди пространственных факторов наиболее отчетливую дифференцировку размерного состава показывает глубина влияние остальных факторов (территориальное расположение полигона, грунт, степень развития ламинарии) проявляется менее четко.

Сопоставление размерного состава проб, взятых с разных полигонов в один год в одном из 4-х выделенных диапазонов глубин (табл. 10), позволило выделить как минимум 2 группы полигонов, внутри которых размерный состав меняется более или менее синхронно. В первую входят северо-западные полигоны у берега: (1+2) и 7, во вторую «островные» полигоны 9, 10 и 6. Полигон 11, сходный с полигонами (1+2) и 10, но несходный с остальными полигонами, скорее всего, следует рассматривать как промежуточный. Безусловно, полученные данные следует рассматривать как предварительные и окончательный вывод можно будет сделать только при увеличении числа испытаний. Тем не менее, базируясь на выявленном сходстве, для оценки многолетних изменений можно еще больше (после разбиения по диапазонам глубин) минимизировать пространственную сос-

тавляющую изменчивость, объединив в пределах каждого из 4 диапазонов глубин данные со сходных полигонов (табл. 11).

Для расчета все данные были дважды усреднены. Вначале были усреднены плотность и размерный состав проб внутри одного диапазона глубин (табл. 11), а затем – между диапазонами. Выполненные затем расчеты показали, что плотность оставалась практически постоянной: в 2003 г. она была равна 16 ± 2 экз/м², а в 2005 г. – 20 ± 6 экз/м². Расчет размерного состава (рис. 7) показал, что из-за низкой средней (усредненной по всем полигонам) численности пополнения поселения постепенно старели. Численность старшей размерно-возрастной когорты (от 60 мм) за счет накопления возрастов оставалась стабильной, свидетельствуя, что определение возраста у особей диаметром свыше 60 мм по их размерам возможно только с точностью до нескольких лет.

Вместе с тем, несмотря на низкое среднее значение, на некоторых участках, например на полигоне 4, численность пополнения в 2005 г. была сравнительно высокой (рис. 8). Эти данные подтверждают общий принцип фазовой организации популяции морских ежей, выявленный ранее для близкого вида *S. intermedius* [Буяновский, 2005].

Таблица 10. Результаты сравнения размерного состава проб, собранных с разных полигонов.

Под основной диагональю (x) – общее число испытаний; над ней – степень несходства.

Жирным шрифтом выделены пары полигонов, признанных сходными

Table 10. Results of samples from different control sites comparison. Under the main diagonal (x): number of tested pairs of samples, above – ratio of common rank to the number of tested pairs of samples. Bold values shows pairs of similar control sites

Полигон	1+2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1+2	X	1,00	1,00	–	0,67	0,00	1,00	1,00	0,50	0,00	1,00	1,00
3	1	X	0,00	–	–	–	–	–	–	–	–	–
4	3	1	X	–	–	1,00	–	1,00	1,00	1,00	0,50	0,00
5	0	0	0	X	1,00	–	–	1,00	1,00	–	–	–
6	3	0	0	1	X	0,67	–	0,00	0,20	1,00	1,00	1,00
7	2	0	2	0	3	X	1,00	1,00	0,75	1,00	1,00	0,00
8	1	0	0	0	0	1	X	–	1,00	1,00	–	–
9	1	0	1	1	3	2	0	X	0,33	0,50	1,00	0,00
10	4	0	2	1	5	4	1	3	X	0,33	1,00	1,00
11	2	0	1	0	2	3	1	2	3	X	1,00	1,00
12	1	0	2	0	2	1	0	1	1	1	X	0,00
13	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	X

Таблица 11. Число проб, использованных для оценки многолетних изменений в 2003/2005 гг.

Table 11. Samples number used for analysis of annual changes in 2003/2005

Полигоны	Глубины, м			
	до 8	от 8 до 15	от 15 до 27	от 27
(1+2), 7	2 / 1	0 / 0	3 / 2	0 / 0
6, 9, 10	0 / 0	3 / 3	1 / 3	0 / 0
4	2 / 1	0 / 0	0 / 0	0 / 0
11	0 / 0	0 / 0	1 / 1	0 / 0

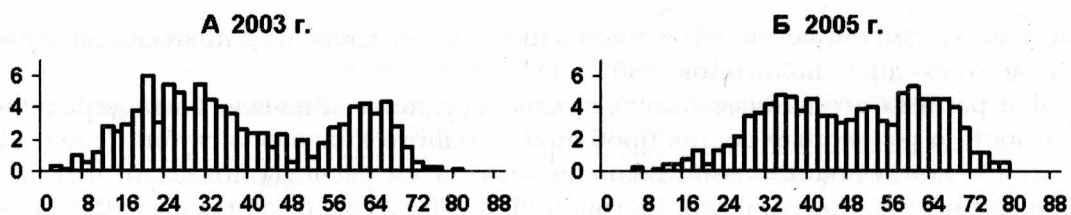


Рис. 7. Размерный состав поселений морского ежа в разные годы по данным рамочных сборов. Объемы выборок: 810 (А) и 1586 (Б) экз. По оси абсцисс: диаметр панциря, по оси ординат: частота встречаемости, %

Figure 7. Size structure of sea urchins population in different years evaluated from framework samples. Measured individuals: 810 (A) and 1586 (B). Abscise axis: test diameter, mm; ordinates axis: frequencies, %

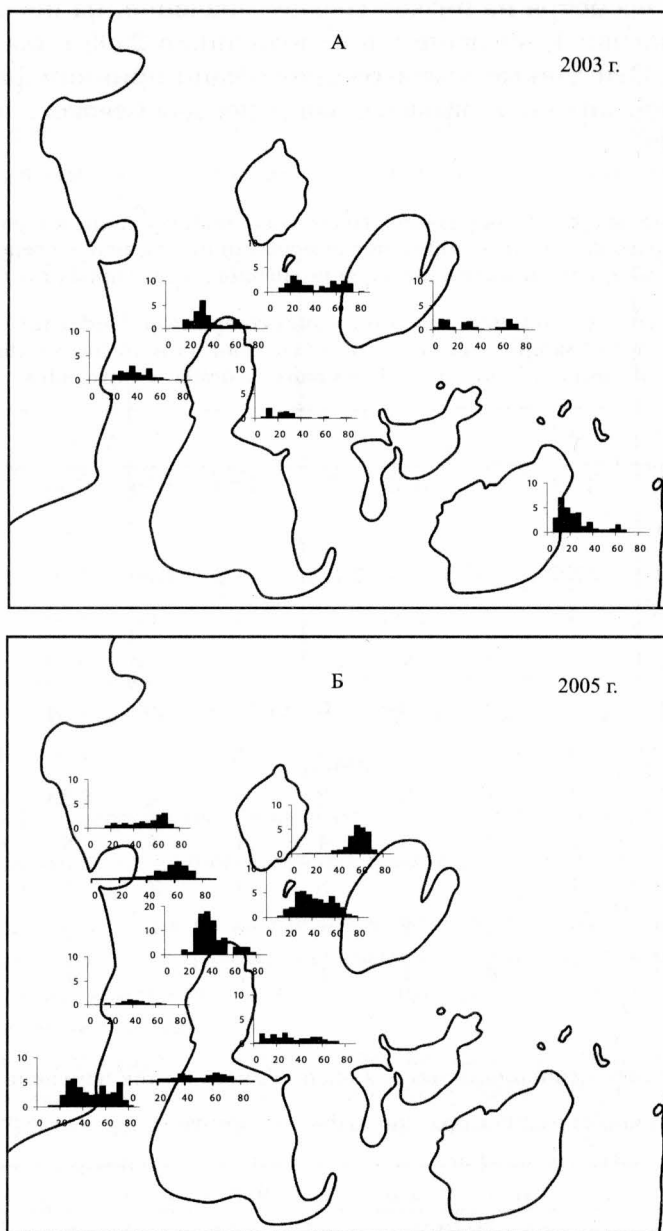


Рис. 8. Размерный состав поселений морского ежа на разных полигонах на глубине 8–15 м в 2003 и 2005 гг., по данным рамочных сборов. На гистограммах по оси абсцисс: диаметр, мм; по оси ординат: плотность, экз./м²

Figure 8. Sea urchins size structure on different control sites at depths 8–15 m in 2003 and 2005 by frameworks collections. Abscise axis – test diameter, mm; ordinate axis – density, ind./m²

Функциональной зависимости между плотностью молоди и плотностью крупных ежей (диаметром до и свыше 10 мм соответственно) отмечено не было. Тем не менее, при плотности крупных особей свыше 30 экз/м² мелкие ежи отсутствовали.

На скалах плотность молоди составляла $0,01 \pm 0,01$ экз/м², на валунах – $0,39 \pm 0,15$ экз/м². Наиболее плотно заселенные участки (свыше 2 экз/м²) были связаны с галькой (полигон 3, 2003 г., 8 м), валунами без идентификации (5, 2003 г., 12 м) и мелкими валунами (4, 2005 г., 11 м).

Изменчивость размерно-весового состава. Для сравнения с результатами 1970-х гг. [Пропп, 1977] данные с диапазонов глубин вокруг значений 5, 15, 20 и 32 м были пересчитаны с помощью формулы (8) и перегруппированы с учетом зависимости от массы. В 2002 г. доля особей массой до 10 г (диаметром до 26 мм – возрастом до 3 лет) наиболее высокой была на 17 и 20 м; на 32 м эти ежи полностью отсутствовали (рис. 9, А–Д). В 2003 г. по данным трансектных сборов эти ежи не были обнаружены в заметном количестве ни на одной из указанных глубин (см. рис. 9, Е–И). По данным рамочных сборов, на разных глубинах их доля была одинаковой с небольшим преобладанием на 15 и 20 м (см. рис. 9, К–Н). В 2005 г. больше всего их было отмечено на 10 м (см. рис. 9, О–С). В целом, размерно-весовой состав морских ежей был чрезвычайно изменчив как по годам, так и по глубинам.

ОБСУЖДЕНИЕ

Распределение. Средняя плотность, рассчитанная по данным рамочных учетов (см. табл. 2) соответствует значениям, полученным в этом же районе в 1960–1970-е гг. с помощью трансект [Пропп, 1971; 1977]. Максимальное значение, отмеченное для одной выборки (86 экз/м²), в настоящее время значительно выше, чем ранее (около 40 экз/м²), но указанная величина является скорее исключением, чем правилом: усредненные максимальные значения в 2003 и 2005 гг. также варьировали от 30 до 40 экз/м². С другой стороны, значения плотности, полученные по данным трансектных учетов, то есть тем же методом, что и у М.В. Проппа, оказались в несколько раз ниже, чем у него.

Данные по средней массе одной особи, полученные М.В. Проппом и нами с помощью рамочных учетов, также гораздо ближе к нашим данным, полученным рамками, чем к данным полученными с трансект и случайным образом в 2002–2003 гг.

Показатели средней биомассы по результатам наших трансектных учетов по сравнению с 1960–1970-ми гг. также заметно снизились, но не так сильно, как плотность поселений. Рамочные же учеты 2003 и 2005 гг. продемонстрировали сильно различающиеся результаты. Значительное увеличение средних размеров особи и биомассы поселений может произойти минимум за 2 года (см. табл. 2, рис. 7, 9). Согласно нашим данным по учету всего макрозообентоса (здесь детально не рассматриваются), в ряде сообществ морские ежи стали доминантами и субдоминантами за счет увеличения биомассы при сохранении численности. В сообществах же, где они и раньше доминировали, их биомасса увеличилась в еще большей степени [Пропп, 1971; Ржавский и др., 2003; 2006; Бритаев, Ржавский и др., 2006].

Ранее [Ржавский и др., 2003 а; 2004 и др.] на основании полученных данных была выдвинута гипотеза, что, если наблюдаемые изменения связаны с воздействием вселившегося камчатского краба, то они могут быть объяснены следующим образом. На открытых поверхностях молодь ежей выедается, поэтому здесь уменьшается плотность поселений, особенно за счет мелких экземпляров, наиболее доступных для выедания крабом, а также происходит перераспределение

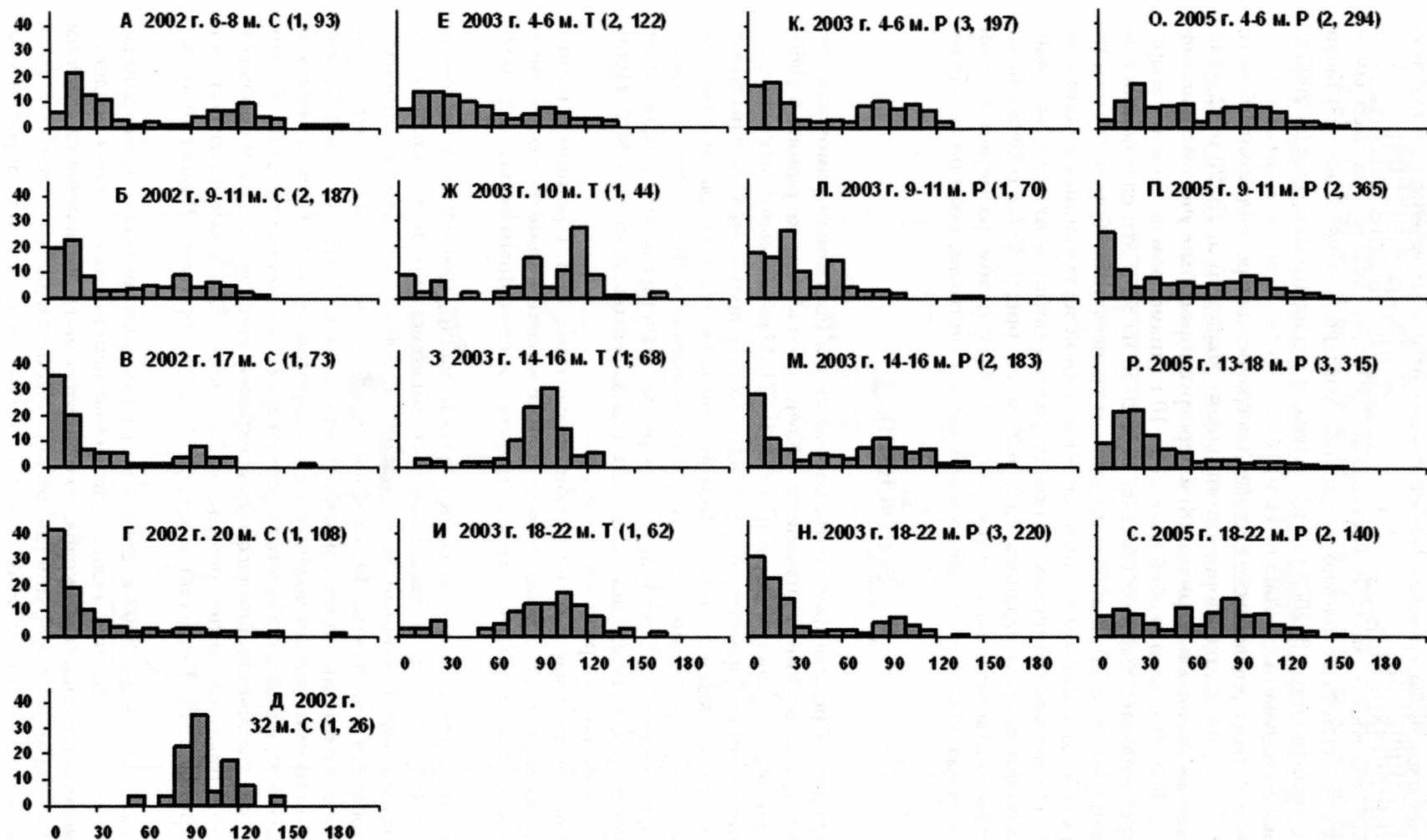


Рис. 9. Размерно-весовой состав поселений морского ежа в губе Дальнезеленецкая в разные годы в области глубин 5, 10, 15, 20 и 32 м. Методы сбора: С – случайно, Т – трансекты, Р – рамки. В скобках: число проб и промеров. По оси абсцисс – масса, г; по оси ординат – частота, %

Figure 9. Mass distribution of sea urchins in the Dalne-Zelenetskaya Inlet in different years at approximate depths 5, 10, 15, 20, 32 m. Methods of sampling: C – occasional, T – transects, P – frameworks. In brackets: samples and measured individuals number. Abscise axis – mass, g; ordinate axis – frequencies, %

ежей в сторону убежищ (промежутков между камнями, трещин, зарослей макрофитов), что в целом позволяет поддерживать численность поселения на стабильном уровне.

Более детальный анализ полученных данных не только не опровергает эту гипотезу, но и позволяет с ее помощью объяснить ряд фактов.

Во-первых, если допустить, что при трансектном методе тщательность сбора была одинаковой (а только при таком допущении возможны какие-либо сравнения), возникает вопрос, насколько М.В. Пропп недоучитывал особей малых размеров: массой до 10 г или диаметром до 26 мм. Судя по его гистограммам [Пропп, 1977], эта категория была представлена достаточно полно и на некоторых глубинах была доминирующей. Согласно же нашим данным с трансект, доля этой категории была очень низкой, в то время как в рамках она была сравнимой со значениями, указанными М.В. Проппом (см. рис. 9, *E-H*). Подобное противоречие хорошо объясняется с точки зрения перераспределения ежей в сторону убежищ: в 1960–1970-е гг., когда камчатского краба только начинали вселять, молодь ежа спокойно обитала на открытых поверхностях глубже 10 м. В 2000-е гг., когда краб стал важным компонентом прибрежных сообществ, его потенциальные жертвы, мелкие ежи, стали концентрироваться в убежищах, не попадая в поле зрения водолаза, учитывающего бентос на больших площадках. Открытие у морских ежей отрицательного хемотаксиса на крабов и омаров [Mann et al., 1984] позволяет предположить, что концентрация молоди в убежищах происходит активным образом за счет миграций, которые этот вид вполне способен осуществлять [Пропп, 1977 и др.].

Для других районов Мурмана при исследовании полного диапазона глубин указываются значения плотности в 6–30 экз/м² [Анисимова, 1998; Милютин, 2003]. Максимальные значения, как правило, варьируют от 40 до 72 экз/м²; значения в 180–200 экз/м² относятся к концу 1930-х гг. [Кузнецов, 1946]. Уменьшение плотности за это время могло произойти вследствие многолетнего снижения среднегодовых температур [Анисимова, 1998]. Нельзя исключить, что различия связаны и с методами оценки, которые в работе В.В. Кузнецова, к сожалению, не указаны.

В Норвегии, в ее южных районах, в 1990-х гг. средняя плотность составляла 52,2 экз/м², в северных – 26,1 экз/м² [Sivertsen, 1997], но именно в южных районах были отмечены ее сильные колебания, сопровождающиеся развитием зарослей ламинарии, ранее угнетенных морскими ежами [Sivertsen, 2006]. У Восточной Канады, где периодически образуются «фронты выедания» на границе с ламинарией, максимальная плотность достигает еще больших значений – 280–500 экз/м² [Brady, Scheibling, 2004; Gagnon et al., 2004], причем ущерб водорослям становится ощутимым только по достижении пороговой биомассы в 65 кг/м² [Gagnon et al., 2004]. С учетом этих значений представляется, что стабильность системы «водоросли – морские ежи» на мурманском побережье [Анисимова, 1998] обусловлена относительно низкой плотностью ежей, не приводящей вначале к выеданию водорослей, а затем – к гибели ежей вследствие «волн жизни» [Sivertsen, 2006] или эпизоотий [Анисимова, 1998].

Лабораторные исследования показали, что наличие хищников, в частности крабов, приводит к агрегирующему ответу, повышающему защиту крупных особей, которые, в отличие от молоди, не могут найти подходящего убежища [Bernstein et al., 1983]. В данном контексте, с учетом открытия у ежей отрицательного хемотаксиса на крабов и омаров [Mann et al., 1984], наблюдаемое усиление агрегации, так же как и обсуждаемое выше перераспределение молоди в сторону убежищ, могут рассматриваться как ответ на продолжающееся расселение в Баренцевом море камчатского краба. Вместе с тем, другие хищники, например зубатка, питаясь в агрегациях, наносят больший ущерб численности ежей, чем при питании случайно распределенными особями [Hagen, Mann, 1994].

Увеличение агрегированности распределения за счет преимущественного возрастания относительной площади скоплений K (см. табл. 2) может быть связано с увеличением средних размеров в 2005 г. по сравнению с 2003 г. (см. рис. 6, 10). Более крупным особям требуются более обширные «кормовые участки», и это приводит к увеличению расстояний между особями; в то же время пятнистый характер распределения грунтов и кормовых объектов – водорослей – удерживает скопления от расплзания и превращения агрегированного распределения в случайно-мозаичное. Кроме того, по мере роста все больше ежей покидает убежища, становясь более доступными для сбора: вероятно это основная причина увеличения средней плотности скоплений m^* (см. табл. 2).

Зависимость размеров от возраста. Существуют два основных метода оценки возраста морских ежей: подсчет регистрирующих структур на пластинках панциря и анализ частот распределения размерных классов. У каждого из двух методов есть недостатки [Анисимова, 1998; Russell, Meredith, 2000], и поэтому наиболее целесообразно использовать их комбинацию. Высокая корреляция ($r^2 = 0,997$), отмеченная при исследовании норвежских ежей обоими методами [Sivertsen, Hopkins, 1995], дает основания считать выполненные оценки вполне надежными.

Альтернативные, близкие друг к другу, оценки приводятся в работах М.В. Проппа [1977] и Н.А. Анисимовой [1998]. Согласно их данным, за 2 года еж дорастает в среднем до 24 мм, за 4 – до 45 мм, и за 6 лет – до 60 мм. Оценки основаны исключительно на анализе размерно-частотного распределения («метод вероятностной бумаги»).

Для проверки методик можно использовать данные за 2003 и 2005 гг., полученные с одних и тех же точек (см. рис. 7). Так средний размер 1-й массовой когорты 2003 г. составлял 20 мм, а в 2005 г. – 31 мм. Следовательно, среднегодовой прирост составлял 5,5 мм, что в значительно большей степени соответствует данным таблиц 3–4, чем данным М.В.Проппа и Н.А.Анисимовой.

При подрачивании осевшей молодежи в аквариуме [Анисимова, 1998] через год после оседания диаметр мальков составил 8 мм, а в мае следующего года – 18 мм. В августе, в соответствии с предложенным Н.А. Анисимовой уравнением экспоненциального роста, ежи должны были дорасти до 20 мм, что опять-таки в большей степени соответствует данным таблицы 4.

Вместе с тем, «неподвижность» старшей размерно-возрастной когорты (см. рис. 7, А–Б) однозначно указывает, что оценка возраста по размерному составу применима только для младших возрастов. Эта величина совпадает с возрастом 8 лет, которому соответствует размер 51 мм: данная когорта, будучи малочисленной в 2003 г., в 2005 г. стала массовой. Указанные размер и возраст почти точно совпадают со значениями, полученными для Норвежского моря – у особей старше 8 лет и крупнее 50 мм авторы могли определить возраст только путем подсчета регистрирующих структур [Sivertsen, Hopkins, 1995]. Предельный возраст, по разным оценкам, варьирует от 20 [Pelletier et al., 2001] до 50 лет [Russell et al., 1998].

Локализация пополнения. Следует полностью согласиться с мнением М.В. Проппа [1977], что «предположение о стационарном характере популяции не приложимо к данному виду». Во многом это обусловлено локализацией пополнения, где можно выделить две составляющие: пространственную и межгодовую. Межгодовая изменчивость проявляется в отсутствии на большинстве полигонов пополнения в 2004 г., сопровождающемся увеличением средних размеров в 2005 г. (см. рис. 7). Вместе с тем, наличие молодежи на полигоне 4 в 2005 г. указывает, что в отдельных районах пополнение в 2004 г. происходило и, следовательно, решающую роль играл не фактор года, обуславливающий малочисленность личинок, а фактор пространства.

Приуроченность наиболее плотных поселений молодежи к гальке и мелким ва-

лунам, скорее всего, связана с наибольшей площадью потенциальных убежищ, в которых она обитает в первое время после оседания [Пропп, 1977; Dumont et al., 2004]. Аналогичное распределение наблюдалось и в Норвегии, где дно, занятое ракушечно-гравийным грунтом, населяла преимущественно молодь диаметром 8–12 мм, оно классифицировалось как зона рекрутов [Sivertsen, Hopkins, 1995]. Так же, как и на полигонах 3–5 (см. рис. 8), на этих участках вместе с молодью может обитать небольшое количество взрослых особей. Помимо отсутствия подходящего грунта, приуроченность молодежи к глубинам 8–12 м может быть связана с ее повышенной выживаемостью на кораллиновых водорослях по сравнению с сообществами ламинарии [Lambert, Harris, 2000; Balch, Scheibling, 2000]. Вместе с тем, отсутствие ее значительного количества на покрытых литогамием валунах западной части губы говорит о том, что на локализацию пополнения влияет не только этот фактор.

Поскольку каннибализм среди морских ежей данного вида – «нормальное явление» [Анисимова, 1998], то отсутствие молодежи при высокой плотности старших сородичей может быть связано именно с ним.

Пространственная изменчивость размерного состава. Типы размерной структуры (см. рис. 5), выделенные для губы Дальнезеленецкая, имеют мало аналогов в других районах (о Мурмане см. ниже). В большинстве районов залива Св. Лаврентия [Himmelman et al., 1983] максимальные размеры ежей не превышают 60 мм; только в верхней части эстуария существуют поселения с пульсирующим (происходящим раз в несколько лет) пополнением, где основу составляют особи диаметром 50–70 мм. При отсутствии пополнения размерная структура таких поселений напоминает тип 4 (см. рис. 5, Г). В средней части эстуария встречаются поселения с бимодальным распределением (типы 1–2 на рис. 5, А–Б), но правый пик представлен особями диаметром 30–50 мм.

Южнее, в районе Новой Шотландии [Scheibling et al., 1999], размерный состав определяется «фронтами выедания». Поселения перед фронтом, внутри сообщества ламинарии представлены преимущественно средними особями диаметром 10–20 мм; в небольшом количестве присутствуют ежи диаметром 30–50 мм. Наиболее крупные особи сосредоточены в области фронта, на границе между сообществами ламинарии и кораллиновыми «пустошами». Здесь доминируют ежи 30–50 мм, увеличивающиеся по мере роста до 40–60 мм. За пределами фронта, в сообществе «пустошей» вновь доминируют особи диаметром 10–20 мм. В отличие от поселений внутри ламинарий особи свыше 30 мм здесь почти отсутствуют.

В Норвегии [Sivertsen, Hopkins, 1995] левосторонне-асимметричное бимодальное распределение отмечено только для рекрутных участков, причем моды 1-го пика составляют 14, а 2-го – 34 мм. Поселения «пустошей», так же как и у Новой Шотландии, представлены преимущественно мелкими особями диаметром 20–30 мм. В какой-то степени ее можно рассматривать как аналог 3-го типа (см. рис. 5, В) со смещением на 10 мм влево. Переходные области между ламинариями и «пустошами» (аналог «фронта выедания») представлены полимодальными поселениями, где особи диаметром 30–60 мм встречаются с приблизительно одинаковой частотой.

Таким образом, в наибольшей степени размерный состав поселений губы Дальнезеленецкая сходен с таковым верхней части эстуария реки Св. Лаврентия. Расположенные на окраинах ареала, при сходном гидрологическом режиме, они характеризуются в настоящее время сравнительно невысокой плотностью, крупными дефинитивными размерами и прерывистым пополнением, обуславливающим бимодальное распределение.

Функциональная структура. Итак, несмотря на сравнительно короткий период наблюдений, полученные данные позволяют представить функциональную структуру дальнезеленецких поселений следующим образом.

Поселения губы Дальнезеленецкая можно разбить на 2 группы. В первую группу входят так называемые зоны рекрутов, расположенные на гальке и мелких валунах восточной части губы. Пополнение здесь происходит регулярно, осевшая молодь занимает многочисленные убежища, которые покидает по мере роста ввиду их непригодности. Для этих участков наиболее характерно размерное распределение, соответствующее потенциальному типу 5 (см. рис. 5, Д). Большинство ежей, покинувших убежища, уничтожается хищниками, что способствует освобождению площадей под новые генерации. Подобные поселения существуют и у других видов, например двустворчатого моллюска *Mercenaria stimpsoni* [Селин, 1995], и формируются они, как правило, на периферии районов сосредоточения взрослых особей. В течение первых лет жизни они могут или уничтожаться полностью, или сохраняться в небольшом количестве: именно с этим может быть связано разнообразие размерного состава, регистрируемое в зонах рекрутов [Sivertsen, Hopkins, 1995].

Для второй группы поселений характерно прерывистое, раз в несколько лет, пополнение, широко распространенное среди морских ежей рода *Strongylocentrotus* [Himmelman et al., 1983; Ebert, Russell, 1988; Ebert et al., 1993; Morgan et al., 2000]. Молодь появляется в течение нескольких лет, занимая относительно немногочисленные убежища на глубинах 8–15 м (см. рис. 6). По мере заполнения убежищ появление новых генераций прекращается, и подрастающие ежи начинают распространяться до глубины 27 м, смешиваясь с немногочисленными взрослыми особями старше 8 лет, формируя размерную структуру 1-го типа (см. рис. 5, А). При этом ежи продолжают придерживаться убежищ в связи с наличием многочисленных хищников – рыб и крабов.

Согласно более ранним исследованиям, наиболее высокая доля молодежи (массой до 5 г) была отмечена на глубине 15 м [Пропп, 1977]. В соседней губе Териберка в 2002 г. молодь диаметром менее 15 мм также была отмечена на глубине 9 м [Милютин, 2003]. У Западного Сахалина молодь другого вида рода – *S. intermedius* в 1997–2000 гг. концентрировалась на глубине 5–8 м [Буяновский, 2004]. В Средиземном море наиболее интенсивное оседание молодежи правильного ежа *Paracentrotus lividus* происходит на глубинах 5–10 м [Hereu et al., 2004]. Все эти факты указывают, что концентрация молодежи на промежуточных глубинах является скорее правилом, чем исключением.

Причины прекращения пополнения могут быть локальные и региональные. Первые связаны с обострением межвозрастной конкуренции в убежищах: оседающая молодь или поедается более крупными сородичами, или имеет ограниченный доступ к ресурсу. В пользу данной точки зрения свидетельствует практически полное отсутствие молодежи при высокой плотности взрослых особей и «нормальность» каннибализма. Региональные причины связаны с межгодовыми изменениями в направлении течений, способствующими или препятствующими снабжению поселений личинками [Ebert, Russell, 1988; Morgan et al., 2000]. Это подтверждает зарегистрированный по данным из разных районов Мурмана переход от правосторонне-асимметричного (доминирования особей диаметром 50–70 мм) распределения в начале 1990-х гг. [Сенников, Матюшкин, 1993] к бимодальному [Милютин, 2003] и последующей обратной тенденцией (см. рис. 7, Б). Вместе с тем, регулярное пополнение на восточных участках больше свидетельствует в пользу локальных причин.

По мере роста морские ежи распространяются во всем диапазоне глубин от мелководья до 28 м (см. рис. 6), продолжая смешиваться с взрослыми особями: формируется структура 2-го типа. На тех участках, где взрослых особей не остается (вымирают от старости или мигрируют в другие места) формируется структура 3-го типа, постепенно переходящая в потенциальный тип 6 и далее – в тип 4 (см. рис. 5, В–Г, Д). Не исключено, что последний тип формируется не только за

счет постепенного роста особей, но и вследствие их миграций на участки, неудобные для более мелких особей. Например, на самых больших и на самых малых глубинах встречается именно 4-й тип размерной структуры, а из 3-х случаев регистрации типов 1–2 на глубинах до 8 м два относятся к восточному полигону 4, где самостоятельные поселения крупных особей отсутствуют (см. рис. 6; табл. 8). Вероятно, освоение новых участков осуществляется в процессе ежегодных сезонных миграций, отмеченных для данного района [Пропп, 1977].

В целом тип функциональной структуры [Буяновский, 2005] поселений губы Дальнезеленецкая следует рассматривать как смешанный. Сильнее всего выражена пространственная сегрегация, проявляющаяся, во-первых, в наличии постоянно и прерывисто пополняемых поселений, приуроченных к разному типу грунта, и, во-вторых, в зависимости распределения некоторых типов размерной структуры от глубины, независимо от года исследований. Синхронизация проявляется в пульсации пополнения, приводящей к смещению модальных размеров вправо (см. рис. 7). И, наконец, различия в размерном составе разных групп полигонов западной части (см. табл. 10) указывают на элементы фазовости, связанной с разными этапами развития поселений [Буяновский, 2004].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Средняя плотность морских ежей *S. droebachiensis* в губе Дальнезеленецкая (17–19 экз/м²) в настоящее время находится в диапазоне значений, зарегистрированных для других районов Мурмана и северной Норвегии. Вместе с тем, она ниже, чем в южной Норвегии и у восточной Канады. Сравнение с данными 1960-х гг. не поддается однозначной интерпретации: наиболее вероятно, что в связи вселением камчатского краба произошло прераспределение особей малых размеров с открытых поверхностей в убежища.

Средние темпы роста этого вида у восточного Мурмана такие же, как в Норвегии и Охотском море. Корректное определение возраста возможно до 8 лет. Последняя размерно-возрастная когорта (диаметром 55–70 мм) представлена несколькими возрастными классами, различимыми только по регистрирующим структурам панциря.

Пополнение поселений локализовано в пространстве и времени: регулярно пополняются участки, приуроченные к галечному и мелковалунному грунту в восточной части губы. Поселения на крупных валунах в западной части губы пополняются нерегулярно.

Размерный состав поселений в наибольшей степени сходен с таковым эстуариев реки Св. Лаврентия, где также преобладает бимодальное распределение. В других исследованных частях ареала преобладает мономодальное распределение, связанное с формированием «фронтов выедания» ламинарии.

Предполагается, что функциональная структура поселений характеризуется наличием 2 типов: регулярно пополняемых поселений молодых особей и нерегулярно пополняемых поселений взрослых особей, где молодежь, оседая на глубинах 8–15 м, постепенно распространяется вверх и вниз, смешиваясь с особями старше 8 лет. Последние, в свою очередь, по мере роста мигрируют на глубины до 4 и свыше 28 м, где формируют самостоятельные поселения.

Работы были выполнены в рамках подпрограммы «Исследование природы Мирового океана» федеральной целевой программы «Мировой океан», а также при финансовой поддержке программы «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» и экспедиционных грантов РФФИ.

Мы благодарны за помощь при сборе и обработке материала Савинкину О.В., Антохиной Т.И., Марину И.Н., Бритаеву Т.А. (ИПЭЭ РАН), Кузьмину С.А., Зуе-

ву Ю.А., (ММБИ КНЦ РАН), Рыбникову П.В. (ИО РАН), Жадан А.Э., Мастепановой Э.В. (МГУ), Гречко О.В., Ханнановой Л.А, Иванову О.Ю. (КГУ), Васильеву А.В. (МГПУ) и Огурцову А.Ю. (ВНИРО).

ЛИТЕРАТУРА

Анисимова Н.А. 1998. Морской еж *Strongylocentrotus droebachiensis* (Muller, 1776) // Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. Апатиты. КНЦ РАН. С. 397–452.

Анисимова Н.А., Фролова Е.А. 1994. Бентос губы Долгой Восточного Мурмана. Состав. Количественное распределение // Гидробиологические исследования в заливах и бухтах северных морей России. Апатиты. КНЦ РАН. С. 43–91.

Антипова Т.В., Герасимова О.В., Панасенко Л.Д., Сеников А.М. 2003. Количественное распределение хозяйственно ценных беспозвоночных у побережья Мурмана // Бентос Баренцева моря. Распределение, экология и структура популяций. Апатиты. ММБИ КНЦ РАН. С. 113–123.

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

Бажин А.Г. 1995. Видовой состав, условия существования и распределение морских ежей рода *Strongylocentrotus* морей России // Дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. Владивосток. ИБМ ДВО РАН. 126 с.

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

Большев Л.Н., Смирнов Н.В. 1965. Таблицы математической статистики. М.: Наука. 464 с.

Бритаев Т.А., Ржавский А.В., Павлова Л.В. 2006. Состояние донных сообществ твердых грунтов на мелководье Баренцева моря после вселения камчатского краба // Современное состояние популяций крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами. Мурманск. ММБИ КНЦ РАН. С. 15–18.

Бритаев Т.А., Дворецкий А.Г., Кузьмин С.А., Павлова Л.В., Ржавский А.В. 2006. Роль камчатского краба в структуре прибрежных сообществ Баренцева моря // Современное состояние популяций крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами (ред. Матишов Г.Г., С.А. Кузьмин, В.С. Зензеров). Мурманск. ММБИ КНЦ РАН. С. 18–21.

Бритаев Т.А., Кузьмин С.А., Ржавский А.В., Дворецкий А.Г., Павлова Л.В. 2006. Роль вида-вселенца камчатского краба в структуре прибрежных сообществ Баренцева моря // Рыбные ресурсы. № 4. С. 50–52.

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

Буяновский А.И. 2005а. Функциональная структура популяций морских донных беспозвоночных. Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. докт. биол. наук. М.: Изд-во ВНИРО. 43 с.

Буяновский А.И. 2005б. Пространственно-временная изменчивость размерного состава и особенности эксплуатации популяций промысловых беспозвоночных прибрежной зоны // Труды ВНИРО. Т. 144. С. 12–23.

Буяновский А.И., Поляков А.В. 2007. Анализ изменчивости размерного состава с помощью программ «Изменчивость размерного состава» и «Картмастер» – новые возможности // Математическое моделирование и информационные технологии в исследованиях биоресурсов Мирового океана: Тезисы докладов. Владивосток: ОИТ ТИНРО-центра. С. 25–27.

Джус В.Е., Зензеров В.С. 1984. Сезонные биологические циклы морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* и его распределение в Баренцевом море // Биологические науки. № 9. С. 69–75.

Крылов В.В. 1969. К вопросу о сопряженности пары видов и выделении повторяющихся групп // Океанология. Т. 9. № 1. С. 172–174.

- Крылов В.В.** 1971. О биогеографическом районировании Восточно-Китайского моря // Основы биологической продуктивности океана и ее использование. М.: Наука. С. 37–42.
- Кузнецов В.В.** 1946. Питание и рост растениеядных морских беспозвоночных Восточного Мурмана // Известия АН СССР. Сер. Биология. № 4. С. 431–451.
- Лакин Г.Ф.** 1990. Биометрия. М.: Высшая школа. 352 с.
- Милютин Д.М.** 2003. Распределение и некоторые биологические характеристики промысловых иглокожих сублиторали губы Териберка (Баренцево море) // Труды ВНИРО (Донные экосистемы Баренцева моря). Т. 142. С. 207–215.
- Оганесян С.А.** 1997. Морфологические и экологические аспекты репродуктивной биологии морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* Баренцева моря // Исследования промысловых беспозвоночных в Баренцевом море: Сборник научных трудов ПИНРО. Мурманск: ПИНРО. С. 130–150.
- Оганесян С.А., Сенников А.М.** 1995. Об оптимальных сроках промысла морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* в прибрежных районах Баренцева моря // Материалы отчетной сессии по итогам НИР ПИНРО за 1995 г. Мурманск. ПИНРО. С. 115–121.
- Павлова Л.В.** 2006. Влияние молоди камчатского краба на донные сообщества прибрежной зоны Баренцева моря // IX съезд Гидробиологического общества РАН (г. Тольятти, Россия, 18–22 сентября 2006 г.): Тезисы докладов. Т. 2. С. 92–93.
- Павлова Л.В., Ржавский А.В.** 2006. Экспериментальное изучение питания молоди камчатского краба из Баренцева моря // Современное состояние популяций крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами (ред. Матишов Г.Г., С.А. Кузьмин, В.С. Зензеров). Мурманск. ММБИ КНЦ РАН. С. 71–74.
- Павлова Л.В., Кузьмин С.А., Ржавский А.В., Бритаев Т.А.** 2003. Предварительные данные о биологии и питании камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в губе Дальнезеленецкой (Баренцево море) // Тезисы международного семинара «Роль климата и промысла в изменении структуры зообентоса шельфа», Мурманск, 19–21 марта 2003 г. Мурманск. ММБИ КНЦ РАН. С. 65–68.
- Павлова Л.В., Кузьмин С.А., Ржавский А.В., Бритаев Т.А.** 2004. О биологии и питании молоди камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в губе Дальнезеленецкая (Баренцево море) // Изучение зообентоса шельфа. Информационное обеспечение экосистемных исследований (ред. Матишов Г.Г.). Апатиты: КНЦ РАН. С. 49–59.
- Протт М.В.** 1971. Экология прибрежных донных сообществ Мурманского побережья Баренцева моря. Л.: Наука. 128 с.
- Протт М.В.** 1977. Экология морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* Баренцева моря: метаболизм и регуляция численности // Биол. моря. № 1. С. 39–51.
- Ржавский А. В., Бритаев Т.А.** 2005. Состояние ресурсов промысловых беспозвоночных в районе Дальнезеленецкой губы Баренцева моря // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами (ред. Рысин Л.П., Стриганова Б.Р., Шатуновский М.И., Петросян В.Г.), М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 211–217.
- Ржавский А.В., Бритаев Т.А., Павлова Л.В., Кузьмин С.А.** 2003а. О распределении некоторых видов макрозообентоса в губе Дальнезеленецкая (Баренцево море) после вселения камчатского краба // Тезисы международного семинара «Роль климата и промысла в изменении структуры зообентоса шельфа», Мурманск, 19–21 марта 2003 г. Мурманск: ММБИ КНЦ РАН. С. 81–85.
- Ржавский А.В., Бритаев Т.А., Павлова Л.В., Кузьмин С.А.** 2003б. О состоянии сообществ твердых грунтов в губе Дальнезеленецкая (Баренцево море) после вселения камчатского краба // Тезисы докладов международной конференции «Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны», Азов, 15–18 июня 2003 г. Ростов-на-Дону. ММБИ КНЦ РАН. С. 26–28.
- Ржавский А.В., Бритаев Т.А., Павлова Л.В., Кузьмин С.А.** 2006. Роль камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) в донных сообществах Баренцева моря // IX съезд Гидробиологического общества РАН (г. Тольятти, Россия, 18–22 сентября 2006 г.). Тезисы докладов. Т. 2. С. 110.
- Ржавский А.В., Бритаев Т.А., Павлова Л.В., Кузьмин С.А., Куликова В.И.** 2004. О распределении некоторых видов макрозообентоса в губе Дальнезеленецкая (Баренцево море) после вселения камчатского краба // Изучение зообентоса шельфа. Информационное обеспечение экосистемных исследований (ред. Матишов Г.Г.). Апатиты: КНЦ РАН. С. 105–116.

Ржавский А.В., Бритаев Т.А., Павлова Л.В., Кузьмин С.А., Куликова В.И. 2005. Влияние камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) на бентос губы Дальнеземецкая // II международный симпозиум «Чужеродные виды в Голарктике». Тез. докл. Рыбинск-Борок: ИБВВ РАН и ИПЭЭ РАН. С. 103–104.

Ржавский А.В., Кузьмин С.А., Удалов А.А. 2006. Состояние сообществ мягких грунтов губы Дальнеземецкая после вселения камчатского краба // Современное состояние популяций крабов Баренцева моря и их взаимодействие с донными биоценозами (ред. Матишов Г.Г., С.А. Кузьмин, В.С. Зензеров). Мурманск: ММБИ КНЦ РАН. С. 86–89.

Ржавский А.В., Павлова Л.В., Кузьмин С.А., Антохина Т.И., Бритаев Т.А., Куликова В.И. 2005. Бентос мягких грунтов губы Дальнеземецкая (Баренцево море) и питание камчатского краба – сравнительный аспект // Теория и практика комплексных морских исследований в интересах экономики и безопасности российского Севера: Тезисы докладов международной научно-практической конференции (Мурманск, 15–17 марта 2005 г.). Апатиты: КНЦ РАН. С. 130–131.

Селин Н.И. 1995. Пространственно-временные изменения структуры популяции и рост двустворчатого моллюска *Mercenaria stimpsoni* в Японском море // Биология моря. Т.21. № 1. С. 51–58.

Сенников А.М., Матюшкин В.В. 1994. Состояние запасов морского ежа в прибрежье Мурмана и перспективы их промыслового освоения // Материалы отчетной сессии по итогам НИР ПИНРО за 1993 г. Мурманск: ПИНРО. С. 199–209.

Смуров А.В., Полищук Л.В. 1989. Количественные методы оценки основных популяционных показателей: статистический и динамический аспекты. М.: МГУ. 208 с.

Соколов В.И., Штрук В.А. 2003. Биоценотический анализ донного населения прибрежной зоны губы Териберка Баренцева моря и возможность его применения для оценки воздействия камчатского краба на экосистемы // Труды ВНИРО (Донные экосистемы Баренцева моря). Т. 142. С. 6–24.

Толкачева В.Ф. 2005. Морские ежи Баренцева моря – перспективные объекты прибрежного промысла // Рыбные ресурсы. № 1. С. 36–37.

Valch T., Scheibling R.E. 2000. Temporal and spatial variability in settlement and recruitment of echinoderms in kelp beds and barrens in Nova Scotia // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 205. P. 139–154.

Bernstein B.B., Schroeter S.C., Mann K.H. 1983. Sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*) aggregating behavior investigated by a subtidal multifactorial experiment // Can. J. of Fish. and Aquatic Sci. V. 40. N 11. P. 1975–1986.

Bhattacharya C.G. 1967. A simple method of resolution of a distribution into gaussian components // Biometrics. V. 23. P. 115–135.

Brady S.M., Scheibling R.E. 2005. Repopulation of the shallow subtidal zone by green sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) following mass mortality in Nova Scotia, Canada // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. V. 85. N 6. P. 1511–1517.

Dumont C., Himmelman J.H., Russell M.P. 2004. Size-specific movement of green sea urchins *Strongylocentrotus droebachiensis* on urchin barrens in eastern Canada // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 276. P. 93–101.

Ebert T., Russell M.P. 1988. Latitudinal variation in size structure of the west coast purple sea urchin: a correlation with headlands // Limnol. Oceanogr. V. 33. P. 286–294.

Ebert T.A., Schroeter S.C., Dixon J.D. 1993. Inferring demographic processes from size-frequency distributions: effect of pulsed recruitment on simple models // Fish. Bull. V. 91. N 2. P. 237–243.

Fager W.K. 1957. Determination and analysis of recurrent groups // Ecology. V. 38. N 4. P. 586–595.

Gagnon P., Himmelman J.H., Johnson L.E. 2004. Temporal variation in community interfaces: Kelp-bed boundary dynamics adjacent to persistent urchin barrens // Mar. Biol. V. 144. P. 1191–1203.

Hereu B., Zabala M., Linares C., Sala E. 2003. Temporal and spatial variability in settlement of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in the NW Mediterranean // Mar. Biol. V. 144. P. 1011–1018.

Hagen N.T., Mann K.H. 1994. Experimental analysis of factors influencing the aggregating behaviour of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* (Mueller) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 176. N. 1. P. 107–126.

Harding J.P. 1949. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions // J. Mar. Biol. Assoc. UK. V. 28. P. 141–153.

Himmelman J.H., Lavergne Y., Axelsen F., Cardinal A., Bourget E. 1983. Sea urchins in the St. Lawrence estuary: their abundance, size-structure, and suitability for commercial exploitation // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 40. N 4. P. 474–486.

Jensen M. 1969. Age determination of echinoides // Sarsia. V. 37. P. 41–44.

Lambert D.M., Harris L.G. 2000. Larval settlement of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, in the southern Gulf of Maine // Invertebr. Biol. V. 119. N 4. P. 403–409.

Lauzon-Guay J.-S., Scheibling R.E. 2007. Behaviour of sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* grazing fronts: food-mediated aggregation and density-dependent facilitation // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 329. P. 191–204.

Lawrence J.M., Guzman O. (ed.) 2003. Sea urchins. Fisheries and ecology // Proc. Int. Conf. Sea-Urchin Fisheries and Aquaculture (Puerto-Varas, Chile, March 25–27, 2003). DEStech Publ. Inc. 402 p.

Mann K.H., Breen P.A. 1972. The relation between lobster abundance, sea urchins, and kelp beds // J. Fish. Res. Board Can. V. 29. N 5. P. 603–605.

Mann K.H., Wright J.L.C., Welsford B.E., Hatfield E. 1984. Responses of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* (O.F. Mueller) to water-borne stimuli from potential predators and potential food algae // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 79. N 3. P. 233–244.

Morgan L.E., Wing S.R., Botsford L.W., Lundquist J.C., Diehl M.J. 2000. Spatial variability in red sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) recruitment in northern California // Fish. Oceanogr. V. 9. P. 83–98.

Pelletier L., Gauthier P., Nadeau M. 2001. L'oursin vert (*Strongylocentrotus droebachiensis*) des Îles-de-la-Madeleine: description des aggregations et potential d'exploitation // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci./Rapp. Tech. Can. Sci. Halieut. Aquat. N. 2362. 35 p.

Russell M.P., Ebert T.A., Petraitis P.S. 1998. Field estimates of growth and mortality of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis* // Ophelia. V. 48, N. 2. P. 137–153.

Russell M.P., Meredith R.W. 2000. Natural growth lines in echinoid ossicles are not reliable indicators of age: a test using *Strongylocentrotus droebachiensis* // Invertebr. Biol. V. 119. N 4. P. 410–420.

Sivertsen K. 2006. Overgrazing of Kelp Beds Along the Coast of Norway // J. Appl. Phycol. V. 18. N 3–5. P. 599–610.

Sivertsen K., Hopkins C.C.E. 1995. Demography of the echinoid *Strongylocentrotus droebachiensis* related to biotope in northern Norway // Ecology of fjords and coastal waters. P. 549–571.

Scheibling R.E., Henningar A.W., Balch T. 1999. Destructive grazing, epiphytism, and disease: the dynamics of sea urchin – kelp interaction in Nova Scotia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 56. P. 2300–2314.