

**М.В.Калинина, И.С.Гусарова, Г.С.Гаврилова,  
Г.И.Викторовская**

**ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ  
НА РАЗМНОЖЕНИЕ МОРСКИХ ЕЖЕЙ  
В РАЗЛИЧНЫХ БИОТОПАХ ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО**

Многие исследователи указывают на влияние отдельных абиотических и биотических факторов среды (температуры, фотопериода, солености, скорости течения, глубины обитания, доступности и состава пищи) на размножение и развитие морских беспозвоночных вообще и морских ежей в частности (Гонор, 1973; Касьянов, 1989, 1991; Ярославцева и др., 1992; Яковлев, 1993; Hagen, 1996; и др.).

Имеются данные о влиянии глубины и скорости течения на распределение и рост зеленого морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* (Harris, 1994), штормов на плотность поселения ежей в сообществе келпа (Cowen et al., 1982; Ebeling et al., 1985), экологических условий местобитания на воспроизводство и биологические циклы *Paracentrotus lividus* (Regis, 1979; Byrne, 1990; Lozano et al., 1995).

Известно, что морские водоросли и травы служат основной пищей морских ежей, обитающих в сублиторальной зоне, и тесно связаны с ними топически и трофически. Морские ежи нормально питаются и развиваются в смешанных поселениях водорослей разного видового состава, включая корковые известковые (эпилиты). Считается, что на пустошах с эпилитами или при недостатке растительной пищи ежи плохо растут и слабо размножаются, но не вымирают, при этом скорость роста у них снижается в 3–4 раза (Mann, 1977; Edwards, 1991; и др.).

В литературе, к сожалению, не обсуждаются вопросы взаимосвязи физиологического состояния ежей с такими параметрами среды, характеризующими биотоп в целом, как количественный и качественный состав растительной пищи, степень защищенности берега от гидродинамической нагрузки, характер грунта, рельеф дна. Сведения об особенностях развития двух видов правильных морских ежей *Strongylocentrotus nudus* (черный еж) и *S. intermedius* (серый еж), обитающих в зал. Петра Великого (Японское море), ограничены анализом вариабельности сроков размножения и созревания животных на разных участках данной акватории (Касьянов, 1991; Яковлев, 1993).

В связи с недостатком информации о влиянии неоднородных условий обитания на биологию размножения черных и серых морских ежей были выполнены исследования по оценке их физиологического состояния в разных биотопах зал. Петра Великого.

Работы проводились на востоке зал. Петра Великого между мысами Де-Ливрона и Чайковского и в бухте Прогулочной с 26 августа по 10

сентября 1998 г. Объектами исследований послужили морские ежи *Strongylocentrotus intermedius* и *S. nudus* из 7 биотопов, различающихся между собой по степени защищенности берега, гидродинамической нагрузке, структуре грунта и рельефу дна, а также характеру распределения водорослей, их видовому составу и соотношению доминирующих видов.

Для выявления изменений в распределении водорослей и ежей в зависимости от динамической активности вод и других факторов в сублиторали района были выделены 3 биономических типа местообитания по принципам, разработанным первоначально для литорали (Гурьянова и др., 1930а, б; Кусакин, 1961), а затем и для сублиторали (Гусарова, 1975).

Основное внимание при выделении биономических типов было уделено характеру защищенности прибрежной зоны от гидродинамической нагрузки. 1-й тип – открытый берег с высокой степенью прибойности (I–II степени): район мыса Де-Ливрона; 2-й – слабо защищенный берег с прибойностью III степени: районы у мыса Скалистого со стороны бухты Прогулочной, к северу от мыса Пещурова, к северо-западу от мыса Де-Ливрона; район мыса Пассека расположен в переходных условиях 1- и 2-го биономических типов с прибойностью II–III степени; 3-й – защищенный берег со слабой прибойностью IV степени: кутовая часть бухты Прогулочной и район у мыса Чайковского (рис. 1).

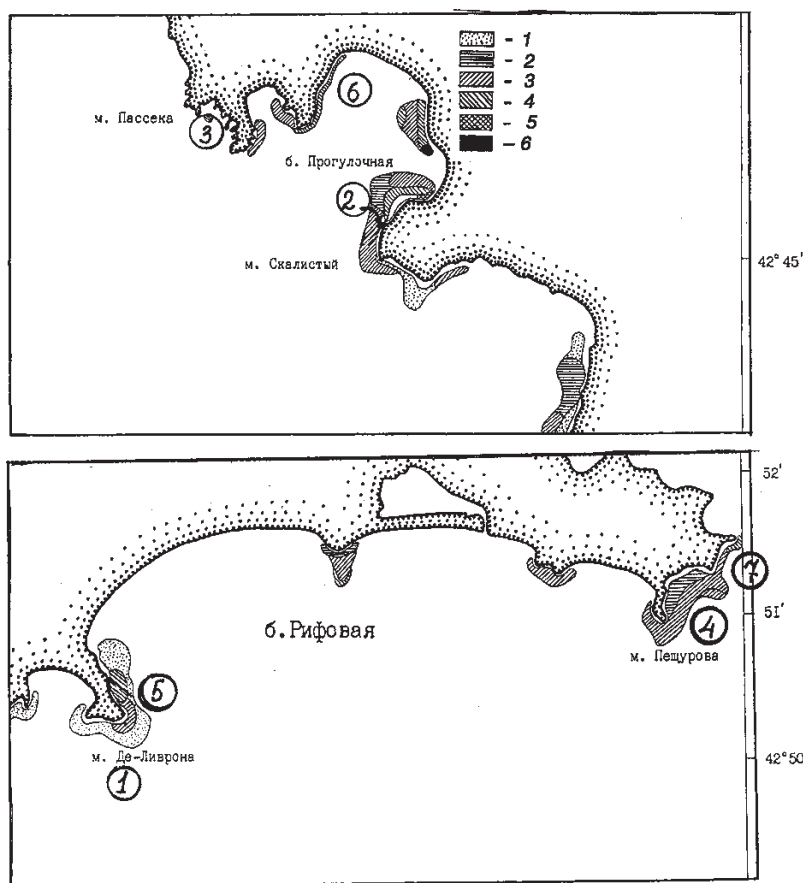


Рис. 1. Расположение биотопов и распределение серых ежей в районе бухт Прогулочной и Рифовой: 1 – 0,05–0,5 экз./м<sup>2</sup>; 2 – 0,6–1,0; 3 – 1,1–3,0; 4 – 3,1–5,0; 5 – 5,1–8,0; 6 – свыше 8 экз./м<sup>2</sup>. Цифры в кружках – номера биотопов

Fig.1. The biotops' disposition and the grey sea urchines distribution at the Progu-lochnaya and Rifovaya bays: 1 – 0,05–0,5 sp./m<sup>2</sup>; 2 – 0,6–1,0; 3 – 1,1–3,0; 4 – 3,1–5,0; 5 – 5,1–8,0; 6 – from above 8 sp./m<sup>2</sup>. Figures in circles are numbers of biotopes

Сбор материала по оценке характера биотопов и определения фитомассы в каждом из 7 районов проводился от уреза воды до глубины исчезновения мягких водорослей, т.е. до 5–10 м. На каждой станции определяли глубину, характер грунта, рельеф дна. Оценивали ширину зарослей, характер расположения растительности (плотное, пятнистое, диффузное), определяли видовой состав растений, общее промысловое покрытие дна водорослями и морскими травами и отдельно – доминирующими видами. Отбирали количественные пробы с площади 0,25 и 1 м<sup>2</sup>, подсчитывали плотность поселения разных видов растений. Учитывали наличие и процент покрытия дна живыми и мертвыми корковыми известковыми водорослями (эпилитами). Расстояние между разрезами на полигонах не превышало 70–100 м, а между станциями зависело от характера смены растительности и колебалась от 5 до 30 м. Всего было выполнено 27 разрезов и 70 станций, отобрано 60 количественных проб, промерено более 500 растений для определения высоты растительного покрова. Определяли запасы основных видов водорослей и морской травы *Phyllospadix*, формирующих фон растительности, по общепринятой методике с учетом средней биомассы, проективного покрытия дна растениями, ширины и протяженности зарослей.

Для удобства оценки объема корма ежей и в связи с различием площадей биотопов запасы водорослей указаны в среднем для береговой линии протяженностью 50 м.

В каждом биотопе для определения морфологических и весовых характеристик морских ежей были взяты не менее 50 экз. животных каждого вида, из них для характеристики количественного и качественного состояния их гонад – не менее 25 экз. животных промысловых размеров (> 45 мм). У каждой особи определяли ГИ – гонадный индекс (отношение массы сырой гонады к массе животного, выраженное в процентах) – количественный показатель, дающий представление о наполненности гонады, анализировали прижизненные препараты – мазки гонады, – дающие представление о степени ее заполненности половыми и вспомогательными клетками, определяли пол животных. Для удобства анализа влияния факторов среды в разных биотопах на гаметогенетические процессы, протекающие в гонадах в это время, были выделены определенные стадии зрелости, описанные нами ранее (Викторовская, 1998). Цвет гонад служил характеристикой их товарного качества. Цветность половых желез определяли визуально, распределяя их по трем группам по мере ухудшения (от светлых к темным) цветовых характеристик (для черного ежа: 1 – лимонно-желтые, 2 – грязно-желтые, 3 – коричнево-бурые; для серого: 1 – желто-оранжевые цвета, 2 – от грязно-желтых до красных, 3 – коричнево-бурые).

Для облегчения анализа полученного материала значения гонадного индекса были поделены на следующие группы: 0–5 %, 6–10, 11–15, 16–20, 21–25, 26–30 и больше 30 %.

Характер распределения морских ежей изучался методом количественного учета макробентоса с применением водолазной техники (Скарлато и др., 1964; Левин, Шендеров, 1975). Разрезы выполнялись перпендикулярно береговой черте через 150–200 м. Величины плотности определялись во всем диапазоне глубин залегания скоплений ежей, полученные данные картировались. Всего выполнен 31 водолазный разрез.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В районе проведения работ доминирующими видами макрозообентоса являются правильные морские ежи. Наши данные позволили оценить характер распределения основных видов макрофитобентоса и морских ежей на данной акватории, а также получить материалы о состоянии гонад серых и черных ежей в период исследований.

Вначале приведем общую характеристику растительности, служащей основной пищей ежа, а также характер распределения ежей в районе исследования.

*Макрофитобентос* распределяется неравномерными зарослями шириной от 5 до 50 м. Отдельные водоросли и корковые известковые (КИК) прослеживаются до глубины смены твердого грунта на мелкозернистый. Суммарное проективное покрытие дна всеми видами макрофитов колеблется от 10 до 80 %, в редких случаях достигая 100 %, и состоит из поли- и монодоминантных пятен водорослей различной площади (0,5–5,0 м<sup>2</sup>), небольших поясков. На некоторых участках побережья растительность сосредоточена только на литорали и в сублиторальной кайме на глубине до 1 м. Высота растительного покрова колеблется от 10–40 см в смешанных поселениях и до 1,0–1,5 м в зарослях с доминированием ламинарии и филлоспадикса.

В период позднего лета обнаружено 58 видов водорослей (35 видов красных, 17 – бурых и 6 – зеленых) и 2 вида морских трав (табл. 1). Количество видов в каждом биотопе колеблется от 4 до 32.

Из зарослей исчезают, за редким исключением, такие водоросли как *Costaria costata* и виды рода *Desmarestia*. Состав сопутствующих видов сохраняется в летнем варианте. Наблюдается массовое развитие осеннего поколения *Polysiphonia japonica* и *Seramium kondoi*, которые поселяются на многих видах водорослей и трав, при этом масса эпифитов может достигать 20–40 % от общей массы бази- и эпифитов. Аннотированный список растений с указанием их размеров, района и глубины нахождения, характера субстрата приведен в табл. 1.

Черные и серые ежи в рассматриваемом районе распространены повсеместно на твердых и смешанных грунтах. Характерной особенностью летнего распределения этих видов является сосредоточение скоплений в верхних горизонтах сублиторали на глубинах до 10–15 м, при этом границы распространения черных и серых ежей практически совпадают. В этот период в скоплениях преобладающим является горизонтальный тип миграций, обусловленный пищевым и нерестовым поведением.

В преднерестовый период морские ежи могут образовывать достаточно мощные агрегации по 30–40 экз. и более, так называемые «кучи», которые создаются для достижения наибольшей эффективности процесса оплодотворения. Питание животных также тесно связано с процессом передвижения и поиском пищевых объектов, что приводит к созданию локальных скоплений животных и обуславливает неравномерное распределение плотностей в границах одного района.

Участки, на которых отбирались морские ежи для оценки их физиологического состояния, расположены в местах с достаточно высокими концентрациями животных (рис. 1, 2).

В районе исследований в конце августа – начале сентября наблюдался довольно высокий температурный фон: значения температуры воды

Таблица 1

Аннотированный список водорослей и морских трав в разных биотопах зал. Петра Великого

Table 1

The annotation register of alga and sea grass in different biotopes of the Peter the Great Bay

Вид водорослей и трав	Длина растения, см	Глубина, м	Субстрат	Полигон	Частота встречаемости
<b>CHLOROPHYTA – зеленые</b>					
<i>Bryopsis hypnoides</i> Lamour.	7–12	0,5–1,0	г	4	р
<i>Codium yesoense</i> (Tok.) Vinogr.	20–28	1,0–2,0	г	5,7	р
<i>Cladophora flexuosa</i> (Mull.) Kutz.	11–14	0,5–1,0	г, в	4	р
<i>Enteromorpha clathrata</i> (Roth) Grev.	8–15	0–2,0	г	4,7	р
<i>E. linza</i> (L) J. Ag.	6–18	0–2,0	г	6,7	р
<i>Ulva fenestrata</i> P. et R.	13–27	0–8,0	г	2–4, 6, 7	м
<b>PHAEOPHYTA – бурые</b>					
<i>Corynophlaea globulifera</i> (Rupr.) Perest.	0,1–0,3	0,7	в	2,6	р
<i>Saundersella simplex</i> (Saund.) Kyl.	9–11	0–1,0	г	5	р
<i>Chordaria flageliformis</i> (Mull.) Ag.	10–36	0–1,0	г	1–6	м
<i>Sphaerotrichia divaricata</i> (Ag.) Kyl.	6–13	0–1,0	г	5	р
<i>Analiplus japonicus</i> (Harv.) Wynne	14–32	0–0,5	г	3,6	м
<i>Ralfsia fungiformis</i> (Gunn.) S. et G.	0,2–0,4	3,0	г	5	р
<i>Colpomenia sinuosa</i> (Roth) Derb. et Sol.	1,5–4,0	0,5–2,0	в	2,5	ч
<i>Desmarestia viridis</i> (Mull.) Lamour.	18–30	3,0–6,0	г	2	р
<i>Laminaria japonica</i> Aresch.	57–112	0–4,0	г	1–3, 6	м
<i>L. cichorioides</i> Miyabe	15–36	0–2,0	г	7	р
<i>L. angustata</i> Kyellm. subsp. <i>sibirica</i> Petr. et Such.				3	м
<i>Costaria costata</i> (Turn.) Saund.	18–33	0–2,0	г	2,3	м
<i>Dictyota dichotoma</i> (Huds.) Lamour.	10–14	0,8–2,0	г	2,6	р
<i>Dictyopteris divaricata</i> (Okam.) Okam.	13	2,0	г	6	р
<i>Cocophora langsdorffii</i> (Turn.) Grev.	8–34	0,2–1,5	г	1,6	м
<i>Sargassum pallidum</i> (Turn.) Ag.	21–71	0,5–3,0	г	1, 3, 4, 6, 7	м
<i>Cystoseira crassipes</i> (Turn.) Ag.	33–35	0–2,0	г	2, 3, 5	м

Продолжение табл. 1  
Table 1 continued

Вид водорослей и трав	Длина растения, см	Глубина, м	Субстрат	Полигон	Частота встречаемости
<i>RHODOPHYTA</i> – <i>красные</i>					
<i>Gloipeltis furcata</i> (P. et R.) J. Ag.	0,7–3,8	Лит.	г	3, 4	м
<i>Callophyllis cristata</i> (L.) Kutz.	3–6	7,0–8,0	в	3	р
<i>Tichocarpus crinitus</i> (Gmel.) Rupr.	22–34	0,8–2,5	г	1–3, 6	м
<i>Grateloupia turuturu</i> Yam.	8–26	0,5–1,0	г	4	м
<i>G. divaricata</i> Okam.	7–15	0,5–1,0	г	4	р
<i>Bossiella cretacea</i> (P. et R.) Johans.	5–7	2,0–8,0	г	2–4, 6	м
<i>Corallina pilulifera</i> P. et R.	1,5–3,0	0–1,0	г	2–4, 6	м
<i>Foliella farinosa</i> (Lam.) Howe	Корочка	1,0–3,0	в	2–6	ч
<i>Pneophyllum zostericolum</i> (Foslie) Kloczс.	Корочка	1,5–2,0	в	3, 6	р
<i>P. sargassii</i> (Foslie) Chamber.	Корочка	0,7–1,0	в	3, 4	р
<i>Lithothamnion</i> sp.	Эпилит	0–10,0	г	1–7	м
<i>Clathromorphum</i> sp.	Эпилит	0–10,0	г	1–7	м
<i>Chondrus pinnulatus</i> (Harv.) Okam.	4–7	0–1,0	г	2, 6	ч
<i>Chondrus armatus</i> (Harv.) Okam.	7–13	0–3,0	г	1–3, 6	м
<i>Mazzaella cornucopae</i> (P. et R.) Hammer	6–12	0–0,5	г	2	р
<i>Palmaria steogona</i> (Perest.) Perest.	8–14	2,5	г	1	р
<i>Rhodymenia pertusa</i> (P. et R.) J. Ag.	10,5	3,0	г	4	р
<i>Lomentaria hakodatensis</i> Yendo	4–5	0,2–1,0	г	1–4, 6	ч
<i>Campylaeophora hypnaeoides</i> J. Ag.	8–10	0–1,0	г, в	4, 6	р
<i>C. crassa</i> (Okam.) Nakam.	6–9	0–1,0	г, в	4, 6	р
<i>Ceramium kondoi</i> Yendo	3,5–7,6	0–3	г, в	2–6	м
<i>C. japonica</i> Okam.	3–4	0,5–2,0	г, в	4, 6	р
<i>Antithamnion</i> sp.	0,5–1,0	0,5	в	2	р
<i>Ptilota phacelocarpoidea</i> A. Zin.	4,5	1,0	г	1	р
<i>P. filicina</i> J. Ag.	7–15	0–2,0	г, в	2, 3, 6	м
<i>Nienburgia argusta</i> A. Zin.	3	1,5	г	6	р
<i>Polysiphonia morrowii</i> Harv.	6–16	0,5–2,0	г, в	2, 4, 6	м
<i>P. japonica</i> Harv.	3–4	0–1,0	г	2, 4–6	ч

Окончание табл. 1  
Table 1 finished

Вид водорослей и трав	Длина растения, см	Глубина, м	Субстрат	Полигон	Частота встречаемости
<i>Chondria dasyphylla</i> (Wood) Ag.	6-7	0,7	г	6	р
<i>Neorhodomela munita</i> (Perest.) Masuda	8,5	0,7	г	6	р
<i>N. larix</i> (Turn.) Masuda	10-35	0-1	г	1, 2, 4, 6	м
<i>Laurencia nipponica</i> Yam.	7-15	0-2	г	1-3	ч
<i>Symphycloadia latiuscula</i> (Harv.) Yam.	11,5	0,8	г	4, 6	р
<i>Janszewskia morimotoi</i> Tok.	1	0,5	в	1	р
<b>MAGNOLIOPHYTA</b>					
<i>Zostera japonica</i> Miki	24-47	0-0,5	г	6	м
<i>Phyllospadix iwatensis</i> Makino	45-123	0,5-5,0	г	1-6	м

Примечание. Лит. — литораль; р — редко; ч — часто, но в малых количествах; м — массовый вид; г — грунт; в — водоросль-базофил.

на поверхности составили 19–20 °С (рис. 3). При этом на мелководье в диапазоне глубин 0–5 м вертикальные градиенты не превышали 0,1 °С/м, а в пределах всего района поверхностные и придонные температуры различались на 1,0–1,5 °С.

Известно, что для черного и серого морских ежей, обитающих в зал. Петра Великого, температура воды 14–22 °С является благоприятной для размножения. Поэтому гонады *S. nudus* и *S. intermedius*, сосредоточенных в летний период в верхнем горизонте сублиторали, находятся в нерестовом состоянии на протяжении практически всего лета и первой половины осени. В течение этого времени половые железы у разных животных неоднократно заполняются зрелыми гаметами за счет интенсивных процессов оогенеза и сперматогенеза, идущих параллельно с выметом зрелых половых клеток. В связи с этим за сезон размножения может происходить созревание и вымет нескольких генераций гамет (Касьянов и др., 1980).

В исследуемый период наблюдалась значительная изменчивость особей по состоянию гонад, что для морских ежей обычная картина. Поэтому характеристика состояния половых желез ежей в биотопе основывалась на том, что большинство особей имели гонады на определенной стадии.

Половые железы черных морских ежей находились в нерестовом состоянии, значительная часть животных уже отнерестовала. Среднее значение ГИ равнялось 6,6 %. У отнерестовавших самок в спавшихся ацинусах наблюдалось небольшое количество невыметанных яйцеклеток, у самцов имелось немного остаточных спермиев (стадия, определенная нами как 4-я). После нереста ацинусы ежей вновь увеличивались в размерах; у самок это происходило за счет появления большого количества молодых интенсивно растущих ооцитов и вспомогательных клеток, у самцов — за счет возрастания числа сперматоцитов и вспомогатель-

ных клеток (1-я стадия). По мере интенсивного роста и созревания ооцитов в яичниках происходило их накопление; в семенниках наблюдалось созревание сперматоцитов, а спермии занимали основную часть ацинусов, что было хорошо видно на мазках гонад (2-я стадия). В дальнейшем ацинусы самок продолжали заполняться яйцеклетками, а в семенниках спермии занимали основную его часть (3-я — нерестовая — стадия). Границы между стадиями несколько условны, поскольку они в некоторой степени перекрываются.

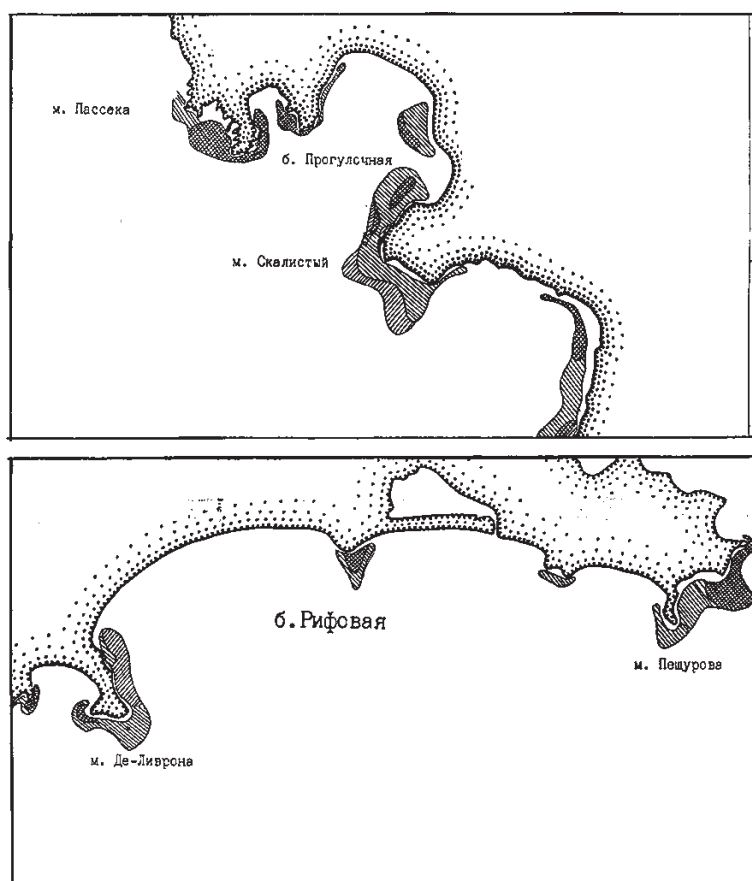


Рис. 2. Распределение черных ежей в районе бухт Прогулочной и Рифовой. Условные обозначения как на рис. 1  
 Fig. 2. The black sea urchins distribution at the Progulochnaya and Rifovaya bays

Половые железы у большинства серых морских ежей находились на нерестовой стадии: гонады у самок были заполнены яйцеклетками, у самцов — спермиями, вспомогательные клетки практически отсутствовали. У небольшого количества исследованных животных гонады находились на других стадиях развития, однако большинство серых ежей было готово к нересту. Среднее значение ГИ составило 15,9 %.

На 7 участках в исследуемом районе был проведен анализ комплекса факторов, который со всей очевидностью показал неоднородность условий существования поселений морских ежей. Все изученные биотопы, различающиеся по качественному и количественному составу растительной пищи, защищенности берега, характеру грунта и рельефа дна, отнесены к определенному биономическому типу сублиторали.

#### ***1 биономический тип сублиторали***

*Биотоп 1* расположен на открытом побережье у мыса Де-Ливрона и характеризуется максимальными прибоем I–II степени и гидродинамикой вод. В прибрежной зоне преобладает скальный грунт с россыпья-



ми валунов и глыб. Рельеф дна относительно ровный, перепады глубин 0,3–0,5 м, т.е. равны высоте глыб и валунов. Растительность прослеживается до глубины 4,5–5,0 м и заканчивается на скальном грунте редкими мелкими пятнами *Phyllospadix iwatensis*. Наблюдаются плотные для зал. Петра Великого заросли шириной 40–45 м с проективным покрытием дна (ПП) от 40 до 90 % и с запасами преобладающих видов 4,3 т.

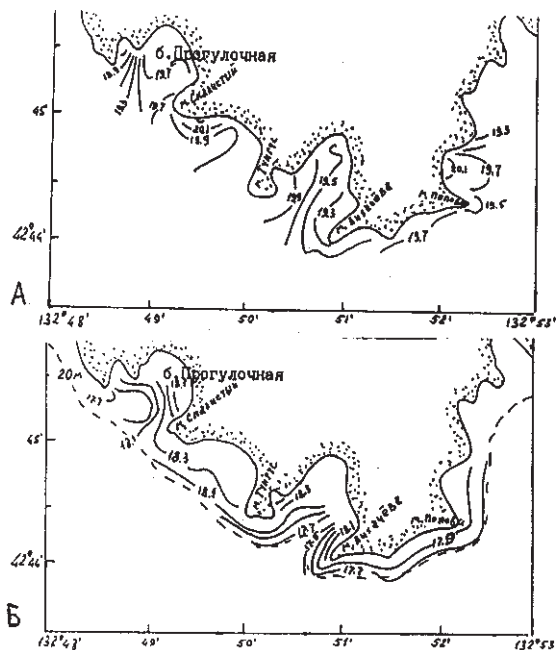
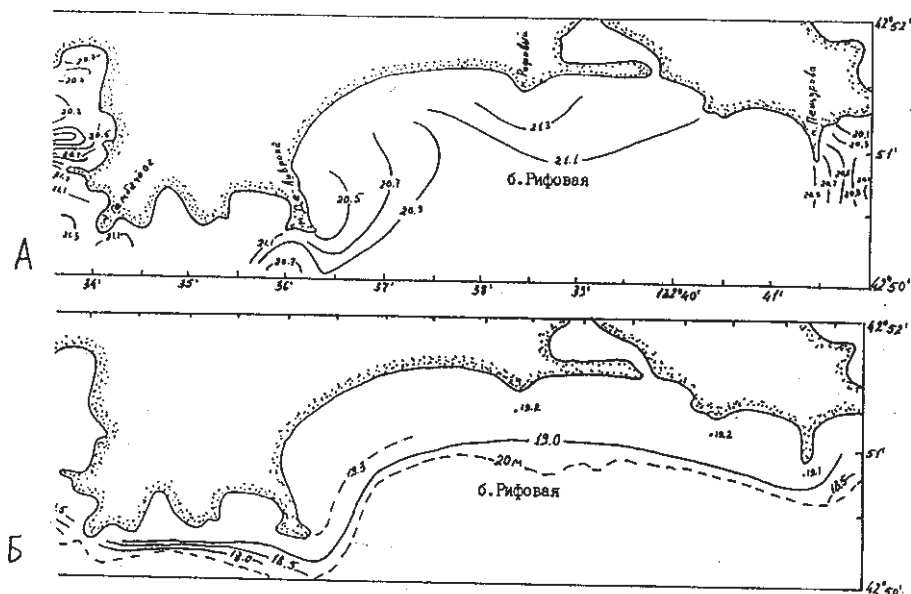


Рис. 3. Распределение поверхностных (А) и придонных (Б) значений температуры воды в районе исследований

Fig. 3. The surface (А) and pre-bottom (Б) meanings distribution of water temperature at the researches' area



Основное пространство дна на глубине от 1 до 4,5 м занято сообществом с доминированием *Laminaria japonica* второго года вегетации (ПП 15–30 %, биомасса 1,2–4,3 кг/м<sup>2</sup> и запасы 2,1 т) и *Phyllospadix iwatensis* (соответственно 15–40 %, 0,35–1,9 кг/м<sup>2</sup> и 1,6 т).

У самого берега на глубине до 1 м наблюдаются смешанные заросли («пояс мозаики водорослей», Мокиевский, 1960), сформированные буры-

ми и красными водорослями (*Sargassum pallidum*, *Coccophora langsdorfii*, *Chordaria flagelliformis*, *Neorhodomela larix* и др.). Проективное покрытие дна высокое (70–80 %, иногда 100 %), биомасса колеблется от 0,7 до 3,0 кг/м<sup>2</sup>, ширина зарослей 5–10 м, запасы составляют 0,65 т. Сопутствующие виды водорослей существенной роли в образовании фитомассы не играют (табл. 1).

Морские ежи располагаются на краю зарослей плотностью: черные – 8–10 экз./м<sup>2</sup>, серые – 3–4 экз./м<sup>2</sup>. В пределах зарослей единично встречаются только черные ежи.

### **II биономический тип**

*Биотоп 2* расположен у юго-восточного побережья бухты Прогрессной у мыса Скалистого. Район слабо защищен от ветро-волновой активности, но прибойность ниже, чем у мыса Де-Ливрона. Грунт преимущественно скалистый, иногда с глыбами и с наилком. Рельеф дна относительно ровный, перепады глубины от 0,2 до 1,5 м.

Растительность разрежена и располагается неравномерными пятнами площадью 0,1–2,0 м<sup>2</sup>. Ширина зарослей колеблется от 15 до 50 м. Водоросли и травы растут до глубины 2,5–3,0 м, эпилиты встречаются на глубине 5–6 м. По частоте встречаемости, занимаемой площади и по проективному покрытию на глубине от 0,8–1,2 до 2,5–4,0 м преобладают корковые известковые водоросли родов *Lithothamnion* и *Clathromorphum* (ПП 20–70 %) и *Phyllospadix iwatensis* (ПП 15–20 %, биомасса 0,25–1,70 кг/м<sup>2</sup>, запасы 0,4 т). Возможно, в весенне-летний период на этих глубинах росла *Costaria costata*, так как иногда встречаются остатки ее слоевищ.

В сублиторальной кайме на глубине до 0,8–1,2 м расположены смешанные заросли с ПП 30–40 %, шириной 2–3 м. Растительность сформирована мозаикой поли- и монодоминантных группировок из *Laminaria japonica*, *Tichocarpus crinitus*, *Chondrus armatus*, *Ptilota filicina* и др. (табл. 1). Биомасса колеблется от 0,3 до 2,0 кг/м<sup>2</sup>, на отдельных пятнах до 3,3 кг/м<sup>2</sup>, запасы небольшие (0,1 т).

Черные ежи встречаются повсеместно в пределах зарослей, их плотность от 3 до 10 экз./м<sup>2</sup>, серых значительно меньше (1–3 экз./м<sup>2</sup>).

*Биотоп 3* расположен на расстоянии 150–170 м к юго-востоку от мыса Пассека. Район менее защищен от ветро-волновой активности, чем у мыса Скалистого, и находится в условиях между I и II биономическими типами с прибойностью II степени. Берег приглубый: глубина 2–3 м начинается у самого берега. Грунт скальный с навалами глыб и легким наилком после шторма. Рельеф дна неровный, так как между скалами и глыбами расположены небольшие каньоны глубиной до 3–4 м.

Растительность сконцентрирована преимущественно в сублиторали на глубине до 4,5–5,0 м и заканчивается поселениями эпилитов на глубине 5–6 м. ПП 30–50 %, на пятне достигает 70–100 %. Доминируют ламинария японская второго года вегетации (ПП 30–50 %, биомасса 3,6–11,0 кг/м<sup>2</sup>, запасы 1,5 т), значительно меньше филлоспадикса (соответственно 10–20 %, 0,9–3,2 кг/м<sup>2</sup>, 0,12 т). Под пологом ламинарии и на свободных пространствах дна растут сопутствующие виды водорослей (табл. 1).

Растительность сублиторальной каймы, расположенная на вертикальных стенках, характеризуется низкими морфометрическими показателями поселений (ширина пояса 0,2–0,7 м, ПП 5–15 %) и не играет существенной роли в образовании фитомассы.

Морские ежи распределяются неравномерно. В зарослях макрофитов они располагаются между пятнами растений плотностью 1–2 экз./м<sup>2</sup>. На краю зарослей плотность черных ежей возрастает до 4–8 экз./м<sup>2</sup> и серых до 1–3 экз./м<sup>2</sup>. В понижениях между скал (в каньонах) сносятся остатки слоевищ ламинарии и других водорослей, именно здесь наблюдается максимальная плотность черных ежей – более 10–20 экз./м<sup>2</sup>, серого значительно меньше – 1–5 экз./м<sup>2</sup>.

*Биотоп 4* расположен к северо-востоку от мыса Пещурова на относительно открытом участке побережья, но с юга и востока район защищен от волновой активности двумя небольшими островками и кекурами. Грунт скальный с россыпями валунов, рельеф ровный, перепады глубин 0,5 м.

Растительность сконцентрирована на литорали и в сублиторальной кайме на глубине до 1,0–1,2 м и проходит полосой шириной 5–10 м вдоль берега. Водоросли растут диффузно и небольшими пятнами, ПП высокое, колеблется от 70 до 90 %. В составе смешанных зарослей преобладают *Sargassum pallidum* с эпифитами *Ceramium kondoi*, *Polysiphonia japonica*, *Grateloupia turuturu*, *Chordaria flagelliformis* и т.д. Биомасса водорослей колеблется от 0,7 до 2,4 кг/м<sup>2</sup>, запасы составляют 0,85 т.

С понижением дна до глубины 1,5–2,0 м мягкие водоросли исчезают и доминируют эпилиты (ПП 30–40 %).

Ежи обнаружены за пределами зарослей, плотность поселения черных колеблется от 2 до 7–8 экз./м<sup>2</sup>, иногда на глубине 4–5 м встречаются группами по 10–15 экз./м<sup>2</sup>. Серого ежа значительно меньше (1–4 экз./м<sup>2</sup>).

*Биотоп 5* находится в западной части бухты Рифовой. У берега расположена скальная платформа с относительно ровной поверхностью и сложным мезорельефом. За пределами платформы наблюдается резкое падение глубины до 1,5–2,0 м и небольшие каньоны до 3,0–3,5 м. Твердый грунт замещается песчаным с редкими глыбами на глубине более 3,5 м.

Растительность сконцентрирована на литорали и в сублиторали на глубине до 0,4–0,6 м и представляет собой мозаику разновидовых пятен небольшой площади (до 0,5 м<sup>2</sup>). ПП дна неравномерное (50–80 %). По частоте встречаемости и биомассе в зарослях преобладают *Neorhodometela larix* с эпифитами, *Cystoseira crassipes*, *Chordaria flagelliformis*, *Sphaerotrichia divaricata* и др. Ширина пояса 4–5 м, биомасса 2,0–2,3 кг/м<sup>2</sup>, запасы низкие – 0,6 т.

В зарослях ежи встречаются единично, а за их пределами плотность черного возрастает до 6–7 экз./м<sup>2</sup>, серого – до 2–3 экз./м<sup>2</sup>.

### **III биономический тип**

Характеризуется наибольшей защищенностью берега и минимальным по сравнению с другими типами прибоем IV степени. Ослабление гидродинамики подтверждается наличием постоянного наилка на грунте.

*Биотоп 6* расположен в куту бухты Прогулочной на участке, окруженном с двух сторон песчаными пляжами. Преобладает скальный грунт с глыбами. Ближе к пляжам встречаются узкие полосы (7–10 м) илисто-песчаного грунта с редкими камнями. Рельеф дна неровный, перепады глубин от 0,5 до 1,5 м. Заросли неравномерные, ширина колеблется от 20 до 25–30 м. Основную роль в образовании фитомассы играет сообщество с доминированием *Laminaria japonica* второго года вегетации (ПП 5–40 %, биомасса 0,3–4,3 кг/м<sup>2</sup>, иногда до 9 кг/м<sup>2</sup>, запасы 1,5 т)

и *Phyllospadix* (соответственно 40–60 %, 0,26–2,0 кг/м<sup>2</sup>, 1 т), которое расположено на глубине от 0,8 до 2,0–2,5 м. С увеличением глубины количество растений сокращается, и на глубине 3,5–4,0 м скальный грунт покрывается песком.

В сублиторальной кайме формируется полидоминантная растительность с доминированием *Coccolophora langsdorfii* с эпифитами, *Sargassum pallidum* с эпифитами, *Tichocarpus crinitus*, *Chondrus armatus*, морской травы *Zostera japonica* и др. Ширина смешанных зарослей 7–15 м, биомасса колеблется от 0,3 до 2,7 кг/м<sup>2</sup>, запасы составляют 0,45 т.

Морские ежи встречаются в зарослях преимущественно в понижениях между скал и глыб при плотности черного 2–4 экз./м<sup>2</sup>, серого 1–2 экз./м<sup>2</sup>. Максимальная плотность ежей отмечена на краю зарослей в небольших расщелинах (соответственно 5–10 экз./м<sup>2</sup> и 2–4 экз./м<sup>2</sup>).

*Биотоп 7* расположен в бухте Южно-Морской к югу от мыса Чайковского в зоне антропогенного воздействия порта. С морской стороны район защищен от волн полем *Zostera marina*. На берегу расположена свалка ржавого металлолома. В прибрежной зоне грунт состоит из россыпей камней и валунов. Водоросли растут на глубине до 2 м, ширина пояса не превышает 20 м. Всю площадь дна занимает моновидовое сообщество *Ulva fenestrata* (ПП 40–60 %, биомасса 0,4–1,2 кг/м<sup>2</sup>, запасы 0,35 т). Единично растут *Sargassum pallidum*, *Codium fragile* и *Laminaria sichorioides*.

В зарослях и за их пределами встречается только черный еж плотностью 2–3 экз./м<sup>2</sup>.

При рассмотрении структуры поселений морских ежей в разных биотопах становится очевидным, что наряду с существованием закономерностей в их распределении, обусловленных механизмами формирования скоплений, прослеживается и ряд поведенческих особенностей, позволяющих животным как можно лучше приспособливаться к тем или иным условиям среды.

К числу таких этологических приспособлений можно отнести особенности пищевого поведения животных, а также сравнительно большую приверженность черных ежей к твердым грунтам, чем серых. В наших исследованиях отмечены две особенности их пищевого поведения – это, с одной стороны, распределение морских ежей у зарослей макрофитов, и с другой стороны, во впадинах, расщелинах и каньонах между скал, где происходит накопление пищевого материала.

Переходим к рассмотрению состояния гонад гидробионтов.

Во всех исследованных биотопах половые железы черных и серых морских ежей находились в нерестовом состоянии. Гонады большинства особей *S. intermedius* (80 % животных) имели 3-ю стадию развития, у 9 % особей – 2-ю стадию, у остальных ежей находились на 0 и 4-й стадиях, а у нескольких гидробионтов наблюдался собственно нерест (рис. 4). На нерестовой стадии гонады морских ежей достигают наибольшей массы, поэтому в нашем случае они увеличились до максимального объема, возможного в данном местообитании. Следовательно, различия средних величин ГИ у серых ежей, взятых из разных биотопов, вероятнее всего, отражают влияние на них различных экологических условий, характеризующих тот или иной биотоп.

В то же время у *S. nudus* гонады находились на разных стадиях развития и соотношение этих стадий в разных биотопах было различным. В одних биотопах (у мысов Де-Ливрона, Пассека, Чайковского, в

Рис. 4. Распределение гонадного индекса и стадий зрелости гонад у серого ежа в разных биотопах: **1** – биотоп 1, **2** – 2, **3** – 3, **4** – 4, **5** – 5, **6** – 6 (1–2 м), **7** – 6 (3–4 м), **8** – все биотопы, **н** – нерест

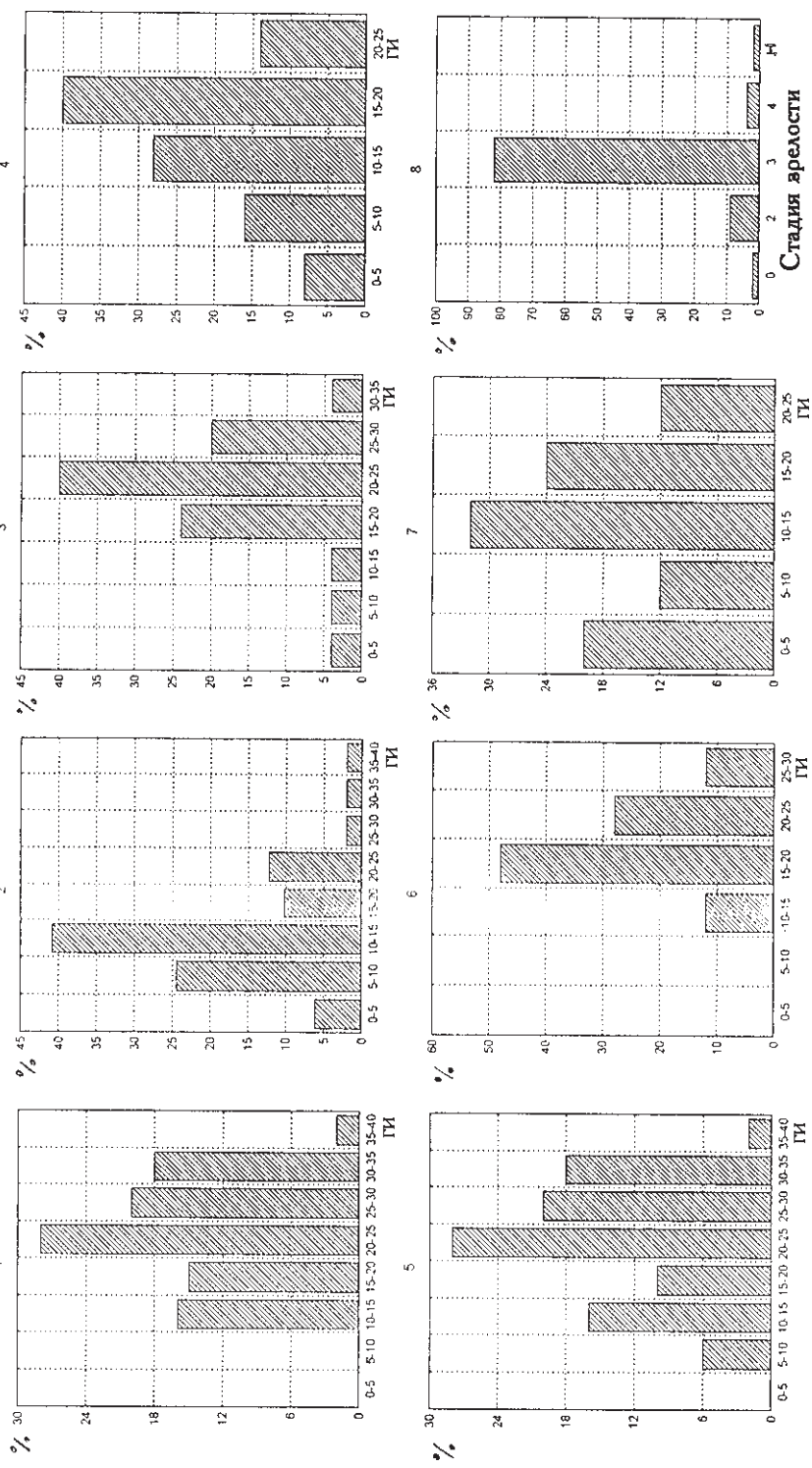


Fig. 4. The gonad index distribution and the grey sea urchin stages of gonads' maturity at the different biotopes: **1** – biotop 1, **2** – 2, **3** – 3, **4** – 4, **5** – 5, **6** – 6 (1–2 m), **7** – 6 (3–4 m), **8** – all biotops, **н** – spawning

западной части бухты Рифовой, на глубине 1–2 м в куту бухты Прогулочной) преобладали животные с гонадами на 2- и 3-й стадиях, в других (у мысов Скалистого, Пещурова, на глубине 4–5 м в куту бухты Прогулочной) животные в основном имели гонады на 0 и 4-й стадиях зрелости (рис. 5). В связи с этим сравнивать животных из разных биотопов по средним величинам ГИ можно только с учетом степени развития половых желез.

Цветовые характеристики гонад у морских ежей в разных биотопах в большинстве случаев не совпадали. Цвет половых желез в период их активного роста зависит в первую очередь от состава потребляемого корма (Hagen, 1996), поэтому использование этого показателя вполне правомочно.

В разных биотопах состояние гонад было следующим.

Наиболее высокие средние значения ГИ и лучшие цветовые показатели гонад у *S. intermedius* были отмечены на участках у мыса Де-Ливрона (биотоп 1), у мыса Пассека (биотоп 3), в западной части бухты Рифовой (биотоп 5) и в кутовой части бухты Прогулочной на глубине 1–2 м (биотоп 6). Индивидуальные значения ГИ у основной части животных в этих биотопах находились в пределах 10–30 %, а у мыса Пассека от 15 до 30 %. Средние значения ГИ изменялись от 19,4 % (в куту бухты Прогулочной) до 25,0 % (у мыса Де-Ливрона). При этом более чем 50 % особей имели гонады желто-оранжевого цвета (1 группа цветности), а коричнево-бурые оттенки не были отмечены вообще (табл. 2, рис. 4).

В то же время у мыса Скалистого (биотоп 2), у мыса Пещурова (биотоп 4) и на глубине 3–4 м в куту бухты Прогулочной (биотоп 6) показатели, характеризующие состояние гонад, были хуже. Так, индивидуальные значения ГИ у большинства животных находились в пределах 5–20 % и редко выше. Средние значения гонадного индекса составили соответственно 13,2, 14,5 и 15,0 %. В этих биотопах, за исключением мыса Скалистого, доля животных с гонадами желто-оранжевого цвета заметно снизилась. У основной части ежей половые железы имели цвета 2-й группы, а в кутовой части бухты Прогулочной у 32 % особей отмечены гонады коричнево-бурых оттенков (табл. 2, рис. 4).

Для *S. nudus* наибольшие значения гонадного индекса и лучшие цветовые показатели половых желез были отмечены в тех же биотопах, что и у *S. intermedius* и, кроме того, у мыса Чайковского (биотоп 7) и на глубине 3,5–6,0 м у мыса Скалистого (биотоп 2). Индивидуальные значения ГИ у животных находились в пределах от 5 до 15 %. Наибольшее среднее значение этого показателя (10,0 %) было отмечено у мыса Чайковского, а самое низкое (6,1 %) – у мыса Пассека. При этом у большей части животных, взятых в биотопах у мысов Скалистого, Пассека, в западной части бухты Рифовой и в куту бухты Прогулочной, гонады имели цвета 1- и 2-й группы цветности. На участках у мысов Чайковского и Де-Ливрона соответственно 48 и 36 % особей имели гонады коричнево-бурого цвета. У мыса же Чайковского животные с гонадами желто-лимонных оттенков (1-я группа цветности) не отмечены вообще (табл. 2, рис. 6).

В это же время в других биотопах (у мыса Скалистого на глубине 1–3 м, у мыса Пещурова и в кутовой части бухты Прогулочной на глубине 3–4 м) средние и индивидуальные значения ГИ у черных ежей были ниже. Индивидуальные значения ГИ находились в пределах от 0,5

Рис. 5. Распределение стадий зрелости гоним у черной ожа в различных биотопах: 1 – биотоп 1, 2 – 2 (1-2 м), 3 – 2 (3,5-6,0 м), 4 – 3, 5 – 4, 6 – 5, 7 – 6 (1-2 м), 8 – 6 (4-5 м), 9 – биотоп 7, H – нерест

Fig. 5. The stages of gonads, maturity of the black sea urchin at the different biotopes: 1 – biotop 1, 2 – 2 (1-2 m), 3 – 2 (3,5-6,0 m), 4 – 3, 5 – 4, 6 – 5, 7 – 6 (1-2 m), 8 – 6 (4-5 m), 9 – biotop 7, H – spawning

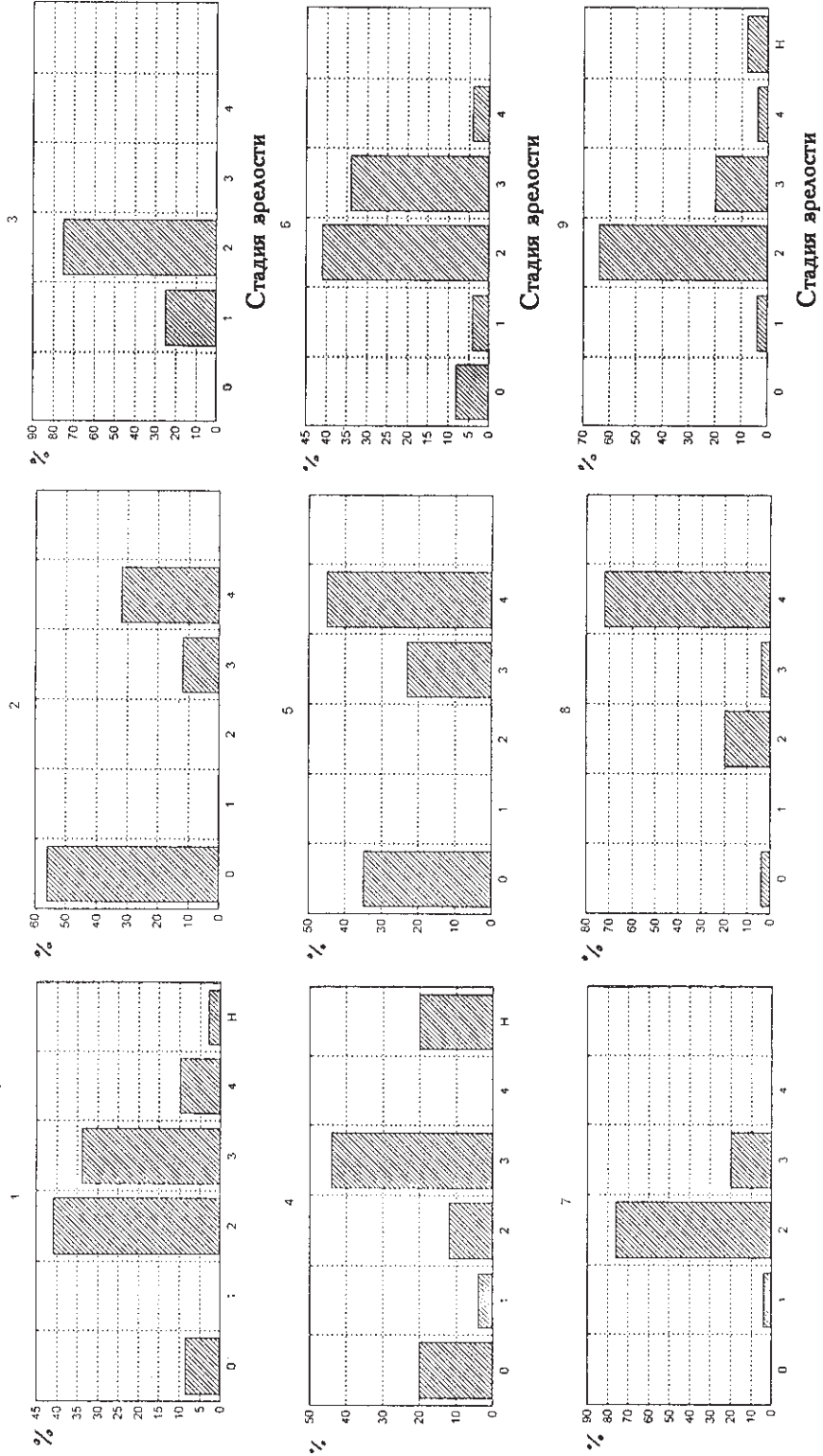


Таблица 2

Основные показатели состояния черных и серых ежей в разных биотопах

Table 2

Биотоп	Глубина, м	Водоросли-доминанты на 50 м побережья	Фитомасса	Черные ежи			Серые ежи								
				Плотность, экз./м <sup>2</sup>	Диаметр, мм	ГИ, %	Плотность, экз./м <sup>2</sup>	Диаметр, мм	ГИ, %						
				Группа по цвету, 1	Группа по цвету, 2	Группа по цвету, 3	Группа по цвету, 1	Группа по цвету, 2	Группа по цвету, 3						
<i>I биономический тип сублиторали</i>															
			Laminaria	7-8	67,1±1,0	7,7±0,9	20	44	36	1-4	57,9±1,3	25,0±1,6	76	24	0
1	4-5	4,1	Phyllospadix												
			Смешанные заросли												
<i>II биономический тип сублиторали</i>															
			Phyllospadix	3-5	46,2±1,6	1,8±0,5	12	56	32	1-3	55,9±0,7	13,2±0,6	66	34	0
2	0,7-3,0	КИК*	Смешанные												
				3-10	58,9±1,2	7,8±0,5	52	36	12	-	-	-	-	-	-
3	3,3-6,0	КИК	Смешанные	4-8	54,3±1,5	6,1-0,5	44	48	8	1-5	59,7±0,8	22,0±1,1	78	22	0
			Laminaria												
			Phyllospadix												
4	5-8	0,85	Смешанные	3-5	59,8±1,7	4,9±0,3	12	52	36	1-4	60,1±0,4	14,5±0,6	32	64	4
5	0-1	0,6	Смешанные	6-7	59,5±1,5	9,0±1,7	56	44	0	1-2	58,3±0,8	20,4±1,4	48	52	0
<i>III биономический тип сублиторали</i>															
			Laminaria	3-8	64,6±2,8	9,5±0,8	52	48	0	2-8	62,1±0,8	19,4±0,8	52	48	0
7	1-2	2,95	Phyllospadix												
			Смешанные	5-10	62,7±1,9	5,1±0,3	40	52	8	2-4	63,6±1,1	15,0±1,6	16	52	32
			Ulva	2-3	73,0±1,1	10,0±0,5	0	52	48	-	-	-	-	-	-

\* Красные известковые корковые.



Рис. 6. Распределение гонадного индекса у черного ежа в разных биотопах: **1** – биотоп 1, **2** – 2 (3,5–6,0 м), **3** – 3, **4** – 4, **5** – 5, **6** – 6 (1–2 м), **7** – 6 (4–5 м), **8** – биотоп 7

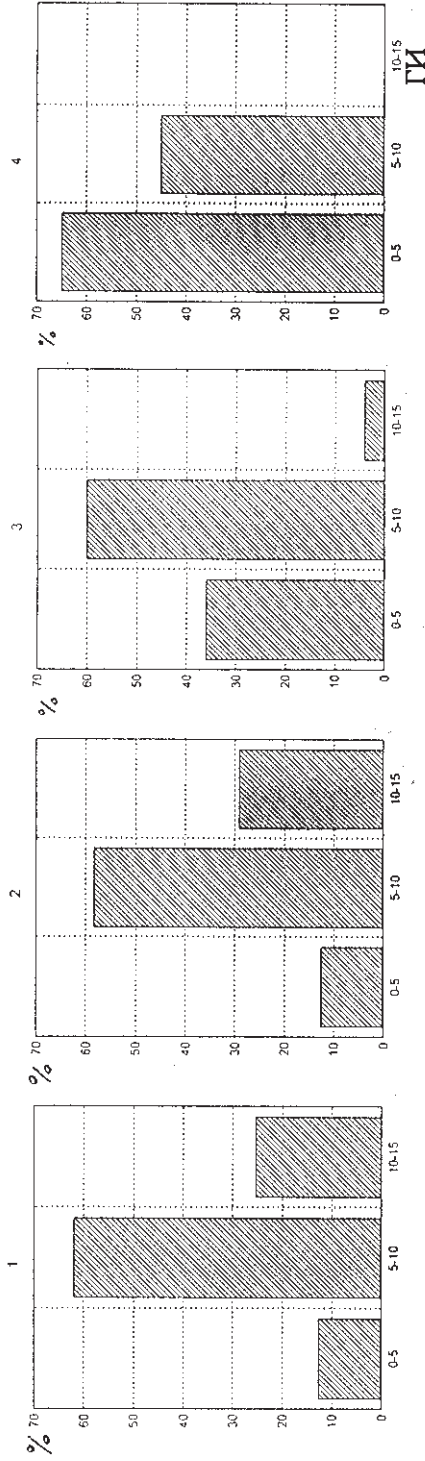
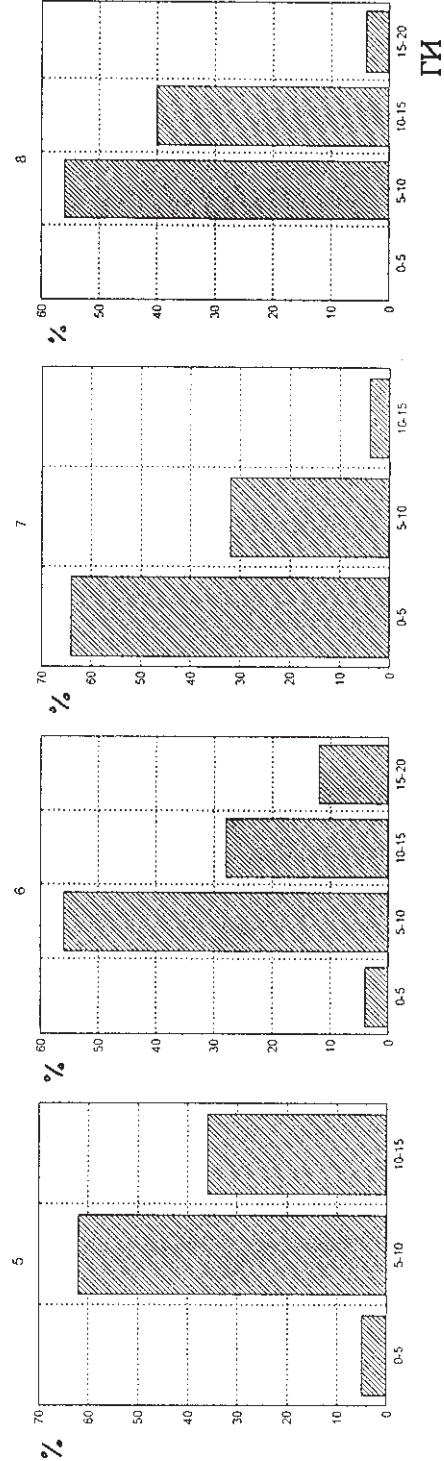


Fig. 6. The gonad index distribution of the black sea urchin at the different biotopes: **1** – биотоп 1, **2** – 2 (3,5–6,0 м), **3** – 3, **4** – 4, **5** – 5, **6** – 6 (1–2 м), **7** – 6 (4–5 м), **8** – биотоп 7



до 10,0 %, а у мыса Скалистого не превышали 5,0 %. Наименьший средний ГИ был отмечен у мыса Скалистого (1,8 %), а наибольший – в куту бухты Прогулочной (5,1 %). Больше 50 % животных имели гонады 2-й группы цветности. У мысов Скалистого и Пещурова более чем у 30 % особей цвет гонад был коричнево-бурым (табл. 2, рис. 6).

В биотопах, где средние значения ГИ у *S. nudus* были более высокими, чем в других, в половых железах ежей наблюдались активные гаметогенетические процессы и в соответствующих выборках преобладали животные с гонадами на 2- и 3-й стадиях. В биотопах, где значения этого показателя были ниже, черные ежи в основном имели посленерестовые, опустошенные половые железы, со слабо выраженными процессами восстановления в них. Следует отдельно отметить участок побережья у мыса Пассека, на котором у 20 % животных был отмечен собственно нерест. При этом у 56 % особей гонады находились на 2- и 3-й стадиях развития, поэтому, несмотря на сравнительно невысокий средний ГИ (6,1 %), этот биотоп был отнесен к группе биотопов с лучшими показателями (см. рис. 5).

Полученные нами данные показывают, что в разных биотопах зал. Петра Великого в исследуемый период времени степень развития гонад у черных и серых морских ежей неодинакова, что объясняется более поздним массовым нерестом *S. intermedius* (Гнездилова, 1971). Наполнение половых желез (с учетом стадий зрелости) у *S. intermedius* преимущественно выше, а цветовые характеристики лучше, чем у *S. nudus*. Многие исследователи указывают, что у серых ежей в большинстве районов зал. Петра Великого преднерестовые гонады имеют более значительные размеры, чем у черных. В то же время в других местах обитания черных ежей (у о. Монерон на юго-западной оконечности Сахалина, в районе от мыса Поворотного до мыса Туманного у побережья Приморья) их гонады на аналогичных стадиях развития достигают большей массы (Яковлев и др., 1976; Касьянов и др., 1980).

Известно, что на количественные и цветовые показатели половых желез морских ежей в период активного гонадного роста в первую очередь оказывают влияние обилие и видовой состав пищи (Kavamura, 1973; Pearse, 1981). Также известно, что у черных и серых морских ежей существуют определенные пищевые предпочтения (Fuji, 1967; Agatsuma, 1996). Некоторые исследователи (Kavamura, 1965; Холодов, 1981; и др.) указывают на более высокую избирательность в питании *S. nudus*. Возможно, именно этим объясняются лучшие цветовые характеристики гонад у черных ежей в биотопах со смешанными зарослями, где животные имели возможность выбора пищи. Несовпадение цветовых характеристик в биотопах с разным видовым составом растительности также указывает на различия в пищевых предпочтениях у черных и серых ежей.

Пища является одним из основных экологических факторов, влияющих на уровень развития гонад. Спектр питания ежей определяется главным образом составом водорослей, произрастающих в местах обитания животных в данное время (Кузнецов, 1946; Lawrence, 1975). На массу и степень развития гонад может влиять вид корма (Fuji, 1967).

Рассмотрим состав растительной пищи в биотопах, в которых морские ежи имели более высокий ГИ и преимущественно желто-оранжевый цвет гонад. Участки у мысов Де-Ливрона и Пассека, где у серых ежей значения гонадного индекса были самыми высокими, характеризуются хорошо развитой разнородной растительностью с доминировани-

ем ламинарии японской и филлоспадикса. Эти же виды доминировали в кустовой части бухты Прогулочной на малых глубинах. В западной части бухты Рифовой в зарослях смешанного типа преобладали неордомела, цистозира, хордария и сферотрихия; филлоспадикс представлен редкими включениями, а ламинария японская не отмечена вообще.

Считается, что бурые водоросли, и особенно ламинариевые, являются наилучшей пищей для морских ежей в период гонадного роста, благоприятно влияя на их «качество» – объем и цвет (Fuji, 1967; Hagen, 1996).

Действительно, в биотопах у мысов Де-Ливрона, Пассека и в куту бухты Прогулочной, где доминантным видом была ламинария японская, гонады серых ежей характеризовались хорошими количественными и качественными показателями. Однако и в западной части бухты Рифовой, где отмечается преобладание красных и бурых водорослей других видов, а ламинария отсутствует вообще, серые ежи имеют высокое наполнение и хорошие цветковые показатели половых желез. При этом у мыса Пешурова, где растительность также представлена смешанными зарослями, но с преобладанием саргассума, полисифонии и хордарии, значения гонадного индекса и цвет гонад у серых ежей существенно хуже. То же самое можно сказать о животных, взятых на глубине 3,5–6,0 м у мыса Скалистого, где доминируют филлоспадикс и корковые известковые водоросли. Снижение темпа развития гонад у *S. intermedius* при поедании саргассума отмечает Фудзи (Fuji, 1967).

У черных ежей взаимосвязь количественных и особенно цветковых характеристик половых желез с видовым составом растительности в тех или иных биотопах несколько отличается. Так, высокое наполнение гонад у них отмечается на участках с доминированием, например, ульвы (у мыса Чайковского), ламинарии и филлоспадикса (в куту бухты Прогулочной, у мыса Де-Ливрона), а также в биотопах со смешанными зарослями, включающими корковые известковые водоросли (у мыса Скалистого) или красные и бурые водоросли без присутствия ламинарии (западная часть бухты Рифовой). При этом гонады с высоким наполнением не всегда имеют хорошие цветковые характеристики. Так, у мыса Чайковского при максимальном значении среднего ГИ половые железы ежей имеют худшие цветковые показатели (2- и 3-я группа цветности). Животные с гонадами 1- и 2-й групп цветности (желтых оттенков) отмечены как в биотопах с преобладанием ламинарии и филлоспадикса, так и на участках со смешанными зарослями без ламинарии японской (табл. 2).

Результаты наших наблюдений подтверждаются мнением некоторых исследователей о том, что варибельность пищи благоприятно влияет на размер и степень развития гонад морских ежей (Lozano et al., 1995).

Обилие или недостаток пищи также заметно сказывается на величине ГИ и динамике нереста морских ежей (Pearse, 1981; Yakovlev, 1991). Однако в исследуемый период нам не удалось отметить заметного влияния объема фитомассы на состояние гонад животных. Отмечено, что в биотопах с высокими запасами и проективным покрытием дна макрофитами морские ежи крайне редко встречаются внутри плотных зарослей, создавая пищевые агрегации лишь на краю или в местах с разреженной растительностью, где условия питания более благоприятны. По-видимому, плотные поселения водорослей ограничивают подвижность ежей и снижают их пищевую активность, т.е. доступность пищи также является одним из факторов, влияющих на развитие гонад (Regis, 1979).

Все исследованные биотопы находятся в разных гидродинамических условиях. В местах обитания морских ежей преобладает скальный грунт с россыпями валунов и глыб и неоднородным рельефом дна. Анализ наших данных показал, что степень защищенности прибрежной зоны не оказывает существенного влияния на размножение гидробионтов. Хорошие количественные и качественные показатели гонад отмечаются как на открытых участках побережья, так и в закрытых бухтах. Однако наибольший гонадный индекс имели серые ежи в биотопах, расположенных на более открытых участках побережья (у мысов Де-Ливрона и Пассека). Максимальные значения ГИ у животных наблюдаются в биотопах со сложным мезорельефом дна (у мысов Де-Ливрона, Пассека, в западной части бухты Рифовой). Как уже отмечалось выше, именно здесь, в расщелинах и каньонах между скал, скапливаются водорослевые остатки (излюбленная пища морских ежей), а гидродинамика ослаблена, что создает благоприятные условия для питания гидробионтов.

Исследования других авторов подтверждают наши данные о хорошей адаптации *S. nudus* и *S. intermedius* к различным гидродинамическим условиям и отсутствию ярко выраженной биотопической дифференциации между ними вдоль побережья Приморья (Бажин, 1995). Однако наши наблюдения показывают, что *S. nudus* является более стенотопным видом, в большей степени приверженным твердым грунтам и районам с активной гидродинамикой. По-видимому, у черных морских ежей механизм прикрепления к субстрату позволяет в большей степени осваивать районы со значительным волновым воздействием. На наш взгляд, именно этими особенностями объясняется, что при практически повсеместном превалировании в скоплениях черных ежей биомасса *S. intermedius* увеличивается при продвижении от открытых районов к заливам и бухтам второго порядка (Гаврилова, в печати).

В заключение следует отметить, что процессы размножения морских ежей прямо или косвенно зависят от совокупности различных факторов, характеризующих их местообитание. Наибольшая взаимосвязь прослеживается между состоянием гонад животных и составом растительной пищи, с одной стороны, и ее доступностью – с другой. При этом у серых ежей величина гонадного индекса может быть максимальной как на участках с доминированием ламинарии японской и филлоспадикса, так и в биотопах со смешанными зарослями при доминировании красных и бурых водорослей. В то же время лучшие цветовые показатели половых желез наблюдаются при наличии в фитоценозе ламинарии. Для черных ежей присутствие ламинарии не является неприменным условием хорошего цвета гонад.

Влияние гидродинамической активности на размножение морских ежей в наших исследованиях явно не проявилось. Возможно, это связано с тем, что районы зал. Петра Великого, в принципе, достаточно защищены от ветро-волновой нагрузки.

#### ЛИТЕРАТУРА

**Бажин А.Г.** Видовой состав, условия существования и распределение морских ежей рода *Strongylocentrotus* морей России: Дис... канд. биол. наук. – Петропавловск-Камчатский, 1995. – 125 с.

**Викторовская Г.И.** Экология размножения морских ежей в прибрежной зоне северного Приморья / ТИНРО-центр. – Владивосток, 1998. – 35 с. – Деп. во ВНИЭРХ, 1338рх-98.

**Гаврилова Г.С.** Современное распределение правильных морских ежей рода *Strongylocentrotus* в заливе Петра Великого (Японское море) // *Океанол.* (в печати).

**Гнездилова С.М.** Морфологическая и цитохимическая характеристика оогенеза и половых циклов у морских ежей *Strongylocentrotus nudus* и *S. intermedius*: Автореф. дис.... канд. биол. наук. – Владивосток, 1971. – 22 с.

**Гурьянова Е., Закс И., Ушаков П.** Литораль западного Мурмана // *Исследования морей СССР.* – 1930а. – Вып. 11. – С. 47–104.

**Гурьянова Е., Закс И., Ушаков П.** Литораль Кольского залива. Ч. III. Тр. Ленингр. о-ва естествоисп. – 1930б. – Т. 60, вып. 2. – С. 17–107.

**Гусарова И.С.** Макрофитобентос сублитеральной зоны островов Итуруп, Уруп и Симушир (Большая курильская гряда): Дис.... канд. биол. наук. – Л., 1975. – 162 с.

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

**Касьянов В.Л.** Связь сроков размножения двустворчатых моллюсков и иглокожих с динамикой абиотических факторов среды в заливе Восток Японского моря // *Биол. моря.* – 1991. – № 3. – С. 102–105.

**Касьянов В.Л., Медведева Л.А., Яковлев С.Н., Яковлев Ю.М.** Размножение иглокожих и двустворчатых моллюсков. – М.: Наука, 1980. – 207 с.

**Кузнецов В.В.** Питание и рост растениеядных морских беспозвоночных Восточного Мурмана // *Изв. АН СССР. Сер. биол.* – 1946. – № 4. – С. 109–124.

**Кусакин О.Г.** Некоторые закономерности распределения фауны и флоры в осушной зоне южных Курильских островов // *Исследования дальневосточных морей СССР.* – 1961. – Вып. 7. – С. 312–343.

**Левин В.С., Шендеров Е.Л.** Некоторые вопросы методики количественного учета макробентоса с применением водолазной техники // *Биол. моря.* – 1975. – № 2. – С. 67–70.

**Мокиевский О.Б.** Географическая зональность типов морской литорали // *Журн. общ. биол.* – 1960. – Т. 21, № 2. – С. 122–129.

**Скарлато О.А., Голиков А.Н., Грузов Е.И.** Водолазный метод гидробиологических исследований // *Океанол.* – 1964. – Вып. 4. – С. 67–70.

**Холодов В.И.** Трансформация органического вещества морскими ежами (*Regularia*). – Киев: Наук. думка, 1981. – 159 с.

**Яковлев С.Н.** Биология размножения морских ежей // *Биол. моря.* – 1993. – № 4. – С. 3–18.

**Яковлев С.Н., Касьянов В.Л., Степанов В.В.** Экология нереста черного морского ежа в заливе Петра Великого (Японское море) // *Экология.* – 1976. – № 5. – С. 85–91.

**Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П., Зотин А.И.** Определение значений температуры и солености, оптимальных для дробления яиц морского ежа // *Биол. моря.* – 1992. – № 3–4. – С. 83–91.

**Agatsuma Y., Matsuyama K., Nakata A.** Seasonal Changes in Feeding Activity of the Sea Urchin *Strongylocentrotus nudus* in Oshoro Bay, Southwestern Hokkaido // *Nippon Suisan Gakkaishi.* – 1996. – Vol. 62 (4). – P. 592–597.

**Byrne M.** Annual Reproductive cycles of commercial sea urchin *Paracentrotus lividus* from an exposed intertidal and a sheltered subtidal habitat on the west coast of Ireland // *Mar. Biol.* – 1990. – Vol. 104, № 2. – P. 275–289.

**Cowen R.K., Agegian C.R., Foster M.S.** The maintenance of community structure in a Central California giant kelp forest // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* – 1982. – Vol. 64, № 2. – P. 189–201.

**Ebeling A.W., Laur D.R., Rowby R.F.** Severe storm disturbances and reversal of community structure in a Southern California kelp forest // *Mar. Biol.* – 1985. – Vol. 84, № 3. – P. 287–294.

**Edwards P.V., Ebert T.A.** Plastic responses to limited food availability and spine damage in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* – 1991. – Vol. 145, № 2. – P. 205–220.

**Fuji A.** Ecological study on the growth and food consumption of Japanese common littoral sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. – 1967. – Vol. 15, № 2. – P. 83–160.

**Gonor J.J.** The reproductive cycle in Oregon populations of the echinoid *Strongylocentrotus purpuratus*. I. Annual gonad growth and ovarian gametogenetic cycles // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1973. – Vol. 12, № 1. – P. 45–64.

**Hagen N.T.** Effects of food availability and body size on out-of-season gonad yield in the green sea urchin // 9th Intern. Echin. Conf. – San-Francisco, 1996. – P. 64.

**Harris L.G.** The effect of depth, water flow and diet on settlement, recruitment and growth in the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* // Annual Meeting of the American Society of Zoologists. – 1994. – Vol. 34 (5). – P. 53.

**Kavamura K.** Ecological studies on the sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius*, on the coast of Fundomari in the north region of Rebun Island (II) // Sci. Rept. Hokkaido Fish. Exp. Sta. – 1965. – Vol. 3, № 1. – P. 19–38.

**Kavamura K.** Fishery biological studies on a sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* // Ibid. – 1973. – Vol. 16, № 11. – P. 1–54.

**Lawrence J.M.** On the relationship between marine plants and sea urchins // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. – 1975. – Vol. 13, № 3. – P. 213–286.

**Lozano J., Gflera J., Lopez S. et al.** Biological Cycles and recruitment of *Paracentrotus lividus* in two contrasting habitats // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1995. – Vol. 122. – P. 179–191.

**Mann K.H.** Destruction of kelp-beds by sea-urchins: a cyclical phenomenon or irreversible degradations // Helgol. Wiss. Meeresuntersuch. – 1977. – Vol. 30, № 1–4. – P. 455–467.

**Pearse J.S.** Synchronization of gametogenesis in the sea urchins *Strongylocentrotus purpuratus* and *S. franciscanus* // Advances in Invertebrate reproduction. – Amsterdam: Elsevier North Holland, 1981. – P. 53–68.

**Regis M.B.** Analisis des Fluctuations des indices physiologiques chez deux echinoides (*Paracentrotus lividus*) du golfe de Marseille // Tethys. – 1979. – Vol. 9, № 2. – P. 167–181.

**Yakovlev S.N.** Reproductive biology in the sea urchin *Strongylocentrotus nudus* in relation with anthropogenic influence // Biology in Echinodermata: Prog. seventh Int. Echinoderm. Conf. Atami. – Rotterdam: A.A. Balchema, 1991. – P. 259.

*Поступила в редакцию 26.04.99 г.*