

УДК 593.953(265.54)

М.О. Чалиенко, М.В. Калинина*

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4**О БИОЛОГИИ ПАЛЕВОГО МОРСКОГО ЕЖА
(*STRONGYLOCENTROTUS PALLIDUS*)
В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)**

Материал для исследования собран в июле 2013, 2014 гг. и апреле 2015 г. в зал. Петра Великого. Рассматриваются размерно-возрастная структура *Strongylocentrotus pallidus*, репродуктивные показатели самок, наполнение и состав содержимого кишечника ежей, обитающих в различных батиметрических диапазонах. Установлено, что размерный состав *S. pallidus* по глубинам достоверно различается. В районе внешнего шельфа на глубинах 55–100 м в основном обитают крупные промысловые особи (доля 98 %) со средними размерами 70 мм, с увеличением глубины до 200 м их доля уменьшается до 67 % в 2014 г. и до 92 % в 2015 г. На материковом склоне (глубины > 200 м) преобладают особи непромысловых размеров ($35,5 \pm 0,3$ мм), доля которых изменяется в пределах 77–96 %. Возраст ежей, обитающих на разных глубинах, варьирует от 3 до 12 лет. На шельфе темпы роста *S. pallidus* и степень развития половых желез у самок выше, чем на материковом склоне. Сравнительно лучшие морфометрические и репродукционные показатели, отмеченные у ежей с шельфа, обусловлены благоприятными условиями питания за счет большей аккумуляции осадочных образований в этом районе, а также влиянием относительно прогретых подповерхностных вод.

Ключевые слова: палевый морской еж, *Strongylocentrotus pallidus*, залив Петра Великого, батиметрические диапазоны, размерная и возрастная структуры, репродукционные характеристики, условия питания.

Chalienko M.O., Kalinina M.V. Some features of the pale sea urchin (*Strongylocentrotus pallidus*) biology in Peter the Great Bay (Japan Sea) // *Izv. TINRO.* — 2017. — Vol. 188. — P. 140–154.

Population of pale sea urchin *Strongylocentrotus pallidus* in Peter the Great Bay is investigated. The samples for its size structure and distribution were collected at the depth from 5 to 700 m in July 2013, 2014 and in April 2015 and the samples for the state of gonads, intestines and age structure — at the depths of 41, 69, 280, 346, and 670 m in early April 2015. The size structure at different depths is significantly different: the large individuals with average size of 70.0 mm (portion of commercial ones 98 %) occupy mainly the middle shelf area with the depths of 55–100 m, deeper at the depths of 100–200 m the portion of commercial urchins is lower (67 % in 2014 and 92 % in 2015), and the continental slope (depth > 200 m) is occupied by mainly (77–96 %) non-commercial individuals with average size of 35.5 mm. Age of sea urchins was determined by the growth zones on plates of their shells processed by Jensen method and varied from 3 to 12 years. The growth rate of sea urchins from the shelf areas was approximately in 1.5 times higher as compared with those from the continental

* Чалиенко Мария Олеговна, инженер, e-mail: yumbo@yandex.ru; Калинина Марианна Витальевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: marianna.kalinina@tinro-center.ru.

Chalienko Maria O., engineer, e-mail: yumbo@yandex.ru; Kalinina Marianna V., Ph.D., senior researcher, e-mail: marianna.kalinina@tinro-center.ru.

slope, primarily due to different conditions of feeding. The gonads cellular composition was defined for the samples of 50 cells per female. The cells were differentiated in the categories of oocytes proliferation, oocytes differentiation, and mature eggs, and the gonad maturity stage was determined by domination of these categories, taking into accounts the *S. pallidus* reproductive cycle. In spring, the sea urchins from the shelf areas (depths of 41 and 69 m) were generally more mature as compared with those from the continental slope (depths of 280 and 346 m). However, correlation between the gonadal index and depth of habitat was not significant because the mature females were sampled in any depth. Composition of intestinal content and food components were determined visually, looking the bolus under binocular microscope. The sea urchins intestines were mostly filled with detritus at the depth of 41 m, sponges (*Suberites* sp.) at the depth of 69 m (70 % of cases), and unedible substances as silt and sand at the depth of 280, 346 and 670 m, minor fractions were the algal litter, remains of crustaceans, and detritus.

Key words: pale sea urchin, *Strongylocentrotus pallidus*, Peter the Great Bay, bathymetric range, size structure, age structure, reproductive characteristics, feeding.

Введение

Палевый морской еж *Strongylocentrotus pallidus* (Sars, 1871) является перспективным для промысла видом и одним из наиболее массовых и широко распространенных представителей бентоса шельфа зал. Петра Великого — южной части его ареала (Бажин, Степанов, 2012). Здесь этот бореально-арктический вид встречается на глубинах от 27 м, а наиболее крупные скопления, общей площадью около 2200 км², отмечены в центральной и западной частях залива на глубинах 50–150 м (Чалиенко, 2014). Условия существования *S. pallidus* в этом батиметрическом диапазоне характеризуются пониженной турбулентностью воды, малым диапазоном изменчивости температуры (около 2 °С) и солености (33–34 епс), а пища в основном представлена объектами дрейтовой и седиментационной природы. В литературе имеется ряд работ, посвященных исследованию этого вида (Falk-Peterson, Lonning, 1983; Gilkinson et al., 1988; Викторовская и др., 1997; Bluhm et al., 1998; Бажин, Степанов, 2002; Викторовская, Зуенко, 2005; Шацкий, 2012). Однако такие важные аспекты биологии *S. pallidus*, как особенности роста и размножения в глубоководных биотопах, до сих пор остаются слабоизученными и дискуссионными. Данные о биологии палевого ежа, обитающего в зал. Петра Великого, в литературе отсутствуют. Ранее нами были определены количественные характеристики скоплений (Чалиенко, 2014) и некоторые репродукционные показатели самок в разных батиметрических диапазонах обитания (Чалиенко, Калинина, 2016).

Целью данной работы было исследование батиметрического распределения размерно-возрастных групп ежей, репродукционных показателей самок, наполнения кишечника и спектра питания ежей в различных батиметрических диапазонах.

Материалы и методы

Материал для исследования был собран в рейсах на НИС «Бухоро» в ходе выполнения донных траловых съемок в июле 2013 и 2014 гг. и первой декаде апреля 2015 г., на глубинах от 5 до 700 м (рис. 1). Объем обработанного материала приводится в табл. 1. Всего было исследовано 1670 экз.

У исследуемых особей определяли диаметр панциря с точностью до 1 мм, общую массу, массу гонады и кишечника с точностью до 1 г. Промысловыми считали ежей размером больше 45 мм (Бажин, Степанов, 2012). Для исследования возрастного состава, состояния гонад, наполнения кишечника и пищевого спектра ежи были собраны с 5 батиметрических диапазонов и зафиксированы в 10 %-ном растворе формалина. Дальнейшая их камеральная обработка проводилась в лабораторных условиях. Гонадный (ГИ) и кишечный (КИ) индексы рассчитывали как отношение массы гонады/кишечника к общей массе ежа, выраженное в процентах.

Индивидуальный возраст *S. pallidus* определяли путем подсчета концентрических полос роста на всех пластинках интерамбулакального ряда панцирей ежей (Sumich, McCauley, 1973). Обработка пластинок проводилась по методу Йенсен (Jensen, 1969). Фраг-

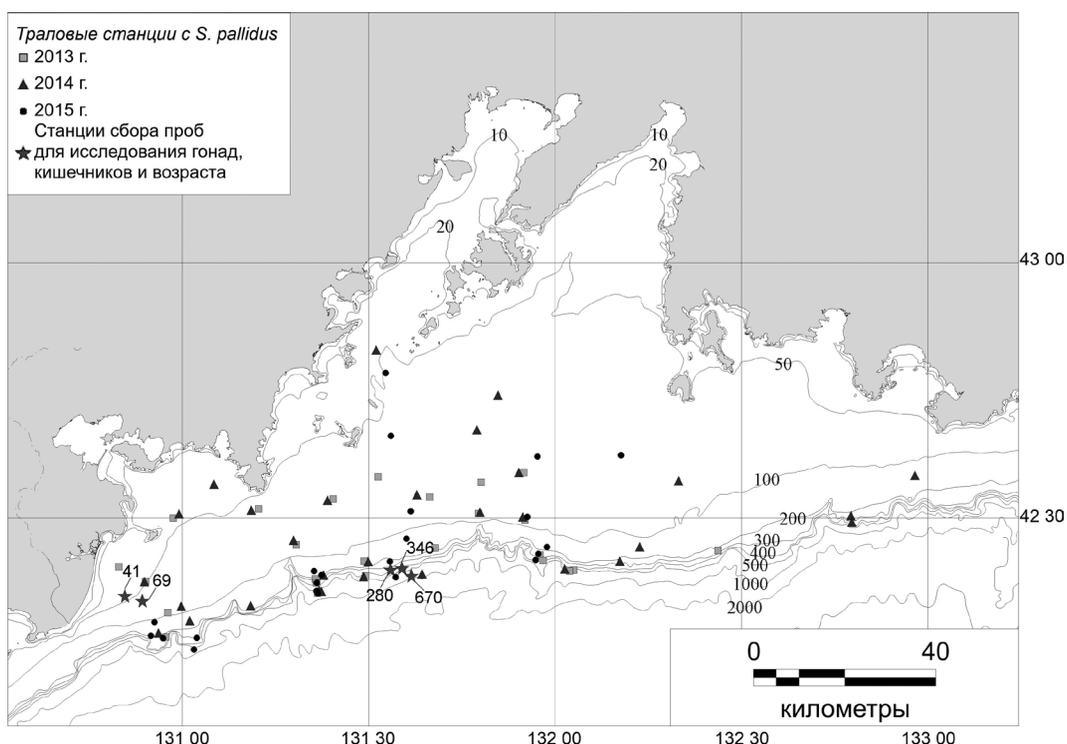


Рис. 1. Станции сбора проб *S. pallidus* в зал. Петра Великого в 2013–2015 гг.
 Fig. 1. Sampling sites of *S. pallidus* in the Peter the Great Bay in 2013–2015

Таблица 1

Объем обработанного материала

Table 1

Volume of sampling

| Показатель | Кол-во, экз. | Дата сбора | Глубина, м |
|--|--------------|------------------------------|---------------------------|
| Размерная структура | 1670 | 07.2013, 07.2014, 04.2015 | 5–700 |
| Возрастной состав | 218 | 1-я декада 04.2015 г. | 41, 69, 280, 346 и 670 |
| Состояние гонад | 83 | | |
| Наполнение, состав содержимого кишечника | 212 | | |

менты панциря с внешней стороны зашлифовывали и обжигали над пламенем спиртовки. Затем пластинки помещали в спирт и просматривали под бинокляром в отраженном свете.

При исследовании клеточного состава гонад у каждой самки измеряли по 50 клеток, дифференцируя их на ооциты малого роста, ооциты большого роста и яйцеклетки (Айзенштадт, 1984). Стадию зрелости гонады определяли по наличию доминирующих категорий клеток, учитывая особенности репродуктивного цикла *S. pallidus* (Falk-Peterson, Lonning, 1983), по следующей классификации (Хотимченко и др., 1993): 1 — пролиферации (начала развития), 2 — дифференциации (активного гаметогенеза), 3 — нерестовая, или зрелой гонады, 4 — посленерестовая. Индивидуально и суммарно для всех самок с одной станции было построено распределение размерных частот половых клеток с шагом 10 мкм.

Качественный состав содержимого кишечника и соотношение пищевых компонентов устанавливали визуально, просматривая пищевые комки под бинокляром (Турпаева, 1953; Инструкция..., 1971*).

Статистическую обработку данных проводили с помощью программ Excel и Statistica.

* Инструкция по сбору и обработке материала для исследования питания рыб в естественных условиях. Ч. 1. М.: ВНИРО, 1971. 68 с.

Результаты и их обсуждение

Размерная структура

В разные годы размеры ежей в пробах варьировали от 10 до 95 мм. В 2013 и 2014 гг. средний размер ежей составил 53 мм (табл. 2). Преобладали особи промысловых размеров: в 2013 г. они составили 67 %, а в 2014 г. — 80 %. Увеличение доли промысловых особей в 2014 г. произошло за счет увеличения доли ежей размером 55–60 мм с 5 до 16 % (рис. 2).

Таблица 2

Размерная характеристика палевого морского ежа в зал. Петра Великого по глубинам в 2013–2015 гг.

Table 2

Size structure of pale sea urchin in Peter the Great Bay in 2013–2015, by depths

| Батиметрический диапазон, м | Кол-во, экз. | Диаметр панциря, мм* | | | |
|-----------------------------|--------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|
| | | 2013 г. | 2014 г. | 2015 г. | Всего |
| 25–40 | 46 | $33,7 \pm 2,6$ 13–54 | $29,0 \pm 2,2$ 17–49 | 0 | $31,0 \pm 1,7$ 13–54 |
| 40–55 | 115 | $55,0 \pm 4,0$ 28–84 | $57,0 \pm 0,5$ 27–89 | $55,4 \pm 0,3$ 24–76 | $57,0 \pm 0,3$ 24–89 |
| 55–100 | 573 | $65,0 \pm 0,5$ 15–85 | $66,0 \pm 0,6$ 12–84 | $74,0 \pm 0,3$ 35–95 | $70,0 \pm 0,3$ 12–95 |
| 100–200 | 197 | 0 | $51,0 \pm 3,5$ 11–79 | $66,0 \pm 1,0$ 10–91 | $63,5 \pm 1,0$ 10–91 |
| 200–700 | 739 | $31,0 \pm 0,9$ 10–59 | $30,0 \pm 0,9$ 11–66 | $36,5 \pm 0,3$ 12–76 | $35,5 \pm 0,3$ 10–76 |
| Всего | 1670 | $52,7 \pm 1,2$ 10–85 | $52,5 \pm 1,0$ 11–89 | $50,0 \pm 0,6$ 10–95 | $54,0 \pm 0,3$ 10–95 |

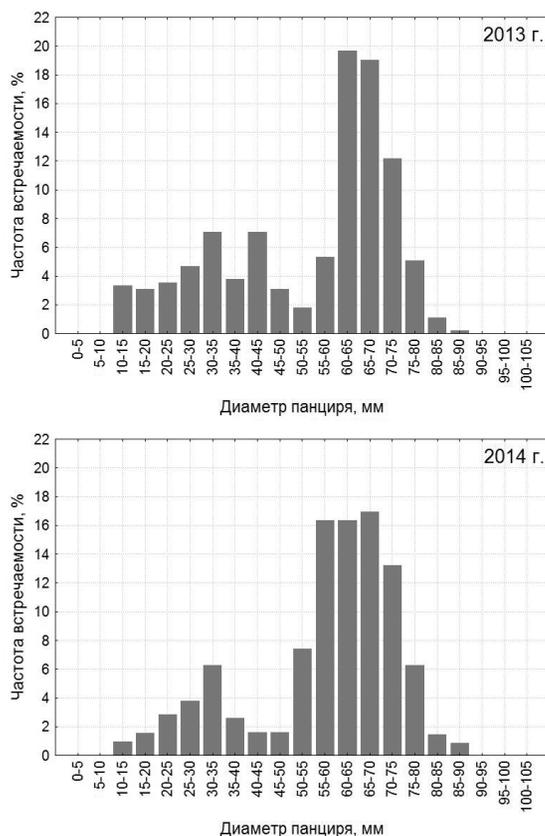
* Значения представлены в виде среднего и его ошибки (над чертой) и пределов изменчивости (под чертой).

В 2015 г. сетка траловых станций была сокращена, поэтому график распределения размерных групп за этот год не представлен.

Размерный состав ежей по горизонтам глубин достоверно различался. На основе этих различий было выделено 5 батиметрических диапазонов: 1 — 25–40 м (зал. Посыета и южнее — в районе, ограниченном координатами $42^{\circ}23'–42^{\circ}34'$ с.ш. $130^{\circ}49'–131^{\circ}06'$ в.д.), где средние размеры ежей в 2013–2014 гг. варьировали от 29 до 34 мм; 2 — 40–55 м (средние размеры 55–57 мм); 3 — 55–100 м (средние размеры 65–74 мм); 4 — 100–200 м (средние размеры 51–66 мм) и 5 — 200–700 м (средние размеры 30–36 мм) (табл. 2, рис. 3).

Рис. 2. Размерный состав *S. pallidus* в 2013–2014 гг.

Fig. 2. Size structure of *S. pallidus* in 2013–2014



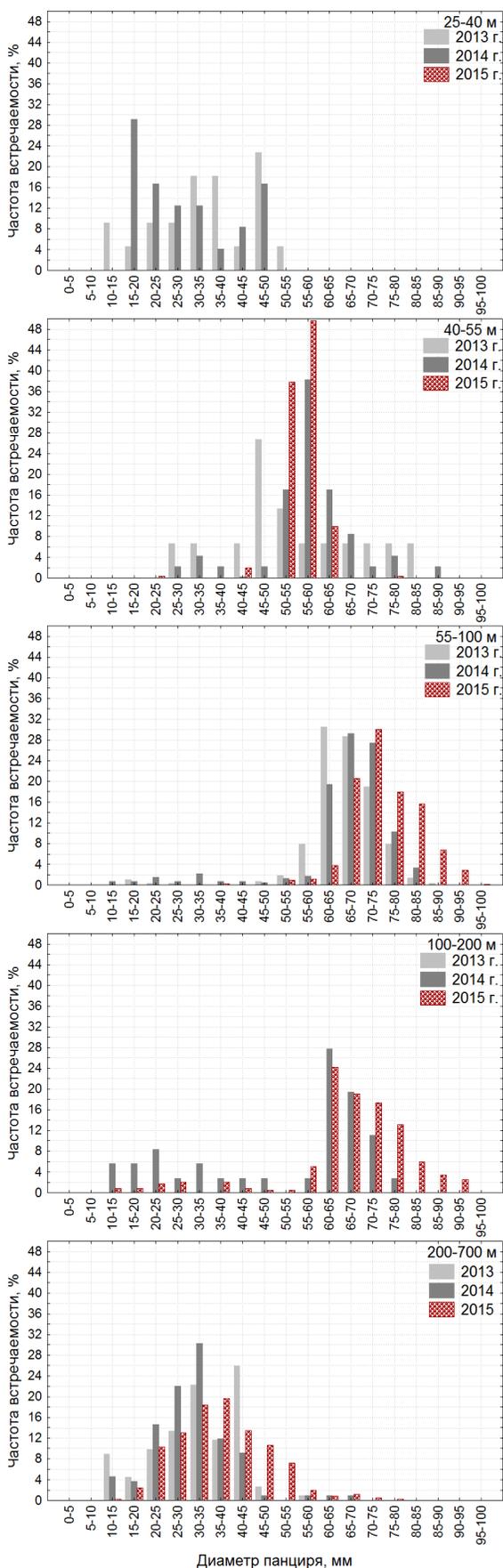


Рис. 3. Размерный состав *S. pallidus* по глубинам

Fig. 3. Size structure of *S. pallidus*, by depths

Рассмотрим подробнее размерную структуру *S. pallidus* в каждом батиметрическом диапазоне. В западной части залива в районе внутреннего шельфа, на глубинах 25–40 м, были отмечены небольшие скопления мелкоразмерных ежей (рис. 3). Доля особей непромысловых размеров (< 45 мм) в этих скоплениях составляла 72 % в 2013 г. и 83 % в 2014 г. Животные размером более 55 мм в пробах не обнаружены.

На глубине 40–55 м доля особей непромысловых размеров была значительно ниже: 20, 8 и 2 % соответственно в 2013, 2014 и 2015 гг. Преобладали ежи размером 45–60 мм.

В районе внешнего шельфа, на глубинах 55–100 м, обитали крупные особи со средними размерами 65 мм в 2013–2014 гг. и 74 мм в 2015 г., при этом доля непромысловых ежей составляла всего 3 %. В этом диапазоне глубин с 2013 по 2015 г. отмечено смещение модальной группы в правую часть графика (рис. 3). В 2013 г. преобладали особи размером 60–70 мм (58%), в 2014 г. — 65–75 (57%) и в 2015 г. — 70–75 мм (30%), при этом с 2014 по 2015 г. увеличилась доля ежей размером 75–80 мм, с 8 до 18 %.

В диапазоне 100–200 м доля мелкоразмерных особей была выше (33 и 8 % соответственно в 2014 и 2015 гг.). Преобладали особи размером 60–65 мм, а доля особей больших размеров постепенно снижалась. В 2013 г. в этом диапазоне *S. pallidus* встречался единично.

Крупные скопления ежей непромысловых размеров обнаружены на материковом склоне (более 200 м), их доля варьировала от 96 % в 2013–2014 гг. до 77 % в 2015 г. Непромысловые особи в основном были представлены экземплярами размером больше 25 мм. Среди промысловых ежей преобладали особи размером 45–50 мм, в 2015 г. единично встречались ежи размером > 70 мм.

В целом плотность скоплений особей непромысловых размеров на глубинах от 25 до 200 м в разные годы исследования варьировала довольно широко — от 35 до 5377 экз./км² (табл. 3). Какой-либо закономерности в распределении плотности скоплений непромысловых ежей в указанном диапазоне глубин выявлено не было. В течение всего периода исследований постоянно высокие значения плотности скоплений мелко-размерных особей были отмечены лишь на глубинах 200–700 м.

Таблица 3
Средняя плотность скоплений непромысловых особей *S. pallidus* в зал. Петра Великого по глубинам в 2013–2015 гг., экз./км²

Table 3
Mean distribution density of immature *S. pallidus* in Peter the Great Bay in 2013–2015, by depths, ind./km²

| Батиметрический диапазон, м | 2013 г. | 2014 г. | 2015 г. |
|-----------------------------|---------|---------|---------|
| 25–40 | 500 | 1460 | 0 |
| 40–55 | 184 | 5377 | 85 |
| 55–100 | 78 | 400 | 35 |
| 100–200 | 0 | 177 | 290 |
| 200–700 | 2047 | 1446 | 3229 |

Таким образом, в зал. Петра Великого скопления ежей промысловых и непромысловых размеров пространственно разобщены: в районе шельфа на глубинах от 40 до 100 м преобладают крупные ежи, непромысловые особи встречаются единично, а на материковом склоне глубже 200 м — мелко-размерные ежи, доля особей промысловых размеров не превышает 20 %. В отдельные годы локальные скопления особей непромысловых размеров отмечались в западной части залива на глубинах от 25 до 40 м, однако средняя плотность их скоплений была гораздо меньше, чем на материковом склоне. Пространственную разобщенность мелко- и крупноразмерных особей можно объяснить исходя из двух предположений. Первое: пополнение *S. pallidus* в зал. Петра Великого пространственно локализовано и на материковом склоне происходит массовое оседание молоди. Второе: на рост ежей влияют условия обитания. По литературным данным известно, что на материковом склоне осадконакопления практически не происходит и содержание органического вещества на дне гораздо меньше, чем в зоне шельфа (Марков, 1983; Нестерова, Трегубова, 2012). Следовательно, неблагоприятные условия питания ежей в этом районе, вероятно, влияют на темпы их роста, мелко-размерные особи могут быть не молодыми, а тугорослыми. Для установления генеративного статуса мелко-размерных особей, обитающих на материковом склоне, был определен их возрастной состав.

Возрастная структура

В целом на всех исследованных глубинах возраст *S. pallidus* варьировал от 3 до 12 лет. Установлено, что на станциях с материкового склона в каждой пробе представлены почти все возрастные группы от 3 до 9 лет, в то время как на двух близкорасположенных станциях с шельфа отмечено раздельное обитание особей моложе и старше 6 лет: первые обитали на глубине 41 м, вторые — 69 м.

Рассмотрим подробнее возрастной состав ежей в каждой выборке. В пробе с глубины 41 м собранные образцы были представлены особями от 4 до 7 лет, со значительным преобладанием ежей в возрасте 5 лет (63 %) (рис. 4). На станции с глубины 69 м особи в возрасте меньше 6 лет не встречались. Преобладали ежи в возрасте 7 лет, при этом доля особей старших возрастов постепенно снижалась (рис. 4).

Анализ возрастной структуры ежей на глубинах 280, 346 и 670 м показал, что основная масса *S. pallidus* на этих глубинах, как и в шельфовых пробах, имеет возраст более 4 лет, хотя единично здесь встречались и 3-летние экземпляры. На глубине 280 м преобладали особи в возрасте 6 лет (рис. 4). Ежи в возрасте менее 4 лет не встречались. В пробе со станции 346 м в отличие от предыдущих выборок в размерном составе ежей

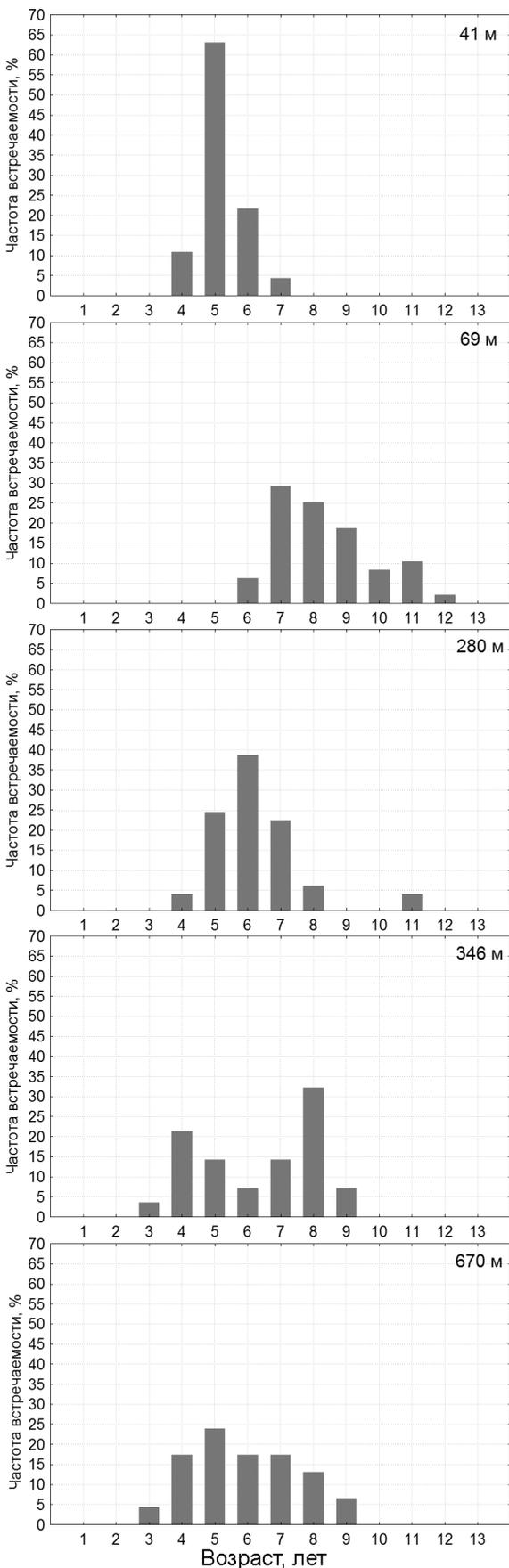


Рис. 4. Возрастной состав *S. pallidus*
 Fig. 4. Age structure of *S. pallidus*

отмечены две модальные группы — 35–37 мм (18 %) и 49–51 мм (22 %). На графике этим двум модам соответствуют группы ежей в возрасте 4 и 8 лет. На глубине 670 м преобладали особи в возрасте 5 лет (23 %), доля особей старших возрастов постепенно снижалась (рис. 4).

Довольно схожие средние размеры ежей одного возраста на глубинах 41 и 69 м (табл. 4), а также близкое расположение этих станций дают нам основание полагать, что ежи в этих районах относятся к одному скопленению, где молодые особи обитают в более мелководных районах. Таким образом, для построения графика зависимости величины диаметра панциря от возраста *S. pallidus* мы объединили данные этих двух выборок в одну (рис. 5).

Как видно на рис. 5, ежи с материкового склона, при сравнении с образцами с шельфа в одинаковых возрастных классах, достигали меньших средних размеров (почти в 1,5 раза).

Следует отметить, что среди близкорасположенных станций с глубины более 200 м — 280 и 346 — средние размеры ежей на глубине 346 м в одинаковых возрастных классах были несколько больше, чем на меньшей глубине — 280 м, что, вероятно, связано с пятнистым распределением пищевых ресурсов в районе сбора проб. На самой глубокой станции — 670 м — размеры ежей были наименьшими (табл. 4).

Существование зон роста на скелетных образованиях морских ежей давно известно исследователям (Deutler, 1926). Считается, что чередование темных и светлых полос на пластинках панцирей морских ежей — это резуль-

таг периодических изменений в интенсивности роста животных, связанных с сезонными флюктуациями внешних условий (температура, обилие пищи, продолжительность светового дня и т.д.) (Pearse, Pearse, 1975). Учитывая сезонность многих факторов среды, Deutler (1926) предполагал, что образование зон роста у сублиторальных морских ежей имеет годовой ритм, при этом темные зоны отражают период медленного роста или его прекращения, а светлые — интенсивного роста. Экспериментальная проверка периодичности формирования зон роста у разных видов ежей показала довольно противоречивые результаты. Было отмечено, что у крупных медленнорастущих особей в течение года могут появляться двоянные темные полосы роста или полосы, состоящие из нескольких темных тонких линий (Gage, 1991), флюктуации обилия пищи в течение года также приводят к формированию дополнительных полос роста на пластинках панцирей ежей (Pearse, Pearse, 1975). Поэтому, прежде чем применять метод определения возраста у морских ежей по кольцам роста, необходимо установить периодичность их образования для каждого отдельного вида с учетом условий их обитания. У глубоководных морских ежей, обитающих в относительно постоянных условиях среды, темные и светлые полосы роста на пластинках предположительно появляются в ответ на флюктуации поступления на дно потоков органического вещества, образующегося в результате сезонных всплесков фитопланктона (Sumich, McCauley, 1973; Gage, 1987; Brey et al., 1995).

Изначально для определения возраста *S. pallidus* по кольцам роста нами было сделано допущение, что одна светлая и одна темная полосы роста образуются в течение года. Однако в ходе исследования ежей с глубины 69 м и у некоторых самых крупных образцов с глубин более 200 м было отмечено, что на пластинках после 3–5 годовых циклов роста имеются зоны роста, состоящие из нескольких тонких темных сближенных полос (от 2 до 4). Эти зоны роста часто были довольно симметрично отделены друг от друга широкими светлыми полосами. Проана-

Таблица 4

Средний диаметр *S. pallidus* по возрастным группам на разных глубинах

Table 4

| Глубина, м | Кол-во, экз. | Диаметр, мм* | | | | | | | | | | |
|------------|--------------|-----------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|--------|----|
| | | 3 года | 4 года | 5 лет | 6 лет | 7 лет | 8 лет | 9 лет | 10 лет | 11 лет | 12 лет | |
| 41 | 46 | — | $50,0 \pm 1,8$ 43–53 | $55,0 \pm 0,4$ 51–61 | $56,0 \pm 1,0$ 50–60 | $65,0 \pm 3,0$ 62–68 | — | — | — | — | — | — |
| 69 | 48 | — | — | — | $62,0 \pm 1,2$ 60–64 | $68,0 \pm 1,2$ 58–74 | $75,0 \pm 1,8$ 67–90 | $77,0 \pm 1,1$ 73–82 | $82,0 \pm 1,7$ 78–86 | $84,0 \pm 1,7$ 82–91 | — | 86 |
| 280 | 49 | — | $27,0 \pm 2,5$ 24–29 | $33,0 \pm 1,3$ 25–39 | $39,0 \pm 0,7$ 32–45 | $40,0 \pm 1,3$ 31–47 | $45,0 \pm 1,2$ 43–47 | — | — | — | — | — |
| 346 | 29 | 21 | $32,6 \pm 2,0$ 24–36 | $35,0 \pm 3,4$ 28–43 | $49,0 \pm 5,6$ 45–53 | $44,0 \pm 3,6$ 36–50 | $50,0 \pm 1,2$ 43–54 | $54,0 \pm 2,5$ 51–56 | — | — | — | — |
| 670 | 46 | $15,0 \pm 0,3$ 15,0–15,5 | $19,0 \pm 1,0$ 15–24 | $25,0 \pm 1,0$ 22–34 | $30,0 \pm 1,7$ 22–38 | $35,0 \pm 1,7$ 31–45 | $40,0 \pm 1,8$ 32–45 | $45,0 \pm 0,6$ 44–46 | — | — | — | — |

* Значения представлены в виде среднего и его ошибки (над чертой) и пределов изменчивости (под чертой).

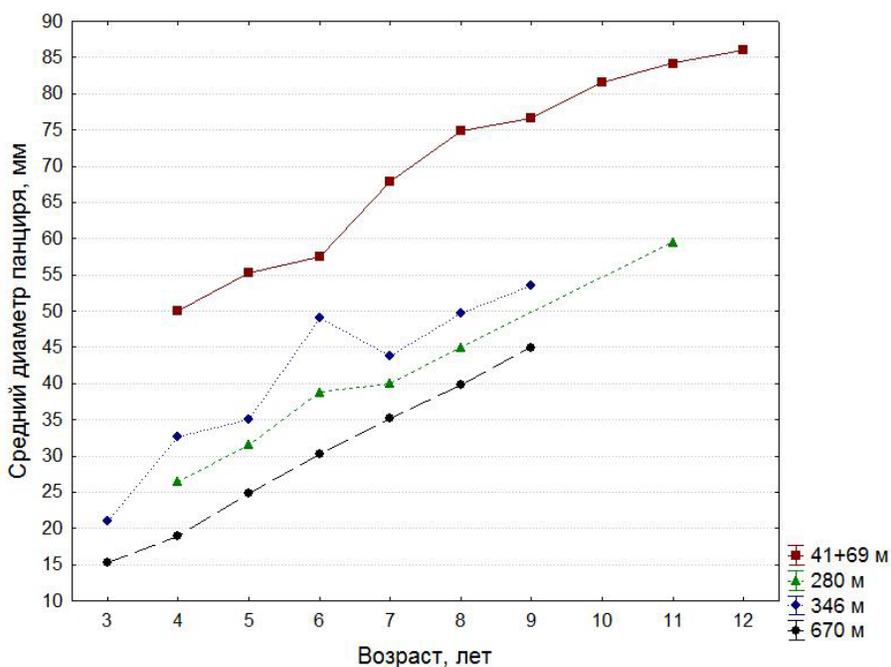


Рис. 5. Зависимость величины диаметра панциря от возраста *S. pallidus* в зал. Петра Великого в 2015 г.

Fig. 5. Dependence of *S. pallidus* shell diameter on age in Peter the Great Bay in 2015

лизировав соотношение размеров светлых полос между темными полосами, а также форму и количество темных полос на разных пластинках, мы посчитали, что одна подобная темная зона из нескольких сближенных тонких полос и одна широкая светлая зона отражают рост в течение одного года.

Анализ возрастной структуры в исследуемых батиметрических диапазонах показал, что с трех станций с глубины более 200 м ежи в основном были представлены экземплярами в возрасте более 4 лет, с преобладанием на разных глубинах особей в возрасте от 5 до 8 лет. Таким образом, мелкоразмерные экземпляры на материковом склоне в своем большинстве не являются молодью, их возрастной состав вполне сопоставим с возрастным составом скоплений с шельфа. Сравнение средних размеров ежей в каждом возрастном классе между станциями с материкового склона и шельфа показало, что в глубоководных районах темпы роста ежей гораздо ниже (почти в 1,5 раза) и ежи достигают меньших предельных размеров, чем особи с шельфовых районов. Снижение темпов роста ежей с увеличением глубины обитания было установлено и для других видов (Gage, Tyler, 1985; Gage et al., 1986; Gage, 1987). Так, например, среди 4 родственных видов — *Echinus acutus* var. *norvegicus*, *E. elegans*, *E. affinis* и *E. esculentus* — наиболее высокие темпы роста и наибольшие средние размеры были отмечены у мелководного *E. esculentus*, а у *E. affinis* с глубины 2200 м темпы роста были самые низкие (Gage, Tyler, 1985; Gage et al., 1986).

Состояние половых желез *S. pallidus* в зал. Петра Великого

Размеры половозрелых самок *S. pallidus* варьировали от 30,5 до 91,0 мм. При этом минимальные средние размеры (40,5 и 40,6 мм) были отмечены у ежей, обитающих на глубинах 280 и 670 м, а наибольшие (75 мм) — у животных с глубины 69 м (табл. 5). На глубинах 41, 69 и 346 м преобладали самки промысловых размеров (соответственно 95, 100 и 65 %), а на глубине 280 м — непромысловых (83 %). На глубине 670 м были обнаружены всего 4 самки непромысловых размеров. Наполнение гонад у особей, обитающих на разных глубинах, также различалось: достоверно большие средние значения ГИ (10,6 и 10,3 %) отмечались у морских ежей на глубинах 69 и 346 м.

Там же отмечены максимальные индивидуальные значения этого показателя — соответственно 30,4 и 18,3.

Репродуктивные характеристики самок *S. pallidus* (апрель 2015 г.)

Таблица 5

Table 5

Reproductive characteristics of *S. pallidus* females in April 2015

| Глубина, м | Кол-во, экз. | Диаметр ежей, мм | ГИ, % | Диаметр яйцеклеток, мкм | Стадия зрелости гонад, % | | |
|------------|--------------|-----------------------------|----------------------------|----------------------------|--------------------------|-----|-----|
| | | | | | 1-я | 2-я | 3-я |
| 41 | 21 | $54,0 \pm 0,8$ 43–59 | $5,3 \pm 0,4$ 1,9–12,5 | $124,0 \pm 0,8$ 102–162 | 24 | 52 | 24 |
| 69 | 28 | $75,0 \pm 1,7$ 58–91 | $10,6 \pm 1,4$ 2,4–30,4 | $149,0 \pm 1,0$ 102–196 | 0 | 64 | 36 |
| 280 | 13 | $40,5 \pm 0,9$ 37–47 | $5,5 \pm 0,5$ 3,2–8,6 | $138,0 \pm 2,5$ 119–153 | 14 | 79 | 7 |
| 346 | 17 | $45,5 \pm 1,5$ 36–55 | $10,3 \pm 0,9$ 5,3–18,3 | $138,0 \pm 1,5$ 102–162 | 0 | 100 | 0 |
| 670 | 4 | $40,6 \pm 3,4$ 30,5–44,0 | $4,1 \pm 1,4$ 3,3–4,5 | $154,0 \pm 1,8$ 136–170 | – | – | – |

Примечание. Значения представлены в виде среднего и его ошибки (над чертой) и пределов изменчивости (под чертой).

В исследуемый период (1-я декада апреля) гонады самок находились на разных стадиях зрелости, однако у большей части особей на всех станциях в половых железах наблюдались процессы активного гаметогенеза (2-я стадия зрелости). Самки с гонадами в начале развития (1-я стадия зрелости) отмечались на глубинах 41, 280 и 670 м. На глубинах 41 и 69 м у значительной доли самок (соответственно 24 и 36 %) половые железы находились в преднерестовом состоянии (3-я стадия зрелости), а в более глубоководных биотопах особи со зрелыми гонадами встречались единично (табл. 5). Особи с гонадами на посленерестовой стадии (4-я стадия зрелости) отмечены не были. Самки, обнаруженные на глубине 670 м, имели гонады на 2-й (3 экз.) и 1-й (1 экз.) стадиях зрелости.

На рис. 6 представлены диаграммы размерно-частотного распределения половых клеток в яичниках *S. pallidus* с разных глубин обитания. В связи с малым объемом выборки (4 экз.) данные по ежам с глубины 670 м были исключены.

По нашим данным, средние размеры ооцитов малого роста у палевого ежа составляют 51,2 мкм (пределы 17–85 мкм), ооцитов начала большого роста — 72,3 мкм (пределы 47–102 мкм), ооцитов «интенсивного» большого роста — 86,3 мкм (пределы 51–153 мкм) и яйцеклеток — 139,4 мкм (пределы 102–195 мкм). Отмечается, что на всех станциях в гонадах самок преобладали клетки с размерами менее 90 мкм (от 64 до 88 %), в то время как клетки крупных размеров (более 110 мкм) в значительном количестве (21 и 30 %) присутствовали только в половых железах ежей, обитающих на глубинах 41 и 69 м. При этом «сдвиг вправо» был наиболее ярко выражен у особей с глубины 69 м. Эти данные достаточно хорошо согласуются с показателями по клеточному составу и ГИ самок. Так, на всех станциях в яичниках *S. pallidus* доля ооцитов малого роста составляла около половины, а яйцеклетки в сравнительно большом количестве (24 и 30 %) присутствовали только в гонадах самок на станциях с шельфа. При этом доля ооцитов большого роста варьировала от 23 до 51 %.

Самые высокие средние значения ГИ (10,6 и 10,3 %) были отмечены у ежей, в яичниках которых в наибольшем количестве присутствовали яйцеклетки (глубина 69 м) и ооциты большого роста крупных размеров (глубина 346 м). Следует также отметить значимые различия между средними размерами яйцеклеток у самок из разных биотопов (табл. 5). Наибольшие значения этого показателя имели самки, обитающие на глубинах 69 и 670 м (соответственно 149 и 154 мкм), а наименьшие (124 мкм) — на глубине 41 м.

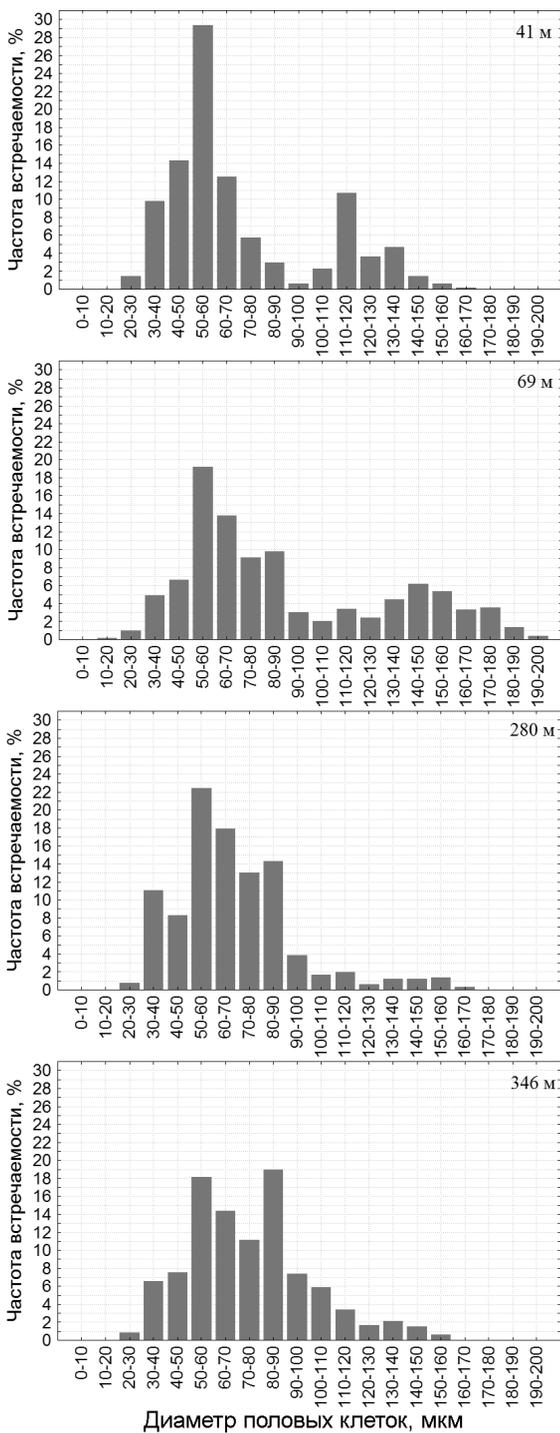


Рис. 6. Распределение диаметра половых клеток *S. pallidus* по глубинам

Fig. 6. Frequency of oocyte size-classes for *S. pallidus*, by depths

Таким образом, в весенний период степень развития половых желез у самок *S. pallidus*, обитающих на шельфе, была выше, чем на материковом склоне. При этом прямой зависимости между величиной ГИ и батиметрическим диапазоном обитания ежей не наблюдалось. Наилучшие морфометрические и репродукционные показатели (размер и масса половозрелых особей, наполнение и степень зрелости гонад, размеры яйцеклеток) были отмечены у самок, обитающих на глубине 69 м.

У глубоководных морских ежей основным фактором, влияющим на репродуктивную активность и рост гонад, является обилие пищи — детрита, поступающего на дно в ходе «цветения» диатомовых водорослей (Gage et al., 1986; Викторовская, Зуенко, 2005). В зал. Петра Великого массовое развитие планктона — основного источника детрита — наблюдается с декабря по март (Долганова, 2001), а накопление органического вещества происходит в течение весенних месяцев. По нашим данным, в апреле в гонадах самок *S. pallidus* протекают активные гаметогенетические процессы, предшествующие периоду размножения в мае-июне (Викторовская, Зуенко, 2005). Однако отмеченные нами различия в интенсивности гаметогенеза у ежей, обитающих на разных глубинах, свидетельствуют о возможном влиянии на эти процессы и других факторов среды, например температурного. В южном подрайоне Приморья на глубинах от 30 до 100–150 м наблюдается относительно прогретый

за счет приливного перемешивания слой (Зуенко, Юрасов, 1995), поэтому морские ежи, обитающие в этом диапазоне глубин, в определенной мере могут испытывать влияние температурного фактора. Кроме того, поступление и накопление органики на разных глубинах и на разных участках дна происходит по-разному. Так, станция, на которой были отмечены сравнительно лучшие репродуктивные показатели у взрослых самок (глубина 69 м), расположена на внешней части денудационно-аккумулятивной зоны (Марков, 1983), т.е. в условиях, наиболее благоприятных для накопления осадочных образований и питания ежей. Присутствие в этом районе скоплений с максимальной биомассой, в которых ежи имеют наибольшие размеры, подтверждает это предпо-

ложение. В этом же районе отмечено высокое содержание органического углерода (Нестерова, Трегубова, 2012).

Наполнение и состав содержимого кишечника

В целом индивидуальные значения КИ у ежей варьировали от 4 до 29 % (табл. 6). Наибольшее среднее значение этого показателя отмечено у ежей с глубины 41 м (18 %), где у 58 % особей КИ был 15–20 % (рис. 7). При этом среднее значение ГИ здесь было довольно низким (4,7 %). Наименьшие средние значения КИ и ГИ были установлены для глубины 670 м — соответственно 9,0 и 2,7 %, где преобладали особи с КИ 5–10 %. Также сравнительно низкие средние значения КИ имели ежи с глубины 69 м (12 %), здесь в основном встречались особи с КИ 10–15 %, однако средний ГИ в этой пробе был наибольшим — 10,0 %. На глубинах 280 и 346 м средние значения КИ составили около 16 %, при этом в первом случае преобладали особи с КИ 15–20 %, а во втором — 10–15 %. Средние значения ГИ на этих глубинах достоверно различались — соответственно 5,3 и 9,6 %.

Таблица 6

Средние значения диаметра, КИ и ГИ *S. pallidus* с разных глубин

Table 6

Mean values of shell diameter, intestinal index, and gonadal index for *S. pallidus*, by depths

| Глубина, м | Диаметр, мм | ГИ, % | КИ, % |
|------------|----------------|----------------|----------------|
| 41 | $55,0 \pm 0,5$ | $4,7 \pm 0,2$ | $18,0 \pm 0,5$ |
| | 43–68 | 1,0–12,5 | 9–29 |
| 69 | $74,0 \pm 1,0$ | $10,0 \pm 0,9$ | $12,0 \pm 0,4$ |
| | 58–91 | 2,4–30,0 | 4–17 |
| 280 | $39,0 \pm 1,0$ | $5,3 \pm 0,4$ | $16,0 \pm 0,7$ |
| | 27–60 | 0,8–14,0 | 4–27 |
| 346 | $44,0 \pm 1,4$ | $9,6 \pm 0,6$ | $16,0 \pm 0,7$ |
| | 26–56 | 2–18 | 8–27 |
| 670 | $36,0 \pm 1,0$ | $2,7 \pm 0,5$ | $9,0 \pm 0,7$ |
| | 27–47 | 0,3–9,5 | 4–22 |

Примечание. Значения представлены в виде среднего и его ошибки (над чертой) и пределов изменчивости (под чертой).

На всех глубинах (за исключением 69 м) кишечника ежей в основном были заполнены детритом (глубина 41 м) и непищевыми объектами — илом с песком (глубины 280, 346 и 670 м). В пробе с глубины 69 м состав содержимого кишечника был более разнообразным: в 70 % проб преобладали губки (*Suberites* sp.), в небольших количествах встречались водорослевой опад и останки ракообразных, а также детрит. В остальных пробах (30 %) был отмечен только детрит.

Установлено, что в пробах, где среднее значение ГИ было наибольшим (69 и 346 м), основная часть особей имела сравнительно низкие значения КИ, а в пробах с низкими значениями ГИ, наоборот, КИ были выше. Известно, что у половозрелых ежей часть объема панциря занимают гонады и, соответственно, индекс наполнения кишечника в некоторой степени будет зависеть от гонадного индекса. Так, например, на глубине 69 м, где отмечено наибольшее среднее значение ГИ (10 %), степень наполнения кишечника была наименьшей (12 %), а на глубине 41 м, где ГИ составлял 5 %, степень наполнения кишечника была почти в два раза выше (18 %), чем на глубине 69 м. Также на величину КИ могли влиять условия питания на разных глубинах. Сравнительно невысокие значения КИ на станции с глубины 69 м (12 %) можно объяснить меньшим удельным весом пищи — губки, которая была основным компонентом содержимого кишечника ежей на этой станции. Кроме того, следует отметить, что животным с остальных глубин, где кишечника были заполнены детритом и илом с песком, для удовлетворения энергетических потребностей приходится пропускать через себя большее количество малокалорийной пищи (Бажин, Степанов, 2012), что, вероятно, отражается в повышении средних значений КИ.

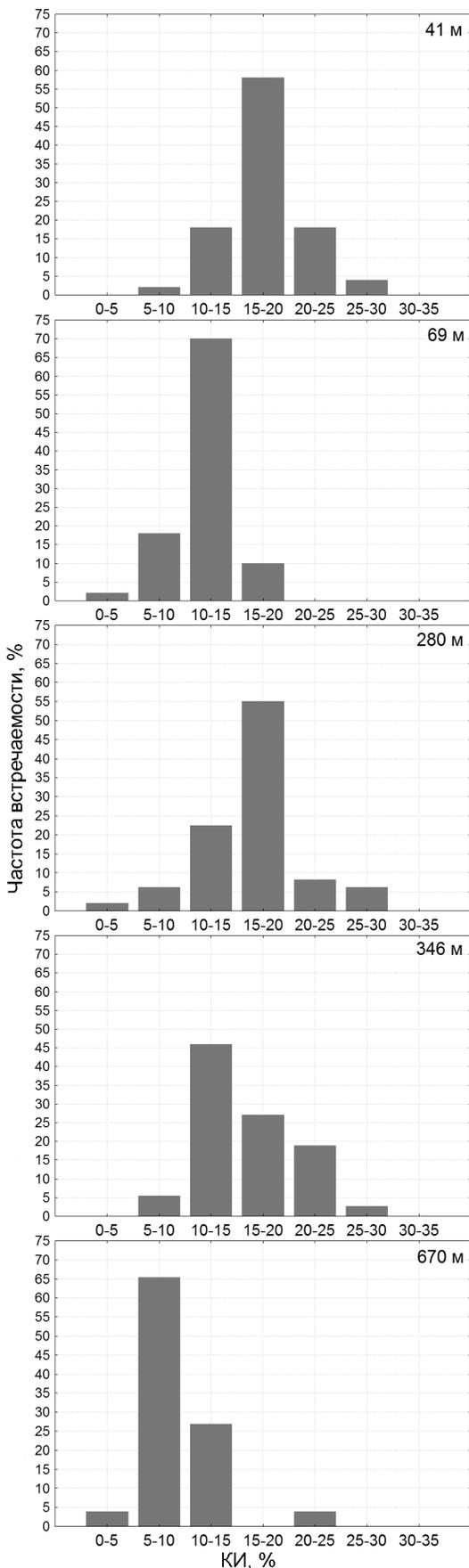


Рис. 7. Распределение КИ *S. pallidus* по глубинам

Fig. 7. Frequency of intestinal index for *S. pallidus*, by depths

Заключение

В зал. Петра Великого холодолюбивый палевый морской еж обитает в широком батиметрическом диапазоне, от 26 до 700 м, а наибольшие его скопления сконцентрированы на глубинах от 50 до 150 м, в зоне воздействия холодного Приморского течения, проходящего вдоль края шельфа. Несмотря на относительное постоянство условий среды обитания (температуры, солености, гидродинамики) на разных глубинах, было установлено, что размерно-возрастной состав и репродуктивные показатели *S. pallidus*, обитающих на шельфе и материковом склоне, достоверно различаются. В районе шельфа в диапазоне от 40 до 100 м обитают крупные промысловые ежи, а на материковом склоне глубже 200 м сконцентрированы скопления тугорослых мелкоразмерных особей.

Ежи, обитающие как в районе шельфа, так и на материковом склоне, в основном имели возраст от 4 до 9 лет. Единично встречались 3-летние экземпляры (на больших глубинах) и особи старших возрастов (до 12 лет). При этом в районе шельфа темпы роста ежей почти в 1,5 раза выше, чем на материковом склоне, и ежи достигают больших максимальных размеров, что в первую очередь обусловлено влиянием условий питания на их рост. Молодь в исследуемый период практически не встречалась, для определения ее локализации в заливе требуются дальнейшие исследования.

В весенний период степень развития половых желез у самок *S. pallidus*, обитающих на шельфе, была выше, чем у обитающих на материковом склоне. Прямой зависимости между величиной ГИ и батиметрическим диапазоном обитания ежей не обнаружено: сравнительно

большие значения этого показателя были отмечены как на малых, так и на больших глубинах (менее 70 и более 300 м).

Анализ содержимого кишечника морских ежей показал, что в пробах с шельфа кишечника морских ежей были заполнены более калорийными пищевыми объектами — детритом и губками, в то время как на материковом склоне в пробах был отмечен только ил с песком.

Таким образом, сравнительно лучшие морфометрические и репродукционные показатели отмечены у ежей, обитающих в условиях, наиболее благоприятных для аккумуляции осадочных образований, в зоне влияния относительно прогретых под-поверхностных вод.

Список литературы

- Айзенштадт Т.Б.** Цитология оогенеза : моногр. — М. : Наука, 1984. — 248 с.
- Бажин А.Г., Степанов В.Г.** Морские ежи семейства Strongylocentrotidae морей России : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2012. — 196 с.
- Бажин А.Г., Степанов В.Г.** Морфологическая изменчивость некоторых видов морских ежей рода *Strongylocentrotus* в зависимости от факторов среды // Зоол. журн. — 2002. — Т. 81, № 12. — С. 1487–1493.
- Викторовская Г.И., Зуенко Ю.И.** Влияние условий среды на размножение палевого морского ежа *Strongylocentrotus pallidus* (Sars) у берегов Приморья (Японское море) // Океанол. — 2005. — Т. 45, № 1. — С. 83–91.
- Викторовская Г.И., Мясников В.Г., Павлючков В.А.** Особенности размножения и ресурсы палевого морского ежа у берегов Приморья // Рыб. хоз-во. — 1997. — № 6. — С. 32–34.
- Долганова Н.Т.** Состав, сезонная и межгодовая динамика планктона северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 810–889.
- Зуенко Ю.И., Юрасов Г.И.** Структура вод и водные массы северо-западной части Японского моря // Метеорол. и гидрол. — 1995. — № 8. — С. 50–57.
- Марков Ю.Д.** Южноприморский шельф Японского моря в позднем плейстоцене и голоцене : моногр. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1983. — 128 с.
- Нестерова О.В., Трегубова В.Г.** Органическое вещество в донных осадках залива Петра Великого // Современное экологическое состояние залива Петра Великого Японского моря. — Владивосток : Издат. дом ДВФУ, 2012. — С. 114–128.
- Турпаева Е.П.** Питание и пищевые группировки донных беспозвоночных // Тр. ИОАН СССР. — 1953. — Т. 7. — С. 259–300.
- Хотимченко Ю.С., Деридович И.И., Мотавкин П.А.** Биология размножения и регуляция гаметогенеза и нереста у иглокожих : моногр. — М. : Наука, 1993. — 176 с.
- Чалиенко М.О.** Ресурсы палевого морского ежа (*Strongylocentrotus pallidus*) в заливе Петра Великого : отчет о НИР (годовой) / ТИНРО-центр. № 27686. — Владивосток, 2014. — 150 с.
- Чалиенко М.О., Калинина М.В.** Некоторые особенности размножения палевого морского ежа (*Strongylocentrotus pallidus*) в зал. Петра Великого (Японское море) // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : мат-лы 7-й Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. — Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2016. — Ч. 2. — С. 179–183.
- Шацкий А.В.** Морские ежи рода *Strongylocentrotus* Мурманского побережья Баренцева моря: биология, распределение, перспективы промысла : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : ВНИРО, 2012. — 23 с.
- Bluhm В.А., Piepenburg K., Juterzenka K.** Distribution, standing stock, mortality and production of *Strongylocentrotus pallidus* (Echinodermata: Echinoidea) in the northern Barents Sea // Polar. Biol. — 1998. — Vol. 20. — P. 325–334.
- Brey T., Pearse J., Basch L. et al.** Growth and production of *Sterechinus neumayeri* (Echinoidea: Echinodermata) in McMurdo Sound, Antarctica // Mar. Biol. — 1995. — Vol. 124. — P. 279–292.
- Deutler F.** Über das Wachstum des Seeigelskeletts // Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ontog. — 1926. — Vol. 48. — P. 119–200.
- Falk-Peterson I.B., Lonning S.** Reproductive cycle of two closely related sea urchin species *Strongylocentrotus droebachiensis* and *S. pallidus* // Sarsia. — 1983. — Vol. 68. — P. 157–164.
- Gage J.D.** Growth of the deep-sea irregular sea urchins *Echinosigra phiale* and *Hemisteraster expurgitus* in the Rockall Trough (N.E. Atlantic Ocean) // Mar. Biol. — 1987. — Vol. 96. — P. 19–30.

- Gage J.D.** Skeletal growth zones as age-markers in the sea urchin *Psammechinus miliaris* // Mar. Biol. — 1991. — Vol. 110. — P. 217–228.
- Gage J.D., Tyler P.A.** Growth and recruitment of the deep-sea urchin *Echinus affinis* // Mar. Biol. — 1985. — Vol. 90. — P. 41–53.
- Gage J.D., Tyler P.A., Nichols D.** Reproduction and growth of *Echinus acutus* var. *norvegicus* Duben & Koren and *E. elegans* Duben & Koren on the continental slope off Scotland // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. — 1986. — Vol. 101. — P. 61–83.
- Gilkinson K.D., Gagnon J.-M., Schneider D.C.** The sea urchin *Strongylocentrotus pallidus* (G.O. Sars) on the Grand Bank of Newfoundland // Echinoderm Biology / Burk et al. (eds). — Rotterdam : A. A. Balkema, 1988. — P. 467–472.
- Jensen M.** Age determination of echinoides // Sarsia. — 1969. — Vol. 37. — P. 41–44.
- Pearse J.S., Pearse V.B.** Growth zones in the echinoid skeleton // Am. Zool. — 1975. — Vol. 15. — P. 731–753.
- Sumich J.L., McCauley J.E.** Growth of a Sea Urchin, *Allocentrotus fragilis*, off the Oregon Coast // Pacific Science. — 1973. — Vol. 27, № 2. — P. 156–167.

Поступила в редакцию 3.11.16 г.

Принята в печать 27.01.17 г.