Камчатский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии
(КамчатНИРО)

А.Г. Бажин
В.Г. Степанов

МОРСКИЕ ЕЖИ СЕМЕЙСТВА STRONGYLOCENTROTIDAE МОРЕЙ РОССИИ

Петропавловск-Камчатский
2012

УДК 593.95
ББК 28.69
Мор79

Бажин А.Г., Степанов В.Г.
Мор79 Морские ежи семейства Strongylocentrotidae морей России. — Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО.— 2012. — 196 с.: 6 отд. л. цв. ил.
SBN 978-5-902210-34-4

Монография посвящена описанию основных биологических особенностей морских ежей семейства Strongylocentrotidae морей России, их видового состава, распространения, морфологии и изменчивости, процессов размножения и развития, экологии. Кроме того, в монографию включены материалы по практическому использованию, технологиям переработки и особенностям промысла морских ежей и о некоторых аспектах их использования в научных целях.

Книга адресована биологам, специалистам по добыче и обработке морского биологического сырья, а также студентам рыбохозяйственных, биологических и рыбопромысловых факультетов и всем интересующимся природой моря.

Ил. 65, табл. 43, библиогр. 609 назв.

Ключевые слова: морские ежи, Strongylocentrotidae, моря России, морфология, систематика, распространение, экология, размножение, развитие, промысел, использование

A.G. Bazhin, V.G. Stepanov. Sea urchins fam. Strongylocentrotidae of seas of Russia. — Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO. — 2012. 196 pp.: Color section 6 pp.

The monograph describes basic biological features of the sea urchins urchins fam. Strongylocentrotidae of seas of Russia, their list of species, distribution, morphology and variability, reproduction and development processes, ecology. Besides the monograph includes materials on practical application, methods of technology processing and fishery pecularities of sea urchins and some aspects of using them in science.

The book intends for the biologists, fishery and processing specialists, universities students of biological and fishing faculties, and for all who are interesting in the sea nature.

Key words: sea-urchins, Strongylocentrotidae, sea of Russia, morphology, taxonomy, distribution, ecology, reproduction, development, fishery, utilization

УДК 593.95
ББК 28.69

Ответственный редактор д.б.н., проф. В.С. Левин
Рецензенты: Ю.П. Дьяков, А.Н. Миронов, Т.Б. Морозов, Н.И. Науменко, А.В. Шацкий
Фотографии на обложке А.К. Клитина и Н.П. Санамян

Утверждено к печати Ученым Советом КамчатНИРО

ISBN 978-5-902210-34-4

© Бажин А.Г., Степанов В.Г., 2012
© КамчатНИРО, 2012
© КФ ТИГ ДВО РАН, 2012

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ 5
ПОСВЯЩЕНИЕ ЛЕВИНУ В.С. 7
ВВЕДЕНИЕ 8
ГЛАВА 1. МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА 10
1.1. Основные морфологические особенности 10
1.2. Таксономические признаки 18
1.3. Видовой состав морских ежей семейства Strongylocentrotidae в морях России 19
1.4. Морфологическое описание видов 25
ГЛАВА 2. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ 32
2.1. Распространение отдельных видов 32
2.1.1. *Strongylocentrotus pallidus* 32
2.1.2. *Strongylocentrotus droebachiensis* 33
2.1.3. *Strongylocentrotus polyacanthus* 35
2.1.4. *Strongylocentrotus intermedius* 36
2.1.5. *Mesocentrotus nudus* 38
2.1.6. *Pseudocentrotus depressus* 40
2.2. Общий характер пространственного распределения видов 40
ГЛАВА 3. ЭКОЛОГИЯ 42
3.1. Глубина обитания 42
3.2. Грунты 46
3.3. Гидрологические условия обитания 51
3.3.1. Гидрологические характеристики биотопов 51
3.3.2. Зависимость распределения видов от гидрологических условий 52
3.4. Аутэкологические характеристики видов 59
3.5. Морфологическая изменчивость в зависимости от факторов среды 61
3.5.1. Анализ морфологической изменчивости 61
3.5.2. Толщина панциря 61
3.5.3. Форма панциря 63
3.5.4. Количество, размеры и строение первичных игл 65
ГЛАВА 4. ОБРАЗ ЖИЗНИ 67
4.1. Питание 67
4.2. Хищники, паразиты, болезни 68
4.3. Изменения поселений под воздействием хищничества и промыслового изъятия 69
ГЛАВА 5. РАЗМНОЖЕНИЕ, РАЗВИТИЕ, РОСТ 76
5.1. Размножение 76
5.1.1. Общие вопросы 76
5.1.2. Процессы в гонадах 77
5.1.3. Нерест 79
5.2. Развитие и рост 82
5.2.1. Личинки 82
5.2.2. Рост, продолжительность жизни 83
5.2.3. Действие химических и физических агентов 84
ГЛАВА 6. ПРОМЫСЕЛ И ВОСПРОИЗВОДСТВО ПРОМЫСЛОВОГО ЗАПАСА 87
6.1. Промысел 87
6.1.1. Краткая история промысла 87
6.1.2. Промысел в России 87
6.1.3. Краткая коммерческая характеристика видов 91
6.1.4. Критерии для достижения оптимального вылова 92

6.1.5. Разведка промыслового запаса ... 95
6.1.6. Способы и орудия лова ... 96
6.1.6.1. Водолазный промысел ... 96
6.1.6.2. Снюрреводы и драги ... 98
6.1.6.3. Ловушки с приманками ... 99
6.1.6.4. Другие способы лова ... 101
6.1.7. Транспортировка живых ежей ... 103
6.1.8. Экологические эффекты промысла ... 104
6.1.9. Управление промыслом ... 106
6.1.9.1. Методы управления ... 106
6.1.9.1. Проблемы незаконного вылова ... 111
6.2. Воспроизводство промыслового запаса ... 115
6.2.1. Принципы воспроизводства ... 115
6.2.1.1. Сохранение генофонда ... 115
6.2.1.2. Принципы марикультуры ... 116
6.2.1.3. Улучшение среды обитания ... 118
6.2.2. Практика воспроизводства ... 119
6.2.2.1. Корма для марикультуры ... 119
6.2.2.2. Разведение ... 124
6.2.2.3. Трансплантация ... 128
6.2.2.3. Анализ типов жизненных стратегий морских ежей как метод оценки перспективности их использования в аквакультуре ... 129
ГЛАВА 7. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ... 141
7.1. Биохимические и пищевые свойства гонад ... 141
7.2. Некоторые особенности реализации продукции ... 152
7.3. Технология пищевой переработки ... 154
7.3.1. Предварительная подготовка сырья ... 154
7.3.2. Пищевые продукты из гонад ... 157
7.3.3. Кулинарные рецепты ... 164
ЛИТЕРАТУРА ... 169

ПРЕДИСЛОВИЕ

Монография посвящена описанию основных биологических особенностей морских ежей семейства Strongylocentrotidae России, их видового состава, распределения, экологии, морфологии и изменчивости, процессов размножения и развития. Кроме того, в монографию включены материалы по практическому использованию, технологиям переработки и особенностям промысла морских ежей. Можно надеяться, что предлагаемая работа облегчит дальнейшие исследования морских ежей семейства Strongylocentrotidae и окажется полезной при использовании промысловых запасов, охране и воспроизводстве этих ценных промысловых объектов, а также как учебное пособие для студентов биологических факультетов.

Морские ежи — одна из наиболее широко распространенных и массовых групп беспозвоночных прибрежной зоны северной части Мирового океана, играющих важную роль в морских экосистемах. Морские ежи семейства Strongylocentrotidae используются в качестве деликатесных пищевых продуктов, высоко ценящихся на мировом рынке, и сырья для получения ценных биологически активных веществ. Кроме того, морские ежи представляют особую ценность для ряда научных направлений, таких как биология развития, гистология и биохимия, являясь классическим модельным объектом.

Достоверная идентификация видов морских ежей, знание особенностей их распределения и экологии необходимы при решении таких проблем, как оптимизация промысла, рациональное использование природных ресурсов этих ценных промысловых видов и их культивирование. В монографии авторами приведены оригинальные данные (не встречавшиеся ранее в научно-популярной литературе) по систематике, экологии и распространению морских ежей семейства Strongylocentrotidae российских морей, а также приведен оригинальный таксономический ключ для определения видов морских ежей семейства Strongylocentrotidae России. Кроме того, монография иллюстрирована высококачественными фотографиями морских ежей в естественных условиях их обитания, что делает ее привлекательной не только для специалистов, но и для широкого круга людей, связанных с морем.

В целом рукопись монографии оставляет хорошее впечатление, но есть ряд замечаний и уточнений, рассмотренных ниже:

1. «Морские ежи у Кольского п-ова (основной вид *S. droebachiensis*) добываются в очень небольшом объеме — несколько десятков тонн сырца. В 2001 г., например, добыто 30 т. Промышленный лов проводится аквалангистами всего одной рыболовецкой фирмы».

В целом, на 2001–2002 гг. приходится максимальный вылов ежа у берегов Кольского п-ова за последнее десятилетие. После этого ежегодные объемы вылова не превышали 10 т. В 2008 вылов составил 200 кг, 2009 году — около 3 тонн.

2. «Общие запасы на полуострове не оценивались около 10 лет».

Это не совсем так. В 2008–2010 гг. сотрудниками ПИНРО совместно со специалистами ВНИРО проводилась водолазная съемка вдоль всего побережья Мурмана от мыса Святой Нос до Варангер-фьорда. Основное внимание уделялось камчатскому крабу, но попутно также оценивались запасы морского ежа и исландского гребешка. Результаты съемок в настоящее время находятся на стадии публикации.

3. «В начале 1990-х годов промысловый запас мест наибольшей концентрации был определен примерно в 7 тыс. т. Причем, к изъятию на первом этапе здесь было рекомендовано не более 20% промыслового запаса (1,42 тыс. т), с последующей корректировкой по результатам оценки степени влияния промысла на популяцию. Промысловые скопления плотностью выше 10 экз./м^2 на глубине 1–16 м были обнаружены на участках с повышенной гидродинамикой, преимущественно с жестким валунно-галечным и скалистым грунтом. Многие участки обследованных заливов, губ и бухт с песчаными и заиленными грунтами имели значительно более низкую численность ежа и оказались не пригодными для промысла.

Сейчас, по наблюдениям специалистов, запас в тех же районах сократился примерно до 5 тыс. т, что связывают с ростом популяции камчатского краба, для которого морской еж — один из источников пищи, впрочем, пока это на уровне предположений (Б.И. Беренбойм, 2002, перс. сообщение)».

Это является довольно спорным предположением. Оценка запасов морского ежа в первой половине 1990-х гг. проводилась водолазами-техниками, т. е. людьми, не имеющими специального биологического образования. На основе их сообщений о плотности скоплений, глубине и характере распределений морского ежа специалистами делались расчеты. Сама методика расчета была не совершенна. В частности, одним из основных параметров был коэффициент агрегированности, который взяли по аналогии расчета биомассы водорослей. Как в дальнейшем показала практика, применять его для расчета запаса морского ежа нецелесообразно. В период с 1996 по 2004 гг. никаких оценок запасов в морского ежа не проводилось, поэтому говорить об увеличении или снижении запаса некорректно.

Среди населения баренцевоморского региона установилось стойкое мнение, что «пришел краб и все съел». Этому способствовали ряд публикаций в СМИ и репортажей на телевидении. Исследования в сублиторальной зоне, проводимые водолазной службой ПИНРО и начатые в 2002 г. как эпизодические, а с 2004 г. круглогодичные, не выявили каких-либо серьезных изменений в численности морского ежа как в локальных районах, так и вдоль всего побережья. Хотя по личным наблюдениям был неоднократно зафиксирован факт употребления камчатским крабом морского ежа, но, по-видимому, данные случаи скорее всего являются исключением, чем правилом.

Бентосные съемки, выполненные специалистами ПИНРО в батиали на протяжении последних лет, выявили тенденцию к уменьшению биомассы определенных видов бентоса. В частности, отмечено уменьшение количества иглокожих, двустворчатых моллюсков и сипункулид. В то же время возросла в донном сообществе доля полихет, что свидетельствует об изменении видовой структуры бентоса, но никак не об уменьшении его биомассы.

4. «На Кольском полуострове промысел *S. droebachiensis* ведется только водолазным способом, в основном на глубине до 7–9 м, хотя известны простые орудия сбора морских ежей с малых глубин (Серебров, 1997), в том числе ловушки, которые могут быть использованы и для промысла глубоководного *S. pallidus* (Царева, 1988).

Оценки, выполненные на основании результатов первых экспериментов, показали, что используя около 20 ловушек и один трал-сачок, рыбак может за рабочий день при средней плотности скоплений ежа промысловых размеров 5,5 экз./м^2 обеспечить вылов примерно 70 кг, или около 640 экз., что сравнимо с часовой производительностью водолаза (около 100 кг/ч)».

Данные экспериментальные работы проводились в идеальных условиях: орудия лова апробировались на дне, которое представляло собой плоскую каменную плиту с относительной высокой плотностью морского ежа (5,5 экз./м^2). Но, как показала практика, районов с подобными условиями на побережье Баренцева моря очень мало. Основная масса морского ежа создает промысловые концентрации на дне со сложнопересеченным рельефом. Эти скопления невозможно обловить ни ловушкой, ни тралом. Поэтому распространения данные орудия лова не получили.

5. «В качестве промыслового объекта палевый морской еж *Strongylocentrotus pallidus* известен в Японии, но, несмотря на высокие потребительские качества икры (цвет и наполняемость икры) в настоящее время, по-видимому, не имеет спроса на японском рынке. С точки зрения японских специалистов, вкус его икры отличается от такового традиционно используемых видов из-за высокой жирности».

Очень интересное замечание насчет качеств гонад, т. к. палевый морской еж Баренцева моря отличается от зеленого по качеству икры и органолептическими свойствами в худшую сторону.

Касаясь всей монографии в целом, авторы проявили знание современных методов исследований, широту кругозора по избранной теме и показали способность к обобщению разнопланового материала. Монография А.Г. Бажина и В.Г. Степанова написана на высоком профессиональном уровне, изложена последовательно и доступна для восприятия.

Кандидат биологических наук,
н. с. лаборатории прибрежных исследований ФГУП ПИНРО, А.В. Шацкий

Нашему Учителю, Валерию Семеновичу Левину, посвящается

Валерий Семенович Левин родился 13 мая 1938 года в Белоруссии. Учился в разных школах СССР — его отец был военным врачом. Весной 1955 года, после окончания школы в Симферополе, поступил рабочим на металлургический завод Днепропетровска, а в 1956 году стал студентом Днепропетровского машиностроительного института, который окончил с красным дипломом в 1961 году по специальности «Технология силикатов». После окончания вуза три года работал мастером и начальником смены на заводе «Авиастекло» в г. Константинове. В годы учебы Валерий увлекся подводным спортом, участвовал в подводных экспедициях на Черном море, в 1960 году получил звание инструктора. Вероятно, знакомство с подводным миром заставило его принять решение о перемене в своей судьбе. В 1964 году он переезжает в Черновцы, работает конструктором на машиностроительном заводе, одновременно поступает на вечернее отделение биологического факультета местного университета и руководит секцией подводного спорта при областном комитете ДОСААФ.

9 октября 1965 года В.С. Левин приступил к обязанностям старшего лаборанта лаборатории химии флоры и фауны моря Тихоокеанского института биологической химии и сразу отправился в экспедицию, которая работала в Посьете. Он сразу вошел в коллектив, занятый морской тематикой. В начале 1966 года Валерий Семенович был назначен старшим инженером института по морскому и подводному оборудованию. Он много отдал строительству МЭС как создатель ее водолазной службы и один из тех людей, кто создавал особую атмосферу на МЭС. Бессменный Нептун на ежегодном «Дне моря», магнит, притягивающий на МЭС подводников из разных мест Союза, делавший их друзьями, поклонниками станции. В первые годы в его работе доминировал инженер. Это было видно по техническому оснащению водолазной службы, башне для подводных наблюдений, которую он установил, его изобретениях, связанных с работой под водой. И одновременно учился на биологическом факультете Дальневосточного государственного университета, который окончил в 1969 году. Валерий Семенович оставил свой след и в становлении тропической тематики в ТИБОХ: был участником первого для института тропического рейса на НИС «Академик Дмитрий Менделеев», работал в экспедиции на Кубе.

В 1971 году В.С. Левин, к тому времени автор нескольких изобретений и публикаций, был переведен на должность младшего научного сотрудника. С этого формального момента началось не быстрое, но неуклонное превращение инженера-подводника в крупного гидробиолога. В 1976 году защитил кандидатскую диссертацию, в 1982-м вышла в свет первая монография, «Дальневосточный трепанг», в 1987 году стал старшим научным сотрудником, в 1989-м защитил докторскую диссертацию, в 1999 году получил звание профессора. В 1978 году Валерий Семенович ушел из Тихоокеанского института биоорганической химии в Институт биологии моря. Затем 10 лет он работал на Камчатке, где в 1992 году возглавил лабораторию промысловых беспозвоночных и водорослей Камчатского отделения ТИНРО, а впоследствии работал ведущим научным сотрудником лаборатории биоресурсов шельфа КамчатНИРО. В 2002 году он вернулся на работу в ТИБОХ. Сразу нашел здесь свое место как высококвалифицированный гидробиолог, консультант химиков, ответственный за работу с усложнившейся документацией на право работать на море с морскими организмами, лектор Отделения биоорганической химии и биотехнологии. Он был удивительно добр и отзывчив. Последние годы тяжело болел, но об этом знали только самые близкие люди. А все остальные считали, что он является образцом здоровья, всегда будет рядом с нами. В списке научных работ В.С. Левина более 160 публикаций, среди которых семь книг, в пяти из которых он является единственным автором, и четырнадцать изобретений — яркое подтверждение хорошей инженерной подготовки их автора.

Именно Валерий Семенович Левин вдохновил нас к написанию данной книги и являлся ее ответственным редактором, за что мы ему безмерно благодарны.

А.Г. Бажин
В.Г. Степанов

ВВЕДЕНИЕ

Правильные морские ежи семейства Strongylocentrotidae — одна из наиболее широко распространенных и массовых групп беспозвоночных прибрежной зоны северной части Мирового океана, играющих важную роль в морских экосистемах. Они являются объектом питания многих прибрежных рыб, омаров, крабов, морских звезд, птиц (Himmelmann, Steele, 1971) и каланов (Estes et al., 1978). Давно стал классическим пример взаимоотношений морских ежей с каланами по схеме хищник–жертва. Доказано, что степень взаимоотношений между ними является ключевым моментом, определяющим структуру прибрежных сообществ (McLean, 1962; North, 1965; Ebert, 1968; Lowry, Pears, 1973; Estes, Palmisano, 1974; Simenstad, Estes, Kenyon, 1978; Estes, Smith, Palmisano, 1978). Хищничество калана, прежде всего, выражается в процессах деградации поселений мор-ских ежей — снижении биомассы, плотности и размеров ежей на мелководье (Lowry, Pears, 1973; Estes, Palmisano, 1974; Estes, Smith, Palmisano, 1978; Ошурков и др., 1989). В свою очередь, мощное влияние пастьбы морских ежей на сообщества макрофитов является сутью механизма, регулирующего структуру и обилие водорослевого покрова и, в конечном итоге, прибрежного сообщества в целом.

Знание основных экологических характеристик морских ежей, закономерностей их распределения, а также умение определять их видовой и размерный состав в рационе хищника по скелетным остаткам, необходимы для оценки кормовых запасов морских ежей и определения роли каждого вида в питании хищников. Такая информация позволяет прогнозировать численность хищников и возможные изменения в прибрежных сообществах.

Несмотря на большое количество работ, касающихся систематики этой группы, работающие с ней специалисты сталкиваются со значительными трудностями в идентификации видов, обусловленными большим диапазоном внутривидовой изменчивости морских ежей. Многие морфологические признаки, используемые в качестве таксономических критериев, частично или полностью перекрываются у близких видов (Дьяконов, 1946). Практически во всех таксономических работах, касающихся этих животных, обсуждается изменчивость систематически важных морфологических структур. В то же время показано наличие связи между морфологической изменчивостью и условиями существования морских ежей. Согласно данным некоторых исследователей (Dafni, 1980, 1981, 1983; Delmas, Regis 1985), загрязнение прибрежных вод вызвало изменения в окраске тела и патологические деформации панциря и игл.

Для изучения вопроса географической и индивидуальной изменчивости стронгилоцентротид часто используют меристические и счетные признаки игл и панциря (Jackson, 1912; Дьяконов, 1946; Vasseur, 1952; Swan, 1958; и др.).

Количество игл в амбулакральных и интерамбулакральных рядах и количество ребер на иглах являются видоспецифичными признаками морфологии игольного покрова. Однако у особей одного вида, обитающих в различных биотопах, значения этих признаков нередко перекрываются с таковыми близких видов. Изменчивость количества игл и ребер на иглах часто ставила под сомнение пригодность этих счетных признаков в качестве диагностических.

Так, число видов, относимых к роду *Strongylocentrotus*, постоянно меняется. Мортенсен (Mortensen, 1943) насчитывает в роду 9 видов и один подвид. В последующее время обсуждается принадлежность к роду в общей сумме 12 видов и подвидов (Бажин, 1989а; Баранова, 1957, 1962, 1973, 1977; Дьяконов, 1949, 1952, 1958а, 1958б; Bazhin, 1998; Jensen, 1974). Монографический анализ рода, проведенный М. Йенсен (Jensen, 1974), позволил сократить количество видов до шести. Однако отсутствие у указанного автора надежных морфологических критериев для разделения ряда близких видов и недостаток материала из арктических морей и Северо-Западной Пацифики привели во многих случаях к неверным видовым определениям, ошибкам при морфологическом описании видов и выявлении границ их арелов.

Наиболее раннее нахождение представителя рода в ископаемом состоянии сделано в нижнемеловых отложениях Австралии, откуда описан вид *Strongylocentrotus antiquus* Philip, 1965. Однако

родовая принадлежность этого вида требует подтверждения. Современные виды рода известны с плиоцена. В частности, *S. pallidus* обнаружен в плиоценовых отложениях Голландии (Geys and Marquet, 1979) и *S. droebachiensis* известен из плиоцена Японии (Nisiyama, 1966) и плиоцена/плейстоцена Европы (Mortensen, 1943).

Неправильное определение видов влекло за собой многочисленные ошибки при изучении морских прибрежных сообществ. Часто два или три валидных вида указывались в литературе под одним названием (Дерюгин, Иванов, 1937; Виноградова, 1954; Кузнецов, 1961, 1963; Голиков, Аверинцев, 1977; Jewett, Feder, 1980; и др.), в других случаях один вид рассматривался как два самостоятельных (Поганкин, 1952; Табунков, 1974; Скарлато, Голиков, 1982; Лукин, 1980). Естественно, что при изучении биологии, экологических и продукционных характеристик, географического распространения видов часто делались ошибочные выводы.

Так, долгое время продолжалась дискуссия о валидности видов *S. droebachiensis* (O.F. Muller) и *S. pallidus* (Sars) (Дьяконов, 1946; Vasseur, 1951, 1952; Swan, 1962; Hagstrom, Lonning, 1967), а также о *S. pulchellus* A. Agassiz et Clark и *S. intermedius* (A. Agassiz) (Дьяконов, 1938, 1949, 1958а, 1958б; Mortensen, 1943; Баранова, 1957, 1962, 1971; Jensen, 1974; Фадеев, Ивин, 1985). Классическим примером неправильного определения могут служить длительное время проводившиеся в Белом море исследования морского ежа, определенного как *S. droebachiensis* (Шорыгин, 1926; Кудерский, 1963; Кауфман, 1977; Наумов, Оленев, 1981; и др.), в то время как в действительности в Белом море практически во всех районах обитает один лишь *S. pallidus*.

Морские ежи все больше привлекают внимание рыбохозяйственных организаций. За рубежом морские ежи семейства Strongylocentrotidae являются объектом интенсивного промысла. Они используются для изготовления деликатесных пищевых продуктов, высоко ценящихся на мировом рынке, и в качестве сырья для получения ценных биологически активных веществ. В последнее время активизация промысла морских ежей наблюдается и в России. Достоверная идентификация видов морских ежей, знание особенностей их распределения и экологии необходимы при решении таких проблем как оптимизация промысла, рациональное использование природных ресурсов ценных промысловых видов и их культивирование.

Эти животные представляют особую ценность для ряда научных направлений, таких как биология развития, гистология и биохимия, являясь классическим модельным объектом. Уже более двух десятилетий морские ежи семейства Strongylocentrotidae служат объектом исследований по молекулярной филогении (Татаренко, Полтараус, 1993; Biermann, 1998; Biermann et al., 2004; Hall et al., 1980; Lee, 2003; Thomas, Maa, Wilson, 1989; Vawter, Brown, 1986).

Монография посвящена описанию основных биологических особенностей морских ежей семейства Strongylocentrotidae России, их видового состава, распределения, морфологии и изменчивости, процессов размножения и развития, экологии. Кроме того, в монографию включены материалы по практическому использованию, технологиям переработки и особенностям промысла морских ежей. Авторы надеются, что предлагаемая работа облегчит дальнейшие исследования морских ежей семейства Strongylocentrotidae и окажется полезной при использовании промысловых запасов, охране и воспроизводстве этих ценных промысловых объектов, а также как учебное пособие для студентов биологических факультетов.

Авторы приносят благодарность всем помогавшим им при работе над книгой. Особую признательность хотелось бы выразить Н.П. Санамян и К.Э. Санамян (КФ ТИГ ДВО РАН), Дирку Шориесу (Dirk Schories, Institute of Aquatic Ecology, Germany), А.К. Клитину (СахНИРО), Е.Н. Дробязину (ТИНРО-Центр) за предоставление оригинальных фотографий. Авторы также выражают благодарность рецензентам: д.б.н. Ю.П. Дьякову (ФГУП КамчатНИРО), д.б.н. А.Н. Миронову (Институт океанологии РАН), Т.Б. Морозову (ФГУП КамчатНИРО), д.б.н. Н.И. Науменко (ФГУП КамчатНИРО), к.б.н. А.В. Шацкому (ФГУП ПИНРО), взявшим на себя труд прочесть рукопись и сделать ряд ценных уточнений.

ГЛАВА 1. МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА

Особенности морфологии морских ежей семейства Strongylocentrotidae в настоящее время изучены довольно подробно и освещены в ряде учебных пособий и научных публикаций (Дьяконов, 1923, 1933, 1938, 1949; Mortensen, 1943; Стрелков, 1946; Hyman, 1955; Jensen, 1974; Баранова, 1974, 1977; Догель, 1981; Иванов и др., 1985; Бажин, 1987, 1989а, 1995; Левин, Коробков, 2003; и мн. др.). Вместе с тем, очевидна необходимость детального анализа внутренней организации животных, позволяющего выделить ряд качественных признаков, на основе которых осуществляется разработка системы морских ежей этого рода.

Для упрощения понимания текста ниже приводится небольшой терминологический словарь.

Аборальная сторона панциря — верхняя сторона панциря с находящейся на ней апикальной системой.

Амбитус — наиболее широкая в горизонтальном сечении часть панциря.

Амбулакры — пять сегментов панциря, соответствующих радиальным водным каналам. Каждый сегмент состоит из двух рядов амбулакральных пластинок, тянущихся от апикальной системы до перистома.

Апикальная система (*апикальное поле, вершинный щиток*) — комплекс пластинок, состоящий из слившихся воедино пяти генитальных пластинок и пяти менее крупных окулярных пластинок. По периферии апикального поля расположены четыре генитальные поры.

Базикорональные пластинки — пластинки, окружающие перистомальную мембрану, закрывающую перистом.

Генитальная пластинка — пластинка, имеющая генитальную пору (отверстие в генитальной пластинке, через которое открывается протока генитальной железы).

Интерамбулакры — пять чередующихся с амбулакрами сегментов, простирающихся от апикальной системы к перистому.

Мадрепорит — пластинка в пределах апикальной системы, пронизанная мелкими порами, через которые амбулакральная система сообщается с наружной средой.

Окулярная пластинка — пластинка апикальной системы, имеющая окулярную пору (отверстие для прохождения терминального отростка радиального канала).

Оральная сторона панциря — обращенная к грунту сторона панциря, на которой находится рот.

Перипрокт — отверстие в панцире, затянутое кожицей, содержащей мелкие пластинки. В центре перипрокта расположено анальное отверстие.

Перистом — круглое или пятиугольное отверстие на нижней стороне панциря, покрытое перистомальной мембраной.

1.1. Основные морфологические особенности

Внешняя морфология. Форма тела морских ежей семейства Strongylocentrotidae куполообразная или полусферическая. Внутренние органы этих животных заключены в твердый известковый панцирь, который состоит из множества пластинок, жестко соединенных между собой. Пластинки панциря располагаются 20-ю меридиональными рядами, чередуясь: 5 парных интерамбулакральных (межрадиальных) и 5 парных амбулакральных (радиальных) (рис. 1.1.1). На амбулакральных пластинках имеются мелкие отверстия (амбулакральные поры), расположенные парами. Из этих пор берут начало амбулакральные ножки — тонкие эластичные полые трубки, заканчивающиеся присасывательным диском. Ножки используются для передвижения, чувствительного восприятия и манипуляции объектами. Снаружи панцирь покрыт тонким слоем пигментированного эпителия. Окраска у разных видов, а иногда и в пределах одного вида, значительно варьирует.

Тело морских ежей можно подразделить на две полусферы: оральную, в центре которой располагается обращенный к субстрату рот, и противоположную — аборальную, на которой находится анальное отверстие.

На оральной стороне вокруг ротового отверстия обособлено перистомальное поле (перистом), занимающее значительную часть нижней стороны. В коже перистома из скелетных элементов сохраняются только десять овальных пластинок, служащих опорой для околоротовых амбулакральных ножек, лежащих в радиусах. Перистомальная мембрана является также опорой для многочисленных педицеллярий (см. ниже). Последние оставляют свободным морщинистый край мембраны, непосредственно прилегающий к ротовому отверстию — околоротовой валик кожи. Наконец, по краю перистома (в интеррадиусах) сидят пять пар наружных жабр в виде разветвленных решетчатых отростков. Их полость непосредственно переходит в перифарингеальный синус.

На аборальном полюсе сплошного панциря лишена околоанальная область (перипрокт). В коже перипрокта разбросаны многочисленные известковые пластинки. Анальное отверстие размещается на апикальном поле из 10-ти пластинок — пяти генитальных, чередующихся с пятью окулярными (рис. 1.1.2). Генитальные пластинки пронизаны половыми порами, через которые при нересте высвобождаются яйцеклетки или сперма. Одна из генитальных пластинок несет также мадрепорит — пронизанную отверстиями пластинку, связывающую амбулакральную систему с наружной водой. Окулярные (глазные) пластинки (названные так, потому что когда-то думали, что они содержат светочувствительные органы) перфорированы единственным отверстием, через которое проходит амбулакральная ножка. В процессе роста тела морского ежа новые плас-

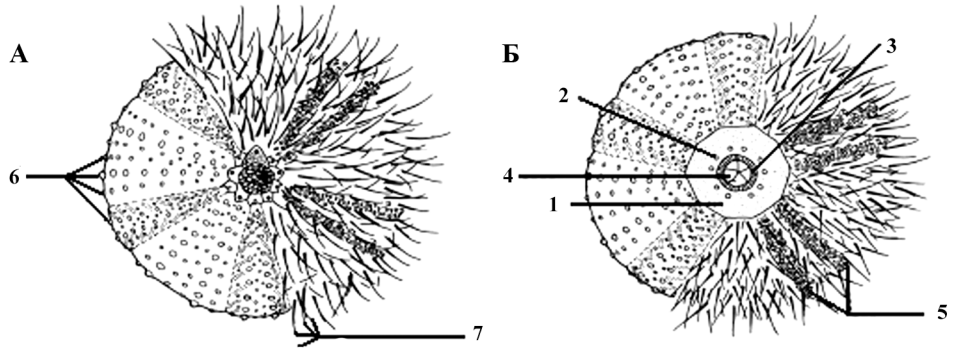


Рис. 1.1.1. Внешнее строение морского ежа рода *Strongylocentrotus*. А — вид сверху (с аборальной стороны), Б — вид снизу (с оральной стороны): 1 — кожа перистомального поля, 2 — перистомальные амбулакральные ножки, 3 — околоротовой валик, 4 — ротовое отверстие с высовывающимися зубами Аристотелева фонаря, 5 — амбулакральные ножки, 6 — бугорки, 7 — иглы

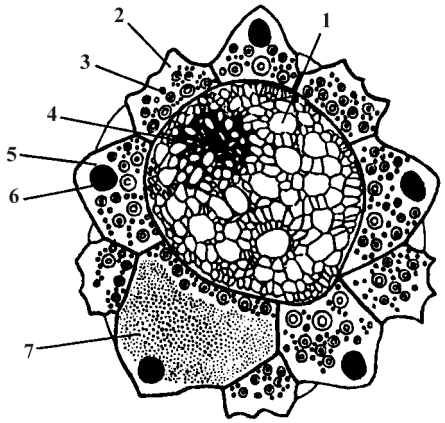


Рис. 1.1.2. Апикальное поле морского ежа рода *Strongylocentrotus* (по: Иванов и др., 1981): 1 — пластинка перипрокта, 2 — глазная пластинка, 3 — глазная пора, 4 — анальное отверстие, 5 — половая пластинка, 6 — половая пора, 7 — мадрепоровая пластинка

тинки надстраиваются по наружному краю окулярной пластинки, и различная скорость роста пластинок, растущих между апикальной системой и ртом, определяет форму панциря.

Поверхность панциря покрыта множеством бугорков — крупных первичных и более мелких вторичных, расположенных меридиональными рядами; и еще более мелких милиарных, равномерно покрывающих поверхность панциря (рис. 1.1.3). К первичным и вторичным бугоркам подвижно прикрепляются иглы соответствующих размеров, а к милиарным — иглы и педицеллярии.

Педицеллярии различаются по форме, размеру и функции (рис. 1.1.4). Они состоят из ножки, шейки и головки. Ножка и головка укреплены скелетными образованиями, шейка же лишена их, обуславливая подвижность головки. Головка педицеллярии состоит из трех подвижных створок.

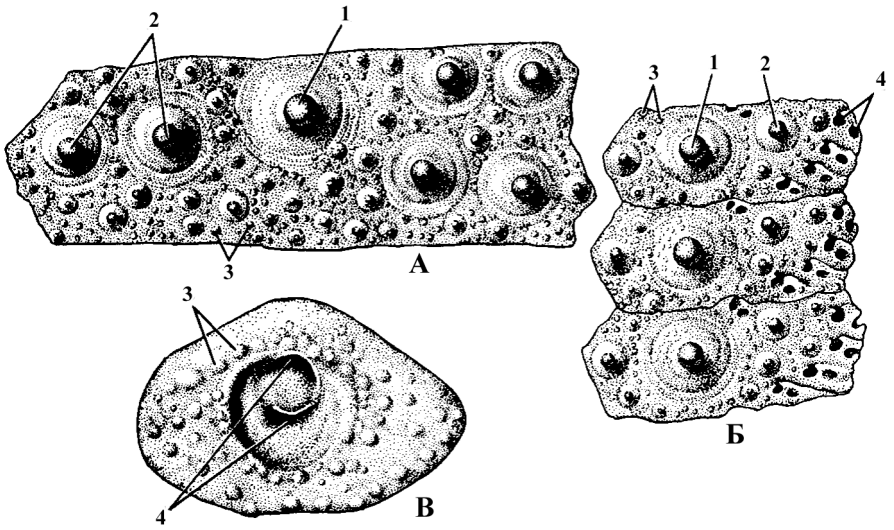


Рис. 1.1.3. Скелетные пластинки морского ежа рода *Strongylocentrotus*. А — интеррадиальная пластинка, Б — три радиальных пластинок, В — одна из десяти перистомальных амбулакральных пластинок (по: Иванов и др., 1981): 1 — первичные бугорки, 2 — вторичные бугорки, 3 — милиарные бугорки, 4 — амбулакральные поры

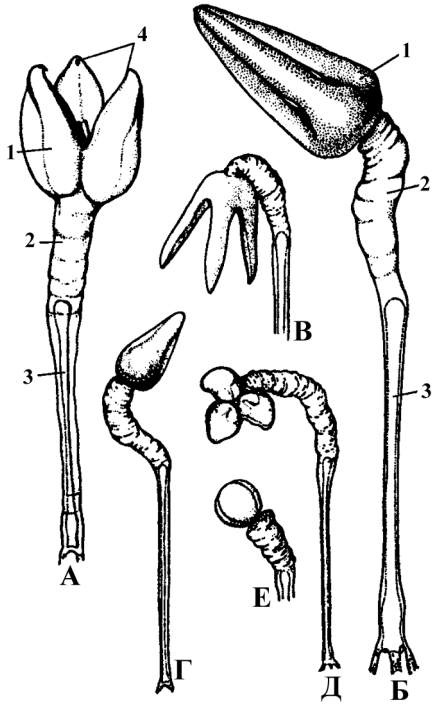


Рис. 1.1.4. Педицеллярии морского ежа рода *Strongylocentrotus*. А — глобиферная; Б — тридентная с сомкнутыми створками; В — тридентная раскрытая; Г — офицефальная; Д — трифильная раскрытая; Е — трифильная с сомкнутыми створками (по: Иванов и др., 1981): 1 — головка, 2 — шейка, 3 — ножка, 4 — дистальные концы створок

По форме головки и створок педицеллярии делятся на 4 типа — тридентные (трехзубые), трифильные (трилистные), офицефальные (змееголовые) и глобиферные (шароносные). Створки офицефальных и тридентных педицеллярий состоят из лопасти и базальной части с апофизом (рис. 1.1.5). На створке глобиферной педицеллярии выделяют базальную часть, шейку и крючок (рис. 1.1.6). Створки самых мелких трифильных педицеллярий имеют лепесткообразную форму (рис. 1.1.7). Педицеллярии служат для удаления различного мусора и отпугивания хищников и организмов-обрастателей. В качестве защитных структур особенно активны глобиферные педицеллярии; каждая из их клешнеобразных створок несет ампулу с ядом, смертельным для мелких животных. Они способны отпугивать нежелательные личинки и достаточно эффективны, чтобы избежать нападения даже такого крупного хищника, как морская звезда.

Иглы обычно бывают двух размеров: крупные, или первичные, располагаются на больших туберкулах, многочисленные мелкие — на малых. У основания каждая игла расширяется за счет кольцевого валика. Иглы движутся мускульным воротничком, связывающим основание иглы со стекловидными туберкулами. Ниже воротничка лежит слой сухожилий, известный как «запирающий аппарат» для обеспечения фиксирования (запирания) поднятой иглы. Вся игла, за исключением голой вершины, покрыта тонким слоем эпителия. Иглы на интерамбулакральных пластин-

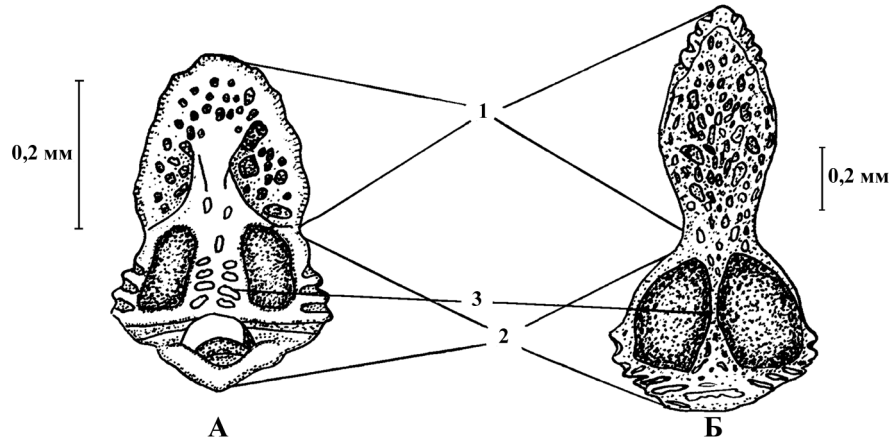


Рис. 1.1.5. Строение створки офицефальной (А) и тридентной (Б) педицеллярии (ориг.): 1 — лопасть, 2 — базальная часть , 3 — апофиз

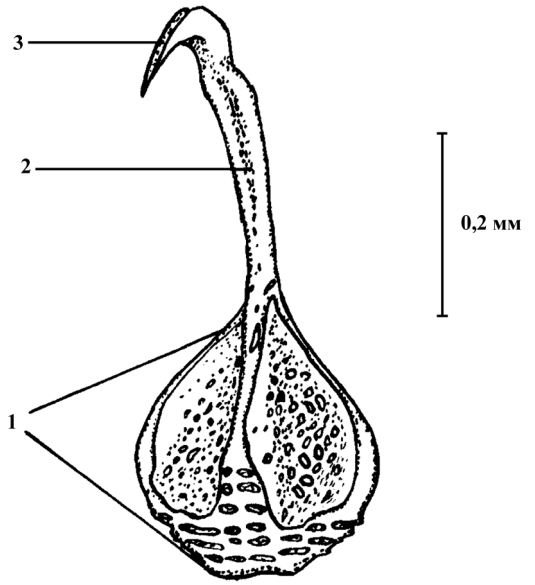


Рис. 1.1.6. Строение створки глобиферной педицеллярии (ориг.): 1 — базальная часть, 2 — шейка, 3 — крючок

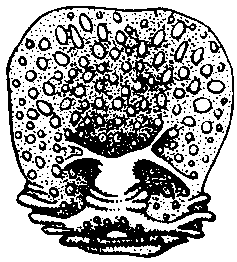


Рис. 1.1.7. Створка трифильной педицеллярии (по: Иванов и др., 1981)

ках крупнее игл на амбулакральных. Каждая игла состоит из пористой сердцевины и продольных радиально расходящихся известковых ребер. Выступающие части ребер формируют наружную поверхность иглы (рис. 1.1.8).

Своеобразным видоизменением игл у Strongylocentrotidae являются сферидии. Это мелкие едва видные простым глазом образования сферической или овальной формы (рис. 1.1.9). Каждое из них сидит на очень короткой ножке, прирастающей к соответствующему бугорку на пластинке. Сферидии сконцентрированы на амбулакральных пластинках около перистома по бокам от медианного шва в небольшом количестве (3–6 шт.) в каждом радиусе. Снаружи они одеты тонким слоем эпителия. Наличие у них основания нервного кольца говорит в пользу их чувствительной природы. Вероятна их осязательная функция, но о них говорят так же как об органах равновесия.

К скелетным образованиям морских ежей также относятся спикулы. Так, на периферии присоски амбулакральной ножки лежат четыре известковые пластинки треугольной формы с изрезанным наружным краем. Толща пластинки пронизана массой отверстий (рис. 1.1.10, 2). Эти пластинки прилегают к более глубоко лежащему также ажурному известковому кольцу (рис. 1.1.10, 3). В толще стенки ножек залегают спикулы С-образной формы с короткими разветвлениями на концах (рис. 1.1.10, 4; 1.1.11, Б). Подобные же спикулы, но без разветвлений (рис. 1.1.11, А), находятся в толще головки глобиферных педицеллярий, стенках амбулакральных ампул и жаберных мешков. Наконец, особые известковые элементы имеются в стенках кожных жабр: это мелкие угловатые продырявленные пластиночки с отростками (рис. 1.1.11, В).

Анатомия. *Пищеварительная система*. Ротовое отверстие располагается в центре брюшной стороны и обращено к субстрату. Во рту помещается сложный известковый жевательный аппарат — аристотелев фонарь (рис. 1.1.12). Он имеет форму пятигранной пирамиды. Ее вершина направлена вниз и торчит из ротового отверстия, основание же обращено в полость тела. Главные составные части фонаря — пять пирамидок, или челюстей, внутри которых свободно ходит по одному длинному зубу. Пирамидки расположены интеррадиально и представляют собой сросшиеся под углом две известковых пластинки. Шов направлен к периферии, а изнутри эти пластинки ограничивают желобок для зуба. Боковые поверхности пирамидок снабжены рядом мелких параллельных ребрышек — к ним прикрепляются мышцы, связывающие вместе соседние пирамидки (рис. 1.1.12, А, 5). Сокращением этих мышц облегчается проталкивание пищи в кишечник.

К аборальным концам пирамидок прирастают пластинчатые эпифизы, которые направлены к периферии, срастаются по середине и ограничивают широкий вырез в пирамидке (рис. 1.12, 2). Основание фонаря сверху прикрывается радиально расположенными свободными длинными и узкими пластинками — скобками, которые прикрепляются боковыми краями к эпифизам соседних пирамидок (рис. 1.1.12, 6). Наконец, к скобкам сверху тесно прилегают тонкие раздвоенные на периферических концах дужки — вилочки (рис. 1.1.12, 3). Концы дужек посредством тонких мышечных пучков связаны с оральными пластинками интеррадиусов и друг с другом длинной

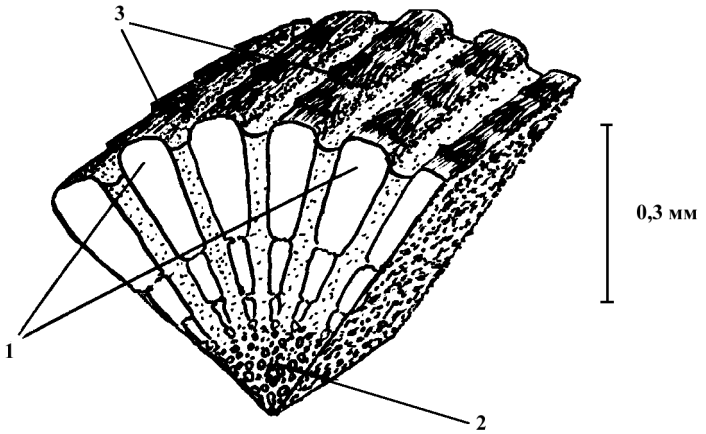


Рис. 1.1.8. Поперечный срез первичной иглы морского ежа рода *Strongylocentrotus* (сектор) (ориг.): 1 — продольные ребра, 2 — сердцевина, 3 — зубчики

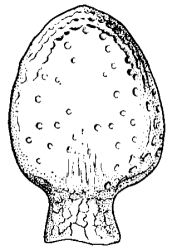


Рис. 1.1.9. Сферидий морского ежа рода *Strongylocentrotus* (по: Иванов и др., 1981)

связкой (рис. 1.1.13, 14). Кроме того, к середине каждой дужки прикрепляется мощный пучок мышц. Совокупность этих пучков образует пятиугольную фигуру (рис. 1.1.13, 15). Их сокращение вызывает опускание всего аристотелева фонаря.

Движение зубов обусловлено работой системы мышц. Сдвигание оральных концов зубов и высовывание их наружу производится действием мышц-аддукторов или протракторов, прикрепленных одним концом к интеррадиальным внутренним (оральным) пластинкам панциря, а другим — к эпифизам пирамидок (рис. 1.1.13, 13). Раздвигание же концов зубов и втягивание их внутрь осуществляется мышцами-абдукторами (ретракторами), прикрепленными к оральным, концам пирамидок и к аурикулам на оральных пластинках радиусов (рис. 1.1.13, 12*)*. С каждой пирамидкой связана одна пара мышц каждой категории, т. е. мы имеем по пять пар абдукторов и аддукторов. Антагонистическое действие этой мускулатуры и обусловливает жевательное действие аристотелева фонаря. С внутренней поверхности фонарь прикрывается тонкой соединительнотканной мембраной, отграничивающей от общей полости тела перифарингеальный синус.

Зубы представляют собой известковые стержни, в сечении напоминающие тавровую балку либо наконечник стрелы. Зуб условно делится на три части: плюмула (мягкая перистообразная аборальная часть), стержень (затвердевшая срединная часть) и жевательная часть (оральный конец, покрытый кристаллизованным известковым слоем) (рис. 1.1.14). На внутренней (адаксиальной) стороне вдоль зуба проходит киль. Первичный скелет зуба включает первичные и вторичные пластины, центральную и латеральную пластинчато-игло-призменную систему и опорные перемычки (Jensen, 1974).

По форме зубной элемент, состоящий из двух первичных и двух вторичных пластин, расположенных симметрично, напоминает полую пирамиду или конус с двумя отростками. Каждый зубной элемент как бы надет на предыдущий, образуя высокую плотную стопку (рис. 1.1.15).

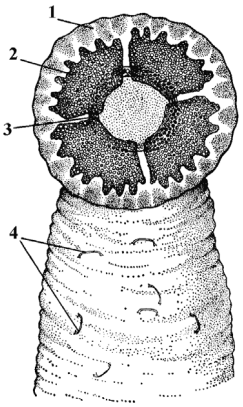


Рис. 1.1.10. Амбулакральная ножка морского ежа рода *Strongylocentrotus* (по: Иванов и др., 1981): 1 — присоска ножки, 2 — известковые пластинки присоски, 3 — известковое кольцо присоски, 4 — известковые спикулы в толще стенки ножки

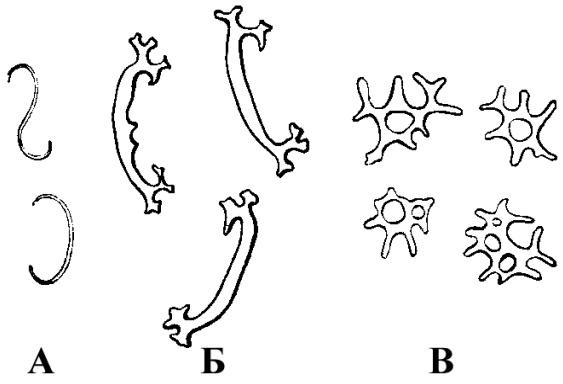


Рис. 1.1.11. Спикулы в толще глобиферной педицеллярии (А), стенки амбулакральной ножки (В) и стенках жабр (В) (по: Иванов и др., 1981)

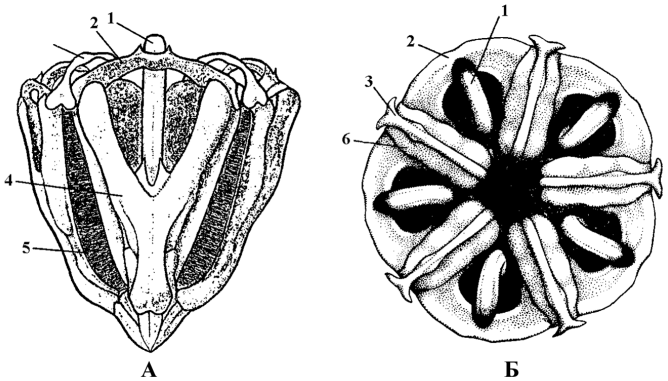


Рис. 1.1.12. Аристотелев фонарь морского ежа рода *Strongylocentrotus*. Вид сбоку (А) и сверху (Б) (с аборального полюса) (по: Иванов и др., 1981): 1— зуб, 2 — эпифизы, 3 — дужка, 4 — пирамидка, 5 — мышцы между пирамидками, 6 — скобка

В стержневой и жевательной части зубные элементы плотно сцементированы между собой известковыми кристаллами, что придает зубу необходимую твердость. При этом края первичных пластин формируют абаксиальную (наружную) часть зуба, латеральные края вторичных пластин (рис. 1.1.16) — адаксиальную (внутреннюю) поверхность зуба, а каринальные отростки вторичных пластин при плотном налегании друг на друга образуют боковые стороны киля (рис. 1.1.15). Во внутренней полости зуба расположены тонкие известковые стержни центральной игло-призменной системы.

Зубами соскабливаются водоросли с камней и размельчаются вместе с детритом и мелкими животными, захватываемыми по пути.

Из центра аристотелева фонаря выходит тонкий отдел кишечника, поднимающийся вертикально к аборальному полюсу и называющийся пищеводом. Не дойдя до апикального скелета, пищевод поворачивает против часовой стрелки (если смотреть с аборального полюса) и, резко расширяясь, превращается в среднюю кишку (рис. 1.1.17). Последняя образует в полости тела ежа два полных оборота. Первый, огибая полость тела около оральной стенки панциря против часовой

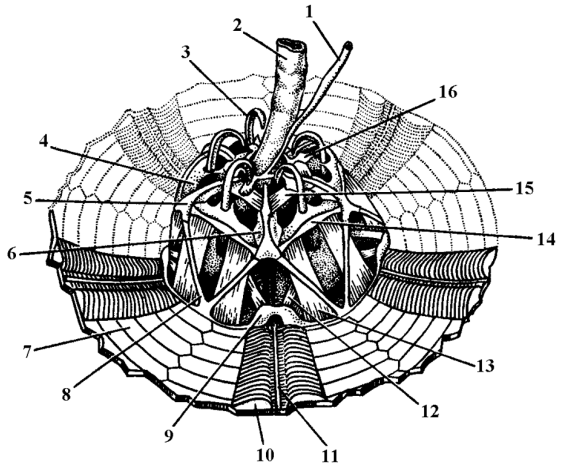


Рис. 1.1.13. Мускулатура аристотелева фонаря и органы, концентрирующиеся вокруг него. Вид изнутри (по: Иванов и др., 1981): 1 — осевой комплекс, впадающий в окологлоточный сосуд амбулакральной системы, 2 — пищевод, 3 — аборальный крючок зуба, 4 — аборальный край пирамидки (эпифизы), 5 — дужка, 6 — скобка, 7 — интеррадиальные пластинки скорлупы, 8 — мышечный пучок, протянутый между дужкой и оральным краем скорлупы, 9 — аурикулы, 10 — ампулы амбулакральных ножек, 11 — радиальный амбулакральный сосуд, 12 — ретракторы зуба, 13 — протракторы зуба, 14 — связки между концами дужек, 15 — мышцы, сокращением которых опускается аристотелев фонарь, 16 — полиев пузырь, связанный с окологлоточным кольцевым амбулакральным сосудом

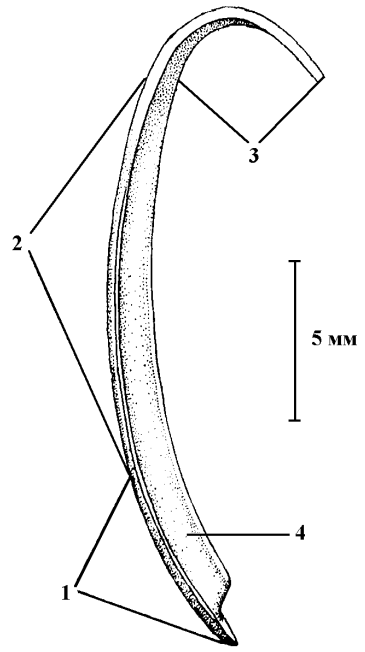


Рис. 1.1.14. Зуб морского ежа рода *Strongylocentrotus* (вид сбоку) (ориг.): 1 — жевательная часть; 2 — стержневая часть; 3 — плюмула; 4 — киль

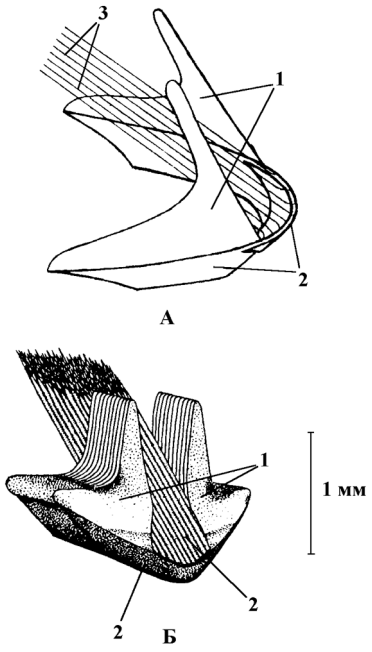


Рис. 1.1.15. Схема расположения пластин в зубном элементе (А) и зубных элементов в зубе (Б) (ориг.): 1 — вторичные зубные пластины; 2 — первичные зубные пластины; 3 — известковые стержни центральной пластинчато-игло-призменной системы

стрелки, местами вздымается волнообразно вверх. Описав полный круг, средняя кишка поднимается выше и идет в обратном направлении (по часовой стрелке, смотря с аборального полюса), также с волнообразными изгибами. После второго круга средняя кишка резко суживается и дает начало задней, загибающейся к аборальному полюсу ежа и открывающейся наружу эксцентрично на перипрокте (рис. 1.1.2, 4).

На протяжении первого оборота средней кишки к ней изнутри прилегает тонкий канал добавочной кишки, или сифона (рис. 1.1.17, 7). Он отходит от кишки около пищевода и впадает снова в нее около начала второго оборота. Строение стенок сифона такое же, что и основной кишки, но пищи в нем не бывает, и ему приписывается дыхательная функция. Весь кишечник фиксирован в полости тела соединительнотканными мезентериями, которые тянутся от стенки кишки к панцирю.

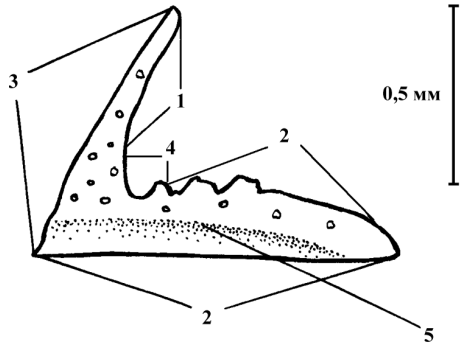


Рис. 1.1.16. Строение вторичной зубной пластины (ориг.): 1 — каринальный отросток, 2 — латеральная часть, 3 — базальная сторона, 4 — каринальная сторона, 5 — внутренний угол

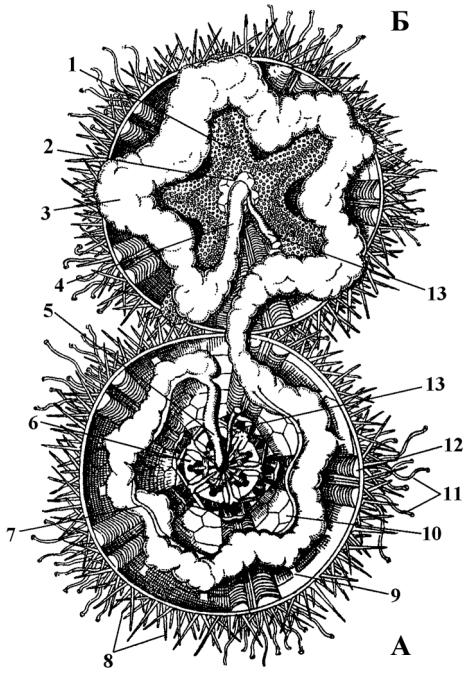


Рис. 1.1.17. Общий вид вскрытого морского ежа рода *Strongylocentrotus*. А — оральная и Б — аборальная половинки (по: Иванов и др., 1981): 1 — половая железа, 2 — ее проток, 3 — средняя кишка, 4 — задняя кишка, 5 — пищевод, 6 — аристотелев фонарь с его мускулатурой, 7 — сифон, 8 — иглы, 9 — мезентерии кишечника, 10 — интеррадиальные пластинки панциря, 11 — амбулакральные ножки, 12 — ампулы амбулакральных ножек, 13 — осевой комплекс

Амбулакральная система. Мадрепоровая пластинка замыкает начальный отдел амбулакральной системы — каменистый канал. Его конец образует полость — ампулу непосредственно под мадрепоритом. Очень тонкий каменистый канал с обызвествленными стенками проходит от аборального полюса отвесно к оральному рядом с осевым органом, и оба они открываются в кольцевой окологлоточный канал (рис. 1.1.13), прилегающий вплотную к стенкам пищевода. В интеррадиусах от кольцевого канала выдаются небольшие выпячивания неправильной формы коричневого цвета (рис. 1.1.13, 16), называющиеся полиевыми пузырями, однако губчатое строение этих образований, наличие в них системы лакун и связь последних с кровеносной системой отличает их от полиевых пузырей морских звезд и голотурий. От кольцевого отходят пять радиальных каналов, спускающихся по аристотелеву фонарю к оральному полюсу, а затем поднимающихся вдоль амбулакров вплоть до перипрокта.

От радиальных каналов отходят многочисленные боковые веточки к амбулакральным ножкам. Эти веточки сидят тесно друг к другу и отходят, чередуясь, перпендикулярно к радиальному каналу. Боковые канальцы короткие и довольно быстро вздуваются, превращаясь в ампулу. Каждая ампула имеет треугольную форму. Боковые канальцы впадают около основания треугольника медианно, и от него же, но латерально, отходят те два канальца, которыми ампула связывается с амбулакральной ножкой. Эти канальцы пронизывают толщу стенки тела и, соединившись вместе, вливаются в полость амбулакральной ножки. Каждая ножка представляет длинную узкую трубочку, способную сильно вытягиваться и, наоборот, сокращаться действием мощной мускулатуры в своих стенках. На конце ножки имеется расширен-

ная часть — присоска. У представителей семейства Strongylocentrotidae различают три типа ножек. Большинство из них — обычные ножки, служащие для передвижения. Второй тип ножек расположен в области перистома. Это более крупные, чем обычно, ножки (рис. 1.1.1, 5), также с присосками на концах, располагающиеся попарно в каждом радиусе и имеющие чувствительную функцию. Третий тип ножек — осязательные щупальца, без присоски на конце.

Перигемальная (псевдогемальная) система. Перигемальная система состоит из пяти радиальных каналов, но оральное перигемальное кольцо отсутствует. Жидкость перигемальной системы одинакова по составу с жидкостью вторичной полости тела, содержит большое число целомоцитов, а близкое расположение этой системы к нервной дает возможность предположить, что она служит не только опорой для кровеносной системы, но и для питания нервных тяжей и предохранения их от сдавливания.

Кровеносная система. У морских ежей имеются две кольцевые лакуны кровеносной системы — оральная и аборальная. Оральное кольцо лежит параллельно амбулакральному и нервному кольцам и посылает от себя пять радиальных лакун; аборальное кольцо, окружающее заднюю кишку, дает пять интеррадиальных лакун к половым железам. Вдоль всего кишечника, по двум его сторонам, проходят два продольных кишечных кровеносных синуса, соединяющихся с оральным кольцом и образующих вокруг кишки богатую сеть побочных разветвлений.

Нервная система. Нервная система погружена под панцирь. Околоротовое нервное кольцо оральной системы расположено под кровеносным и амбулакральным кольцами. Оно посылает от себя пять радиальных нервов, доходящих по меридианам до глазных пластинок, где каждый нерв пронизывает пластинку и связан с небольшим ямковидным глазком. Нервная система ежей произошла за счет эктодермального покрова тела и лежит на дне эпиневральных полостей. Кроме того, имеются более глубоко расположенные гипоневральная и аборальная нервные системы; последняя представлена небольшим кольцом и пятью интеррадиальными тяжами, иннервирующими гонады.

Половая система. Анатомия репродуктивных органов отражает пятилучевую симметрию животного. Пять гроздевидных гонад размещены радиально в целомической полости морского ежа и открываются наружу генитальными порами на апикальных пластинках вблизи ануса. При созревании они сильно разрастаются и сливаются основаниями, достигая 6–20% от общей массы ежа. Морские ежи являются раздельнополыми животными, и у них имеются либо пять яичников, либо пять семенников. Железы могут быть окрашены в различные цвета — от молочно-белого и лимонно-желтого до апельсинового и бурого. Генитальные папиллы расположены на аборальной стороне тела на генитальных пластинках. Поскольку половозрелость достигается после развития отверстий на генитальных пластинках (гонопор), можно по внешнему виду отличить молодого неполовозрелого ежа от взрослой особи.

1.2. Таксономические признаки

В систематике семейства Strongylocentrotidae традиционно используются такие признаки как окраска панциря и игл, количество пар пор, длина и толщина игл, строение педицеллярий, количество первичных бугорков в интерамбулакральных и амбулакральных рядах, количество продольных ребер на первичных иглах (A. Agassiz, Clark, 1907; Дьяконов, 1933; Mortensen, 1943; Vasseur, 1951, 1952; Баранова, 1957; Swan, 1962), относительная ширина апикального поля, соотношение ширины поровой и интерпоровой частей панциря, форма сферидиев (Дьяконов, 1946, 1949, 1958а, 1958б; Баранова, 1957, 1977), форма первичных бугорков, морфология первичных и вторичных зубных пластин (Jensen, 1974). У большинства исследованных видов общие пропорции игл значительно варьируют в зависимости от глубины обитания и размера животных. Так, для крупных особей *S. polyacanthus*, обитающих на мелководье, характерно наличие толстых и коротких игл, а в глубоководных поселениях преобладают животные с длинными и тонкими иглами. Такая же закономерность прослеживается и у большинства других видов. Поэтому критерий «длина и толщина игл», применявшийся некоторыми авторами (A. Agassiz, Clark, 1907; Баранова, 1957), нельзя считать видоспецифичным. Исключением является *Mesocentrotus nudus*, имеющий крепкие и длинные иглы независимо от размера тела и местообитания.

Такие признаки как относительная ширина апикального поля и отношение ширины поровой к ширине интерпоровой зон панциря (Дьяконов, 1946, 1949, 1958а, 1958б; Баранова, 1957, 1977) показали сильную индивидуальную изменчивость. Различия в форме сферидиев, обсуждаемые теми же авторами, не могут рассматриваться в качестве критерия, поскольку они весьма вариабельны не только в пределах вида, но часто и у одной особи. Анализ строения первичных бугорков и первичных зубных пластин, указанных М. Йенсен (Jensen, 1974) в качестве таксономически важных элементов, показал, что форма бугорков целиком определяется величиной игл, а первичные зубные пластины практически не различаются по форме у разных видов. Отсутствие видоспецифичности вышеупомянутых признаков дает основание не рассматривать их в диагностическом описании. Другие традиционно используемые признаки, такие как количество первичных бугорков, продольных ребер на первичных иглах, показали большую консервативность. И хотя, как и любым счетным признакам, им присуща возрастная и географическая изменчивость и имеется вероятность межвидового перекрывания, они могут дать дополнительную информацию при анализе выборок близкоразмерных особей.

Более важные систематические критерии — окраска панциря и игл, строение педицеллярий и вторичных зубных пластин. Эти признаки в процессе анализа были критически пересмотрены и уточнены. Детали строения вторичной зубной пластины, имеющие таксономическое значение, указаны на рисунке 1.1.16.

В то же время важными в таксономическом отношении оказались такие ранее почти не применявшиеся в систематике этого рода признаки как общий вид и пропорции зубов, форма и внешняя микроскульптура продольных ребер первичных игл. В литературе имеется упоминание о различиях текстуры поверхностей первичных игл некоторых видов, встречающихся возле Японских островов (Ikeda, 1940), однако этот признак не был описан подробно и не принят во внимание другими специалистами. В морфологии зубов таксономически важны общая форма поперечного среза зуба в жевательной и стержневой части, отношение высоты зуба по килю к его ширине, микроскульптура адаксиальной поверхности латеральной части зуба возле угла вдоль основания киля и угол наклона каринальных отростков вторичных пластин к оси зуба (рис. 1.2.1). В строении первичных игл информативны общая форма и микроскульптура наружной поверхности продольных ребер, радиально расходящихся от сердцевины иглы.

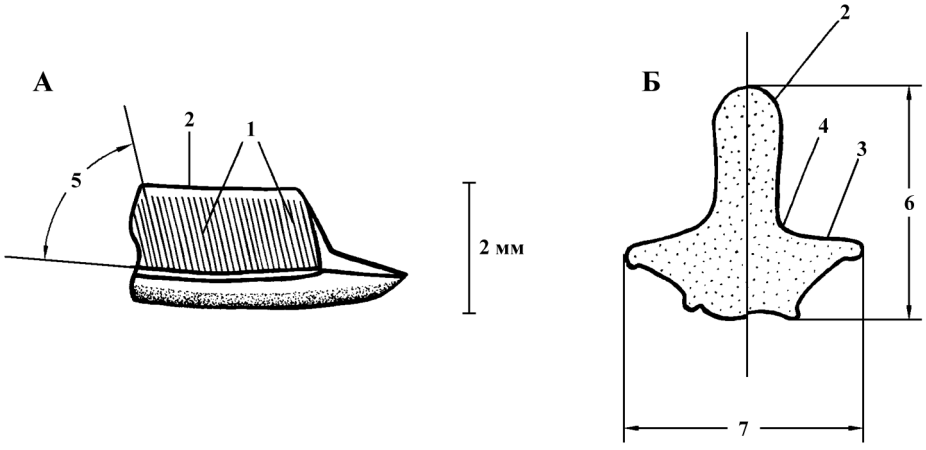


Рис. 1.2.1. Общая морфология зуба морского ежа рода *Strongylocentrotus*. А — жевательная часть, вид сбоку; Б — поперечный срез в стержневой части (ориг.): 1 — каринальные отростки вторичных пластин, 2 — киль, 3 — адаксиальная поверхность латеральной части зуба, 4 — угол вдоль основания киля, 5 — угол наклона каринальных отростков к оси зуба, 6 — высота зуба, 7 — ширина зуба

1.3. Видовой состав морских ежей семейства Strongylocentrotidae в морях России

Детальный анализ обширного материала на основе перечисленных в предыдущем разделе признаков позволил провести ревизию видов морских ежей рода *Strongylocentrotus* в морях России (табл. 1.3.1). Превалирующий в таксономии иглокожих в 20–50-х годах двадцатого столетия «дробительный» подход и отсутствие надежных видовых морфологических критериев привели к

выделению многочисленных самостоятельных видов на основе незначительных различий в строении и окраске животных. Поэтому основным результатом проведенного анализа было сведение в синонимы нескольких видов, подвидов и форм; кроме того, уточнено неправильное определение ряда видов.

Strongylocentrotus sachalinicus, *S. echinoides, S. droebachiensis f. pallida, S. droebachiensis sachalinica,* рассматриваемые А. Агассисом и Х. Кларком (A. Agassiz, Clark, 1907), А.М. Дьяконовым (1933, 1938, 1949, 1952, 1958а, 1958б), Т. Мортенсеном (Mortensen, 1943), З.И. Барановой (1957, 1962) и другими авторами как самостоятельные виды и подвиды, а также недавно установленнный вид *S. golikovi* (Баранова, 1977) в действительности оказались представителями широко распространенного *S. pallidus* (Sars), что подтверждается и выводами М. Йенсен (Jensen, 1974). Группы особей, обозначенные как *S. chlorocentrotus* (Brandt, 1835), *S. polyacanthus apicimagis* и *S. djakonovi* (Баранова, 1957, 1977), без сомнения, следует идентифицировать как *S. droebachiensis* (O.F. Müller), хотя два последних названия были безосновательно сведены М. Йенсен (Jensen, 1974) к *S. polyacanthus* A. Agassiz et Clark.

С другой стороны, особи, отнесенные А.А. Шорыгиным (1926, 1928, 1948), А.М. Дьяконовым (1933, 1938, 1949, 1952) и другими авторами к *S. droebachiensis,* были переопределены как *S. pallidus* (Sars), подвид *atroviolaceus* в действительности оказался принадлежащим *S. droebachiensis* (O.F. Müller), а *S. droebachiensis* в понимании З.И. Барановой оказался смесью этих двух видов. Детальный морфологический анализ, а также данные биохимических исследований (Татаренко, Полторакус, 1988) вида *S. pulchellus*, считавшегося длительное время сомнительным (A. Agassiz, Clark,1907; Дьяконов, 1938, 1939, 1949, 1958а, 1958б; Mortensen, 1943; Баранова, 1957, 1962, 1971; Jensen, 1974), дают основание рассматривать его как младший синоним *S. intermedius* (A. Agassiz), что доказывают и В.С. Левин с соавторами (Левин, Бакулин, 1984; Левин, Найденко, 1990).

На основе биохимических исследований *Strongylocentrotus nudus* был переведен в род *Mesocentrotus* (Татаренко, Полторакус, 1993).

В 2000 г. в Южно-Курильском заливе, к северо-западу от мыса Шикотан о-ва Шикотан, был обнаружен один экземпляр морского ежа *Pseudocentrotus depressus* (Раков, Табунков, 2001).

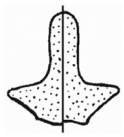
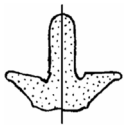
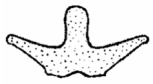
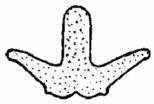
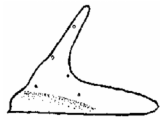
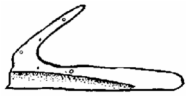
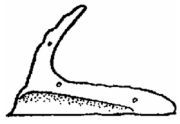
Таким образом, вдоль побережья морей России встречаются четыре представителя рода *Strongylocentrotus*: *S. pallidus* (Sars), *S. droebachiensis* (O.F. Müller), *S. polyacanthus* A. Agassiz et Clark, *S. intermedius* A. Agassiz; один представитель рода *Mesocentrotus*: *S. nudus* (A. Agassiz) и один представитель рода *Pseudocentrotus*: *P. depressus* (A. Agassiz).

Данные, суммирующие основные характеристики морфологических структур разных видов, которые были использованы при таксономическом анализе и дифференциации видов, приведены в таблицах 1.3.2 и 1.3.3. В таблице 1.3.4. приводиться полевой определитель для определения видов морских ежей родов *Strongylocentrotus* и *Mesocentrotus* России.

Таблица 1.3.1. Система морских ежей рода *Strongylocentrotus* морей России

Литературные данные			Бажин, 1995
Jensen, 1974	**Дьяконов, 1933, 1938, 1949, 1952, 1958а; Шорыгин, 1926, 1928; Mortensen, 1943**	**Баранова, 1957, 1962, 1973, 1977**	
	S. droebachiensis f. pallida	*S. pallidus*	
	S. droebachiensis sachalinica	*S. golikovi*	
S. pallidus	*S. sachalinicus*	*S. sachalinicus*	*S. pallidus*
	S. echinoides	*S. echinoides*	
?	*S. droebachiensis*	*S. droebachiensis*	
S. droebachiensis	*S. droebachiensis f. atroviolaceus*	*S. chlorocentrotus*	*S. droebachiensis*
		S. polyacanthus apicimagis	
		S. djakonovi	
S. polyacanthus	*S. polyacanthus*	*S. polyacanthus*	*S. polyacanthus*
S. intermedius	*S. intermedius*	*S. intermedius*	*S. intermedius*
S. pulchellus	*S. pulchellus*	*S. pulchellus*	

Таблица 1.3.2. Характеристика морфологических структур видов морских ежей родов *Strongylocentrotus* и *Mesocentrotus* России

Структура	Обозначение		Признак	
			Описание	Изображение
Зуб (форма поперечного сечения)	А	1	Высокий, таврообразный	
		2	Высокий, таврообразный, с бороздой вдоль киля	
		3	Стреловидный, уплощенный	
		4	Стреловидный, менее уплощенный	
Вторичная зубная пластина	Б	5	Широкая, равносторонняя, края ровные, складка неглубокая	
		6	Менее широкая, край внутреннего угла изрезан, складка неглубокая	
		7	Узкая, удлиненная, края ровные, складка глубокая	
		8	Узкая, менее удлиненная, края ровные, складка глубокая	
		9	Узкая, менее удлиненная, края с глубокими вырезками, складка глубокая	
Ребра первичных игл	В	10	Уплощенные, более монолитные и широкие	
		11	Выпуклые, более узкие, сегментированные более часто	

Продолжение таблицы 1.3.2

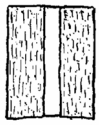
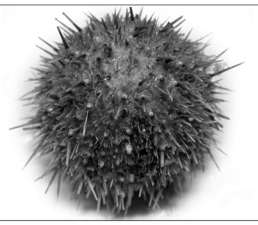
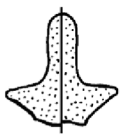
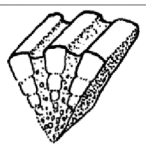
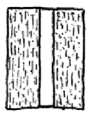
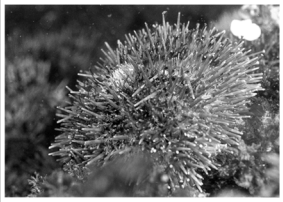
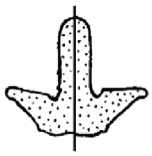
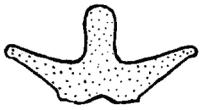
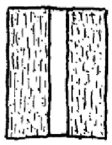
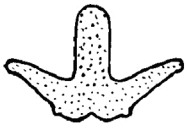
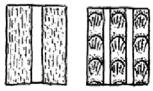
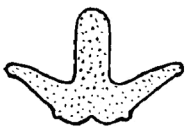
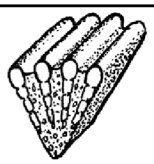
Структура	Обозначение		Признак	
			Описание	Изображение
Наружная поверхность ребер первичных игл	Г	12	Ровная, без бугорков или зубчиков	
		13	С бугорками или зубчиками	
Створка офицефальных педицеллярий	Д	14	С перетяжкой в средней части, апофиз широкий	
		15	Без перетяжки в средней части, апофиз широкий	
		16	Тридентообразная, апофиз узкий	
Створка тридентных педицеллярий	Е	17	Ложкообразная	
Створка глобиферных педицеллярий	Ж	18	Шейка тонкая, короткая, крючок длинный	
		19	Шейка тонкая, длинная, крючок короткий	
		20	Шейка толстая, короткая, крючок длинный	

Таблица 1.3.3. Морфологические признаки видов родов *Strongylocentrotus* и *Mesocentrotus* морей России (обозначения признаков соответствуют таковым в таблице 1.3.2)

Вид	А				Б					В		Г		Д			Е	Ж		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
S. pallidus	+				+					+		+		+			+	+		
S. droebachiensis		+				+					+		+	+				+		
S. polyacanthus			+				+				+	+			+				+	
S. intermedius				+				+	+	+	+	+	+		+		+			+
M. nudus				+					+		+		+	+		+	+		+	

Таблица 1.3.4. Полевой определитель видов морских ежей родов *Strongylocentrotus и Mesocentrotus* России

Вид	Изображение	Зуб (форма поперечного сечения)	Ребра первичных игл	Наружная поверхность ребер первичных игл
Strongylocentrotus pallidus (G.O. Sars, 1871) – Палевый морской еж		 Высокий, таврообразный	 Уплощенные, более монолитные и широкие	 Ровная, без бугорков или зубчиков
Окраска. Цвет игл довольно разнообразный – чаще зеленый различных оттенков или коричневый, иногда основание и кончик игл бывает окрашен в различные цвета. Панцирь бледно-кремовый. Окраска особей из Баренцева моря и с Земли Франца-Иосифа полосами или целиком бледного серо-фиолетового оттенка, иглы грязно-зеленые. В юго-западной части Охотского моря и Татарском проливе встречаются особи с красноватыми иглами и кремовым панцирем с красноватыми полосами вдоль амбулакров. Перистомальная мембрана, суставные сумки игл, как правило, не окрашены. Створки педицеллярий бесцветные или светло-зеленого цвета.				
Strongylocentrotus droebachiensis (O.F. Müller, 1776) – Зеленый морской еж.		 Высокий, таврообразный, с бороздой вдоль киля	 Выпуклые, более узкие, сегментированные более часто	 С бугорками или зубчиками
Окраска. Цвет игл варьирует от грязно-зеленого до темно-зеленого, кончики иногда окрашены в коричневый цвет. В юго-западной части Баренцева моря встречаются особи, имеющие неокрашенные, с налетом фиолетового или бордового пигмента иглы. Створки педицеллярий бесцветные или зеленоватого оттенка. Суставные сумки игл, перистомальная мембрана и панцирь фиолетовый. Оральная сторона панциря окрашена светлее. В районах бухт Провидения и Лаврентия (Берингово море) встречаются особи, имеющие панцирь и иглы зеленовато-коричневого цвета.				
Strongylocentrotus polyacanthus A. Agassiz et Clark, 1907 – Многоиглый морской еж		 Стреловидный, уплощенный	 Выпуклые, более узкие, сегментированные более часто	 Ровная, без бугорков или зубчиков
Окраска. Цвет игл ярко-зеленый или салатный. Панцирь, суставные сумки игл, перистомальная мембрана темно-вишневая, у особей с глубины 25-40 м ярко-бордовый. Створки педицеллярий бесцветные, реже зеленоватого оттенка. Среди типично окрашенных встречаются особи с белесыми, бордового оттенка первичными иглами.				
Strongylocentrotus intermedius (A. Agassiz, 1863) – Промежуточный (серый) морской еж		 Стреловидный, менее уплощенный		
Окраска. Цвет игл очень разнообразный: темно-зеленый, красноватый, коричневый, сиреневый, молочно-белый, причем основания и кончики игл, первичные, вторичные и милиарные иглы часто окрашены в разные цвета. Панцирь, суставные сумки игл, перистомальная мембрана фиолетовые или фиолетово-серые, встречаются особи с красноватыми или зеленоватыми полосами вдоль рядов пластин. Створки педицеллярий на оральной стороне бесцветные, на аборальной часто бледно-сиреневые.				
Mesocentrotus nudus (A. Agassiz, 1863) – Невооруженный (черный) морской еж		 Стреловидный, менее уплощенный	 Выпуклые, более узкие, сегментированные более часто	 С бугорками или зубчиками
Окраска. Иглы темно-зеленые, покрыты плотным слоем темного коричнево-красного, почти черного пигмента. Такой же цвет имеет панцирь, суставные сумки игл и перистомальная мембрана, с оральной стороны пигмент несколько светлее. Створки педицеллярий на аборальной стороне зеленоватые или бесцветные, на оральной бледно-сиреневые.				

1.4. Морфологическое описание видов

Прежде чем перейти к морфологическому описанию видов рассмотрим их положение в системе семейства Strongylocentrotidae.

Семейство Strongylocentrotidae Gregory

В состав семейства включены роды *Strongylocentrotus* Brandt, 1835 (типовой), *Allocentrotus* Mortensen, 1942, *Hemicentrotus* Mortensen, 1942, *Mesocentrotus* Tatarenko et Poltaraus, 1993, и *Pseudocentrotus* Mortensen, 1903.

Род *Strongylocentrotus* Brandt, 1835

Род включает 5 современных видов: *S. droebachiensis* (O.F. Müller, 1776) (типовой), *S. intermedius* (Agassiz, 1863), *S. pallidus* (G.O.Sars, 1871*), S. polyacanthus* Agassiz & Clark, 1907 и *S. purpuratus* (Stimpson, 1857), из них 4 обитают в морях России (см. ниже).

Strongylocentrotus droebachiensis (O.F. Müller, 1776) — Зеленый морской еж

(цветная вкладка, рис. 1)

Echinus droebachiensis — O.F. Müller, 1776: 235.

Echinus neglectus — de Lamarck, 1816: 366.

Strongylocentrotus chlorocentrotus — Brandt, 1835: 479.

Strongylocentrotus droebachiensis v. *atroviolaceus*: Шорыгин, 1928: 21.

Strongylocentrotus droebachiensis f. *atroviolacea*: Дьяконов, 1933: 121.

Strongylocentrotus droebachiensis f. *atroviolaceus*: Дьяконов, 1946: 157, табл. 3, 158, 159, 160, фиг. 3, B (2), C (6).

Strongylocentrotus droebachiensis atroviolaceus: Баранова, 1977: 447.

Strongylocentrotus polyacanthus apicimagis: Баранова, 1957: 221, рис. 13.

Strongylocentrotus djakonovi: Баранова, 1957: 223, рис. 14.

Strongylocentrotus droebachiensis: Mortensen, 1943 (part): 198, pl. 23, fig. 1–2, pl. 59, fig. 1–5,10; Дьяконов, 1949 (part.): 63, рис. 9; Баранова, 1957 (part.): 212, рис. 9; Jensen, 1974: 114, fig. 1, pl. 1 A-D, 6 A-B, E-F, 7 A-B, 8 A-C, 15, 22; Баранова, 1977: 448, рис. 2, 3; Бажин, 1987: 14; 1989a: 71, рис. 1, 4 (1-2), 5 Б, 6 (1); 1995: 35–37.

Английский язык: Green sea urchin.

Окраска. Цвет игл варьирует от грязно-зеленого до темно-зеленого, кончики иногда окрашены в коричневый цвет. В юго-западной части Баренцева моря встречаются особи, имеющие неокрашенные, с налетом фиолетового или бордового пигмента иглы. Створки педицеллярий бесцветные или зеленоватого оттенка. Суставные сумки игл, перистомальная мембрана и панцирь фиолетовые. Оральная сторона панциря окрашена светлее. В районах бухт Провидения и Лаврентия (Берингово море) встречаются особи, имеющие панцирь и иглы зеленовато-коричневого цвета.

Панцирь. Полусферический, диаметр до 60–85 мм. Амбулакральных пор на пластинке 5, реже 6 пар, расположены одной косой дугой.

Иглы. Длина игл у особей, обитающих на прибойном мелководье, не превышает трети радиуса панциря, у особей из малоприбойных и глубоководных участков — достигает двух третей радиуса панциря. Игольный покров густой, у особей с диаметром панциря 50 мм количество игл в амбулакральном и интерамбулакральном ряду колеблется в пределах 26–29 и 17–19, соответственно. Количество ребер первичных игл в области амбитуса — 23–28. Ребра узкие, чаще сегментированные, наружная сторона выпуклая, с продольно расположенными зубчиками или бугорками. У особей из Баренцева моря бугорки на ребрах иногда выражены слабо.

Педицеллярии. Представлены все три типа. Створки офицефальных педицеллярий мелкие, с перетяжкой в средней части. Шейка створок глобиферных педицеллярий тонкая, короткая, крючок длинный. Тридентные педицеллярии с узкими и более широкими створками, в Северо-Западной Пацифике часто встречаются особи с ложкообразными створками тридентных педицеллярий.

Зубы. Общая характеристика. Форма поперечного среза таврообразная. Киль зуба высокий. Отношение высоты зуба к его ширине 0,97±0,02. В проксимальной части вдоль угла у основания киля заметна более или менее глубокая борозда или ячеистость поверхности, по крайней мере угол резкий и никогда не закруглен широко и плавно. Адаксиальная поверхность латеральной части расположена под прямым или слегка заостренным углом к плоскости киля. Угол наклона каринальных отростков к оси зуба 74,0°±2,1°. Дистальные концы каринальных отростков часто загибаются по направлению к аборальной стороне.

Вторичные зубные пластины. Край внутреннего угла дефинитивных вторичных зубных пластин изрезан. Хорошо видны выступы и вырезки, причем степень их выраженности может несколько варьировать как у одной особи (чередование различных пластин в зубе), так и у разных особей. В редких случаях изрезанность края внутреннего угла может проявляться только в виде впадины или волнистости, но он никогда не бывает широко и плавно закруглен. Длина каринальной стороны обычно несколько меньше длины базальной. Наружный край каринального отростка ровный. Продольная складка выражена.

Сравнение. От *S. pallidus* (Sars) вид отличается более темной окраской панциря, наличием борозды или ячеистой поверхности вдоль основания киля зуба, изрезанностью края вторичных зубных пластин, более узкими и часто сегментированными ребрами первичных игл и наличием зубчиков на ребрах. От *S. polyacanthus* A. Agassiz et Clark отличается оттенком окраски панциря и игл, наличием зубчиков на ребрах первичных игл, таврообразной формой поперечного среза зубов и строением вторичных зубных пластин, более мелкими, с перетяжкой в средней части, створками офицефальных педицеллярий и более короткой шейкой и длинным крючком створок глобиферных педицеллярий. От *S. intermedius* (A. Agassiz) отличается расположением пар пор на амбулакральных пластинах, более редким игольным покровом, цветом и наличием перетяжки у створок офицефальных педицеллярий, более тонкой шейкой створок глобиферных педицеллярий, таврообразной формой среза зубов и строением вторичных зубных пластин.

Strongylocentrotus pallidus (G.O. Sars, 1871) — Палевый морской еж

(цветная вкладка, рис. 2)

Strongylocentrotus granularis: Say, 1827: 225.

Strongylocentrotus pictus: Norman, 1868: 314.

Strongylocentrotus echinoides: A. Agassiz, Clark, 1907: 122; Ikeda, 1940: 3, pl. 2 (3); Mortensen, 1943: 219, pl. 24, fig. 7–12, pl. 60, fig. 1, 4–7, 14–15; Баранова, 1957: 216, рис. 11; 1962: 356; Дьяконов, 1958б: 350.

Strongylocentrotus droebachiensis: Шорыгин, 1926: 27, рис.16; 1928: 19, рис.3; 1948: 488, табл. CXXIII, 1; Mortensen, 1943: 198–215 (part); Дьяконов, 1949: 3, рис. 98 A, 99, 100.

[Non: *Strongylocentrotus droebachiensis* (O.F. Müller, 1776)].

Strongylocentrotus droebachiensis f. *pallida*: Дьяконов, 1933: 120.

Strongylocentrotus droebachiensis sachalinica: Дьяконов, 1938: 469.

Strongylocentrotus sachalinicus: Clark, 1912: 353; Mortensen, 1943: 215, pl. 25, fig.15–22, pl. 59, fig. 11, 13–24; Баранова, 1957: 214, рис. 10; 1962: 356; Дьяконов, 1958а: 263; 1958б: 348, рис. 37.

Strongylocentrotus droebachiensis sachalinicus: Döderlein, 1906: 517; Дьяконов, 1949: 64, рис. 98B.

Strongylocentrotus golikovi: (part): Баранова, 1977: 452, рис. 4, 5.

Strongylocentrotus pallidus: Jensen, 1974: 119, fig. 2, pl. 1 E-F, 2, 3 A-D, 7 C-D, 8 D-G, 9, 10, 16, 17 A-D, 23; Баранова, 1977: 448, рис. 1; Фадеев, Ивин, 1985: 119; Смирнов, Смирнов, 1980: 431, рис. 10; Бажин, 1987: 14; 1989а: 72, рис. 4 (3), 5A, 6 (2); 1995: 33–35.

Окраска. Цвет игл довольно разнообразный — чаще зеленый различных оттенков или коричневый, иногда основание и кончик игл бывают окрашены в различные цвета. Панцирь бледно-кремовый. Окраска особей из Баренцева моря и с Земли Франца-Иосифа полосами или целиком бледного серо-фиолетового оттенка, иглы грязно-зеленые. В юго-западной части Охотского моря и Татарском проливе встречаются особи с красноватыми иглами и кремовым панцирем с красноватыми полосами вдоль амбулакров. Перистомальная мембрана, суставные сумки игл, как правило, не окрашены. Створки педицеллярий бесцветные или светло-зеленого цвета.

Панцирь. Полусферический, иногда уплощенный, особенно у особей с больших глубин. Диаметр достигает 60–80 мм. Амбулакральных пор на пластинке 6–7, реже 5–8 пар, расположены одной косой дугой.

Иглы. Длина игл у особей, обитающих на прибойном мелководье не превышает трети радиуса панциря, у особей из малоприбойных и глубоководных участков — до двух третей радиуса панциря. Игольный покров относительно редкий, у особей диаметром 50 мм количество первичных бугорков в амбулакральном и интерамбулакральном ряду колеблется в пределах 18–22 и 14–17, соответственно. Количество ребер на первичных иглах у амбитуса 18–24, ребра монолитные, с наружной стороны уплощенные, гладкие, шероховатые или с продольной штриховкой.

Педицеллярии. На аборальной стороне панциря обильно присутствует один из трех типов педицеллярий: офицефальных, тридентных или глобиферных. Створки офицефальных педицеллярий, расположенных на перистомальной мембране, с перетяжкой в средней части. Шейка створок глобиферных педицеллярий тонкая, короткая, крючок длинный. Тридентные педицеллярии разнообразные: с узкими, более широкими и ложкообразными створками.

Зубы. Общая характеристика. Форма поперечного среза таврообразная. Киль высокий. Отношение высоты зуба к его ширине 1,00±0,03. В проксимальной части вдоль основания киля угол широко и плавно закруглен, поверхность ровная, слегка ребристая, без борозды и ячеистости. Адаксиальная поверхность латеральной части расположена под прямым или притупленным углом к килю. Угол наклона каринальных отростков вторичных зубных пластин к оси зуба 71,8°±1,7°. Каринальные отростки чаще прямые, иногда загибаются по направлению к оральной стороне дистальными концами.

Вторичные зубные пластины. Край внутреннего угла широко и плавно закруглен, за счет этого проксимальная часть пластины шире, чем у других видов. Латеральная часть ровная, равномерно сужается к концу. Длина каринальной стороны примерно равна длине базальной, а иногда и превышает ее. Наружный край каринального отростка ровный. Продольная складка выражена слабо.

Сравнение. От *S. droebachiensis* (O.F. Müller) *S. pallidus* отличается более светлой окраской панциря, более редким игольным покровом, более монолитными и широкими, с гладкой наружной поверхностью, ребрами первичных игл, гладкой закругленной поверхностью вдоль основания киля зубов, более широкими, с ровными краями, вторичными зубными пластинами. В Северной Атлантике достаточно часты случаи гибридизации *S. droebachiensis* с *S. pallidus* (Falk-Peterson, Lonning, 1983). Барьеры, препятствующие гибридизации за счет различий в сроках размножения двух этих видов, рассмотрены Р. Страсманом (Strathmann, 1981). От *S. polyacanthus* A. Agassiz et Clark отличается более светлой окраской панциря, более редким игольным покровом, более монолитными и широкими ребрами первичных игл, таврообразной формой поперечного среза зубов и строением вторичных зубных пластин, более мелкими, с перетяжкой в средней части, створками офицефальных педицеллярий и более короткой шейкой и длинным крючком створок глобиферных педицеллярий. От *S. intermedius* (A. Agassiz) отличается более светлой окраской панциря, более редким игольным покровом, расположением пар пор на амбулакральных пластинах, цветом и наличием перетяжки у створок офицефальных педицеллярий, более тонкой шейкой створок глобиферных педицеллярий, таврообразной формой среза зубов и строением вторичных зубных пластин.

Strongylocentrotus polyacanthus A. Agassiz et Clark, 1907 — Многоиглый морской еж

(цветная вкладка, рис. 3)

Strongylocentrotus polyacanthus: A. Agassiz, Clark, 1907: 123; Ikeda, 1940: 3, pl. 1 (2, 3); Mortensen, 1943: 223, pl. 25, fig. 1–3, pl. 60, fig. 11–13, 18, 23; Дьяконов, 1949: 63, рис. 97 В; Баранова, 1957: 219, рис. 12; 1962: 356; Jensen, 1974: 129, fig. 4, pl. 5 B-C, 7 F, 12 C, 19 C, D; Бажин, 1987: 15; 1989a: 72, рис. 4 (4), 5 В, 6 (1); 1995: 37–39.

Окраска. Цвет игл ярко-зеленый или салатный. Панцирь, суставные сумки игл, перистомальная мембрана темно-вишневая, у особей с глубины 25–40 м — ярко-бордовый. Створки педицеллярий бесцветные, реже зеленоватого оттенка. Среди типично окрашенных встречаются особи с белесыми, бордового оттенка первичными иглами.

Панцирь. Полусферический, до 90–125 мм в диаметре. Амбулакральных пор на пластинке 6, реже 5 пар, расположены одной косой дугой.

Иглы. Длина игл у особей, обитающих на прибойном мелководье, не превышает трети радиуса панциря, у особей из малоприбойных и глубоководных участков достигает двух третей радиуса панциря. Игольный покров густой, иглы крепкие. У особей диаметром панциря 50 мм количество игл в амбулакральном и интерамбулакральном ряду колеблется в пределах 30–32 и 18–20 соответственно. Количество ребер первичных игл на амбитусе 27–35, они более узкие и более часто сегментированные, наружная сторона выпуклая, ровная, с продольной штриховкой, шероховатая или совершенно гладкая.

Педицеллярии. Расположены не густо, представлены все три типа. Створки офицефальных педицеллярий крупнее, чем у других видов, треугольные, без выраженной перетяжки в средней части. Шейка створок глобиферных педицеллярий тонкая, длинная, крючок короткий. Тридентные педицеллярии с узкими и более широкими створками.

Зубы. Общая характеристика. Форма поперечного среза стреловидная, сильно уплощенная. Киль зуба низкий, латеральные части широкие. Отношение высоты зуба к его ширине 0,55±0,03. Угол в проксимальной части вдоль основания киля плавно закруглен, поверхность ровная, слегка ребристая. Адаксиальная поверхность латеральной части расположена под острым углом к плоскости киля. Угол наклона каринальных отростков вторичных зубных пластин на плоскости киля к оси зуба 38,0°±2,3°, они прямые, короче, чем у других видов, их длина составляет не более двух третей высоты киля.

Вторичные зубные пластины. Край внутреннего угла закруглен. Проксимальная часть узкая. Латеральная часть очень узкая и длинная, с ровными краями. Длина каринальной стороны больше половины длины основания. Каринальный отросток образует с латеральной частью более острый угол, по сравнению с таковыми других видов. Наружный край каринального отростка ровный. Продольная складка ярко выражена.

Сравнение. От близкого вида *S. pallidus* отличается окраской панциря, более густым игольным покровом, более узкими и чаще сегментированными ребрами игл, более крупными размерами створок офицефальных педицеллярий и отсутствием перетяжки в их средней части, более длинной шейкой и коротким крючком створок глобиферных педицеллярий, отсутствием ложкообразных створок тридентных педицеллярий, стреловидной, сильно уплощенной формой поперечного среза зубов, строением вторичных зубных пластин. От *S. droebachiensis* отличается окраской панциря, отсутствием зубчиков на наружной поверхности ребер первичных игл, более крупными, без перетяжки в средней части створками офицефальных педицеллярий, более длинной шейкой и коротким крючком створок глобиферных педицеллярий, стреловидной, сильно уплощенной формой поперечного среза зубов, строением вторичных зубных пластин. От *S. intermedius* отличается окраской панциря, отсутствием зубчиков на наружной поверхности ребер первичных игл, более крупными неокрашенными створками офицефальных педицеллярий, более длинной и тонкой шейкой и коротким крючком створок глобиферных педицеллярий, сильно уплощенной формой поперечного среза зубов, строением вторичных зубных пластин.

Strongylocentrotus intermedius (A. Agassiz, 1863) — Промежуточный (серый) морской еж

(цветная вкладка, рис. 4)

Strongylocentrotus pulchellus: A. Agassiz, Clark, 1907: 123; Дьяконов, 1938: 475; Mortensen, 1943: 229, pl. 25, fig. 4-11, pl. 59, fig. 6–9, 12; Дьяконов, 1949: 63; Баранова, 1957: 211, рис. 8; Дьяконов, 1958а: 264; 1958б: 352; Баранова, 1971: 252; Jensen, 1974: 125, fig. 3, pl. 3 E-H, 11 A-B, 17 E-F; Фадеев, Ивин, 1985: 118.

Strongylocentrotus intermedius: Дьяконов, 1938: 471; Ikeda, 1940: 1; Mortensen, 1943: 225, pl. 24, fig. 1–6, 13–14, pl. 25, fig. 12-14, pl. 60, fig. 2, 3, 8-10; Дьяконов, 1949: 63, рис. 98 C; 1958а: 264; 1958б: 351; Utinomi, 1960; Баранова, 1962: 356; 1971: 250; Jensen, 1974: 127, fig. 3, pl. 4 A-C, 6 D, 11 C-E, 18 A-D, 24 A; Левин, Бакулин, 1984: 1661; Фадеев, Ивин, 1985: 118; Бажин, 1995: 39–41.

Английский язык: Short-spined sea urchin; японский: Бафун-уни; корейский: Мальт-тонг-сон-ге, сэ-чи сонг-ге.

Окраска. Цвет игл очень разнообразный: темно-зеленый, красноватый, коричневый, сиреневый, молочно-белый, причем основания и кончики игл, первичные, вторичные и милиарные иглы часто окрашены в разные цвета. Панцирь, суставные сумки игл, перистомальная мембрана фиолетовые или фиолетово-серые, встречаются особи с красноватыми или зеленоватыми полосами вдоль рядов пластин. Створки педицеллярий на оральной стороне бесцветные, на аборальной часто бледно-сиреневые.

Панцирь. Полусферический, диаметр до 85 мм. Амбулакральных пор 5–6 пар на пластинке; расположены они, как правило, ступенчато, по 2–1–2 пары в каждой дуге.

Иглы. Типично иглы довольно короткие, длина не превышает трети радиуса панциря, но у особей с глубины более 20 м часто более длинные, достигают двух третей радиуса панциря, особенно первичные, которые сильно выступают над общим игольным покровом. Игольный покров очень густой, у особей с диаметром панциря 50 мм количество игл в амбулакральном и интерамбулакральном ряду колеблется в пределах 32–36 и 22–25, соответственно. Количество ребер у первичных игл на амбитусе 20–26. В проксимальной части иглы ребра монолитные, с наружной стороны уплощенные, с продольно расположенными зубчиками или бугорками, в проксимальной части иглы ребра округляются, зубчики, как правило, исчезают.

Педицеллярии. Все три типа педицеллярий представлены в равной степени. Створки офицефальных педицеллярий мелкие, округлые, без выраженной перетяжки в средней части. Шейка створок глобиферных педицеллярий короткая, толстая, крючок длинный. Створки тридентных педицеллярий разнообразные, встречаются узкие, более широкие, характерно наличие ложкообразных форм.

Зубы. Общая характеристика. Форма поперечного среза стреловидная. Киль невысокий, латеральные части относительно широкие. Отношение высоты зуба по килю к его ширине 0,73±0,01. Угол в проксимальной части вдоль основания киля плавно закруглен. Адаксиальная поверхность латеральной части расположена под острым углом к плоскости киля, дистально несколько выпуклая. Угол наклона каринальных отростков вторичных зубных пластин на плоскости киля к оси зуба 59,0°±1,9°.

Вторичные зубные пластины. Край внутреннего угла закруглен. Края латеральной части, как правило, с глубокими вырезками, особенно в дистальной части; реже волнистые или ровные. Каринальная сторона больше половины длины основания. Каринальный отросток слабо дугообразно изогнут к латеральной части, наружный край, как правило, волнистый. Продольная складка вдоль основания пластины ярко выражена.

Сравнение. От *S. pallidus* вид отличается более темной окраской панциря, расположением пар пор на амбулакральных пластинках, более густым игольным покровом, цветом и наличием перетяжки у створок офицефальных педицеллярий, более толстой шейкой створок глобиферных педицеллярий, стрелообразной формой среза зубов и строением вторичных зубных пластин. От *S. droebachiensis* отличается расположением пор на амбулакральных пластинах, более густым игольным покровом, цветом и отсутствием перетяжки у створок офицефальных педицеллярий, более толстой шейкой створок глобиферных педицеллярий, стрелообразной формой среза зубов и строением вторичных зубных пластин. От *S. polyacanthus* отличается окраской панциря, наличием зубчиков на наружной поверхности ребер первичных игл, более мелкими и окрашенными створками офицефальных педицеллярий, более короткой и толстой шейкой и длинным крючком створок глобиферных педицеллярий, слабо уплощенной формой поперечного среза зубов, строением вторичных зубных пластин. Различными специалистами исследовалась внутривидовая изменчивость и межвидовая дивергенция ядерной и митохондриальной ДНК у морских ежей *M. nudus* и *S. intermedius* (Брыков, Кухлевский, 1985; Brykov, Kukhlevskii, 1987, 1988; Manchenko, Yakovlev, 2001). Несмотря на генетические различия между этими двумя видами известны случаи гибридизации между *M nudus* и *S. intermedius* (Osanai, 1974). Описан случай резкой морфологической изменчивости *M. nudus*, делающий его внешне очень похожим на *S. intermedius* (Левин, 1983). Все основные морфологические показатели исследованной особи морского ежа (кроме размера игл) практически не отличаются от таковых для *M. nudus* соответствующего размера и не носят промежуточного характера, а соответствуют диапазону изменчивости этого вида. Основные отличия исследованной особи заключаются в размерах игл и связанных с ними структур — диаметр основания первичных игл в среднем в 1,6 раз, а длина игл — в 2,5 раза меньше,

чем у типичного *M. nudus*. Происхождение особей, уклоняющихся по внешним признакам, может быть следствием гибридизации — экспериментально получены гибриды при оплодотворении яйцеклеток *M. nudus* сперматозоидами *S. intermedius* (Мотавкин, Евдокимов, 1978).

Род *Mesocentrotus* Tatarenko et Poltaraus, 1993

Род *Mesocentrotus* отличается от *Strongylocentrotus* более длинными иглами (первичные иглы превышают половину длины панциря), большим числом ребер на первичных иглах (до 100), наличием поперечных игл в скелете плутеуса 1-й стадии развития, наличием вторичных базальных игл у плутеуса 2-й стадии.

Род состоит из двух видов: *M. franciscanus* (Agassiz, 1863) (типовой) и *M. nudus* (A. Agassiz, 1863)

Mesocentrotus nudus (A. Agassiz, 1863) — Невооруженный (черный) морской еж

(цветная вкладка, рис. 5)

Toxocidaris nuda — A. Agassiz, 1863: 356.

Strongylocentrotus nudus — A. Agassiz, 1972–74: 165, 448, Pl. XXIV. 26-30; A.Agassiz, Clark, 1907: 121; Дьяконов, 1938: 49; Ikeda, 1940: 2, pl. 1 (4); Mortensen, 1943: 232, pl. 26, fig. 9–11, pl. 27, fig. 1–4, 6, pl. 61, fig. 1–3, 8, 9, 13; Дьяконов, 1949: 64; Fuji, 1960: 43; Utinomi, 1960: 343, pl. 39 (13–14); Баранова, 1971: 249; Jensen, 1974: 132, fig. 6, pl. 5 D, 13 A-B, 20 C-F; Фадеев, Ивин, 1985: 116; Shigei Michio, 1986: 94, pl. 22 (3, 4), 81 (5, 6), 82 (1–5); Бажин, 1995: 41–43.

Strongylocentrotus tuberculatus: A. Agassiz, Clark, 1907: 122.

Mesocentrotus nudus: Татаренко, Полторацус, 1993: 67, 68, 70, рис. 2 в.

Английский язык: Northern sea urchin; японский: Мурасаки-уни; корейский: Пун-хонг-сон-гке; китайский: Гуанцзицю хайдань.

Окраска. Иглы темно-зеленые, покрыты плотным слоем темного коричнево-красного, почти черного пигмента. Такой же цвет имеет панцирь, суставные сумки игл и перистомальная мембрана, с оральной стороны пигмент несколько светлее. Створки педицеллярий на аборальной стороне зеленоватые или бесцветные, на оральной бледно-сиреневые.

Панцирь. Полусферический, до 95 мм в диаметре. У особей диаметром 50 мм количество пластин в амбулакральном и интерамбулакральном ряду колеблется в пределах 19–21 и 11–13, соответственно. Амбулакральных пор на пластинке 6–7 пар, расположены одной косой дугой.

Иглы. Игольный покров относительно густой. Иглы крепкие, очень длинные, первичные примерно равны по длине радиусу панциря. Количество ребер первичных игл на амбитусе 40–54. Ребра узкие, часто сегментированные, наружная поверхность выпуклая, с продольно расположенными зубчиками или бугорками.

Педицеллярии. Хорошо представлены только офицефальные и тридентные педицеллярии, глобиферные встречаются редко, чаще отсутствуют. Офицефальные педицеллярии двух типов: «тридентообразные», с тонкими створками, имеющими узкий апофиз, широкую базальную часть, округлую лопасть и ярко выраженную перетяжку в средней части, и обычные, подобные таковым *S. pallidus* и *S. droebachiensis.* Шейка глобиферных педицеллярий тонкая, длинная, крючок короткий.

Зубы. Общая характеристика. Форма поперечного среза стреловидная. Киль невысокий, латеральные части относительно широкие. Отношение высоты зуба по килю к его ширине 0,71±0,02. Угол в проксимальной части вдоль основания киля плавно закруглен. Адаксиальная поверхность латеральной части расположена под острым углом к плоскости киля, дистально несколько выпуклая. Угол наклона каринальных отростков вторичных зубных пластин на плоскости киля к оси зуба 49,2°±1,9°.

Вторичные зубные пластины. Край внутреннего угла ровный, как правило, закруглен. Латеральная часть довольно узкая и длинная, с длинными глубокими вырезками, особенно дистально. Длина каринальной стороны больше половины длины основания, каринальный отросток слабо изогнут к латеральной части пластины. Наружный край каринального отростка ровный. Продольная складка вдоль основания киля ярко выражена.

Сравнение. От видов рода *Strongylocentrotus* отличается, кроме морфологии игл и плутеусов, окраской игл, наличием «тридентообразных» офицефальных педицеллярий. От *S. intermedius*

отличается также меньшим количеством пластин в рядах и, соответственно, более редким игольным покровом, расположением пар пор, строением вторичных зубных пластин. От *S. pallidus* и *S. droebachiensis* отличается стреловидной формой поперечного среза зубов, строением вторичных зубных пластин. От *S. polyacanthus* отличается строением офицефальных педицеллярий, менее уплощенной формой поперечного среза зуба и строением вторичных зубных пластин.

Род *Pseudocentrotus* Mortensen, 1903

Единственный вид *P. depressus* (A. Agassiz, 1863). Род сходен со *Strongylocentrotus* полипоровой структурой амбулакров (6–7 парных пор в каждой арке за исключением адоральной части амбулакров). Основные отличия выражены в форме глобиферных педицеллярий, спикул, жаберных щелей и скелета плутеуса.

Pseudocentrotus depressus (A. Agassiz, 1863) — Низкий морской еж

(цветная вкладка, рис. 6)

Toxocidaris depressa — A. Agassiz, 1863: 356.

Strongylocentrotus depressus — A. Agassiz, 1872–74: 162, 440.

Pseudocentrotus depressus — Mortensen, 1903: 121, 137, Pl. XXI.8, 9, 14, 15; Mortensen 1943b: 541, Pls. XXVI. 1–2; XXXIV. 1; XXXIX. 5; XLIV. 2–5; LVI. 4,5, 13, 14, 18–26; Shigei, 1986; Matsuoka, 1987: 339; Татаренко, Полтараус, 1993: 66, 67, 68, рис. 2г, 3б, в; Раков, Табунков, 2001: 456.

Окраска. Мелкие иглы имеют зеленоватую окраску, тогда как крупные — светло-коричневые. Только у концов обломанных игл окраска становится темно-коричневой. Таким образом, общая окраска морского ежа неоднородная, в основном светло-коричневая. Мадрепоровая пластинка окрашена в темно-коричневый цвет.

Панцирь. Отношение высоты панциря к его диаметру около 0,45. Этим он заметно отличается от морских ежей родов *Strongylocentrotus* и *Mesocentrotus*, отношение высоты к диаметру панциря у которых обычно больше 0,5, т. е. они имеют более высокий панцирь. У этого морского ежа панцирь снизу сильно уплощен, а сверху имеет слабо выпуклую поверхность, так что в профиль он имеет овально-пирамидальную форму.

Иглы. Наиболее характерными у *P. depressus* являются иглы: по экватору панциря они очень длинные, и их размер резко уменьшается по направлению к макушке. Длина игл «экваториального» ряда достигает 36 мм, при толщине у основания 2,3 мм. В следующем ряду иглы по длине почти не отличаются от игл «экваториального» ряда. За счет этого еж выглядит крупным и сильно уплощенным. Иглы следующих нескольких рядов имеют меньшую длину (15–20 мм) и толщину (1,2–1,3 мм). С нижней стороны такие иглы покрывают панцирь вплоть до перистома. С верхней стороны панциря, от экватора к апикальному полю, длина таких игл уменьшается до 7,5–10 мм. Однако в районе макушки резке возрастает количество мелких игл другого типа длиной 4–6 мм (Раков, Табунков, 2001).

Зубы. До недавнего времени *P. depressus* входил в семейство Toxopneustidae (Mortensen, 1943). Основные морфологические отличия зубных пластинок стронгилоцентротид от токсопнеустидного типа заключаются в форме каринального отростка, а также в соотношении длин этого отростка к латеральной части пластинки. У стронгилоцентротид каринальный отросток обычно составляет 0,5 или чуть больше от длины латеральной стороны, в то время как длина каринального отростка Toxopneustidae обычно превышает ее. *P. depressus* имеет зубные пластинки обоих типов (Татаренко, Полтараус, 1993, рис. 3б, в).

Сравнение. От других представителей семейства отличается структурой глобиферных педицеллярий, формой спикул, наличием жаберных щелей и корзинкообразным строением скелета плутеуса.

ГЛАВА 2. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

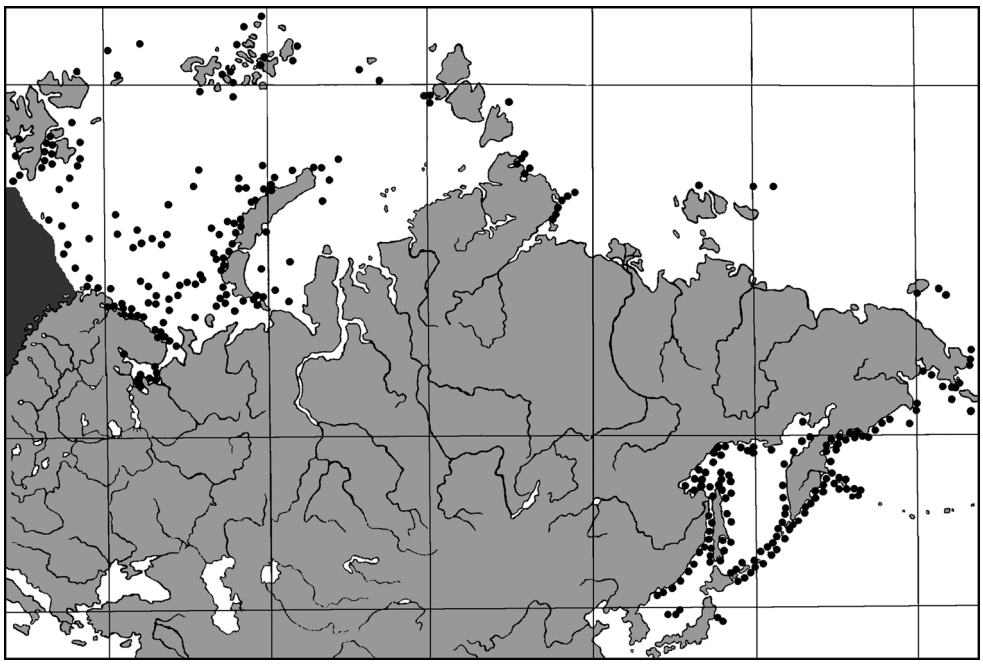
2.1. Распространение отдельных видов

2.1.1. *Strongylocentrotus pallidus*

S. pallidus имеет самый широкий ареал среди других видов и встречается в акваториях арктических и дальневосточных морей почти повсеместно, исключая приустьевые участки крупных рек и водоемы эстуарного типа (рис. 2.1.1). Наиболее часто встречается в районах о. Шпицберген, Земли Франца-Иосифа, Новой Земли, в Баренцевом, Беринговом, Охотском морях, вдоль Восточной Камчатки, Командорских и Курильских о-вов, в северной части Японского моря. Реже встречается в Белом море, причем, по ранее не разобранным коллекциям ЗИН РАН, он впервые обнаружен в Двинском заливе. Довольно слабо представлен в районах Карского, Восточно-Сибирского, Чукотского, моря Лаптевых и в южной части Японского моря.

В евразийской части арктического бассейна северную границу распространения вида можно обозначить в пределах 82° с. ш. в западной части и 76–80° с. ш., в восточной — *S. pallidus* является холодноводным видом, поэтому, очевидно, дальнейшему его проникновению на север препятствует не низкая температура воды (которая, в общем, мало меняется в пределах Ледовитого океана), а резкое — до 3–4 тыс. м — увеличение глубины по направлению к полюсу. Таким образом, северную границу ареала вида можно с достаточной вероятностью провести вдоль края материкового шельфа Ледовитого океана. Не исключено, тем не менее, что при более тщательном исследовании восточной части этого океана будет обнаружено проникновение вида севернее, вдоль хребтов Ломоносова и Менделеева.

Характер распределения вида в азиатском секторе Арктики носит более прерывистый характер, чем в других районах ареала, что объясняется неблагоприятным воздействием стока сибирских рек, опресняющих значительные прибрежные акватории мелководных арктических морей



• места обнаружения (обработка собственных сборов и коллекционных материалов)
● по литературным данным

Рис. 2.1.1. Географическое распространение *Strongylocentrotus pallidus*

до дна (Добровольский, Залогин, 1982). Как следствие, обитание вида здесь приурочено к более удаленным от материкового побережья районам: Северная Земля, п-ов Таймыр, о-ва Анжу, о. Врангеля. Этот факт также отмечают в своей работе А.В. Смирнов и И.С. Смирнов (1990).

Южная граница распространения вида находится в районах Японского моря и тихоокеанского побережья Японии в пределах 38° с. ш. (Бажин, 1995). Это согласуется с выводами других авторов (McCaley, Carey, 1967; Jensen, 1974). Однако М. Йенсен, противореча себе, в той же работе приводит данные о находке двух экземпляров вида из района Нагасаки (32°40’ с. ш.), что маловероятно и оставляет эту информацию без комментариев.

В Японском море наиболее часто вид обнаруживают в Татарском проливе и вдоль северо-западных берегов, подверженных воздействию холодного Приморского течения. Гораздо реже он встречается вдоль северо-западных берегов Японии, омываемых теплым Цусимским течением. В южной части моря, на широте 38–39°, центральная ветвь Цусимского течения, встречаясь с Приморским, поворачивает на восток, а небольшой поток отделяется на запад и переходит в противотечение вдоль берегов Кореи (Добровольский, Залогин, 1982), как бы отсекая от моря его более прогретую юго-восточную часть. Со стороны тихоокеанского побережья Японии на этих же широтах (около 37–39°) находится зона северного полярного фронта. Здесь встречаются субполярное течение Ойясио, субтропическое Куросио и трансформированное в Японском море субтропическое Сангарское течение. При этом, как и в Японском море, к югу толщина теплых потоков увеличивается, прогревая глубины от 200–300 до 400–600 м в течение года до 9–16 °С (Тихий океан..., 1981; Добровольский, Залогин, 1982). Несомненно, что именно увеличивающееся влияние субтропических течений на глубинные зоны, создающее там неблагоприятный термический режим для холодолюбивого *S. pallidus*, ограничивает его дальнейшее распространение на юг.

Таким образом, криофильные черты *S. pallidus* благоприятствуют его широкому распространению в арктических морях. С другой стороны, способность вида к заселению зоны нижней сублиторали и верхней батиали, характеризующиеся невысокими, с малым диапазоном изменчивости температурами и соленостью воды в арктических и бореальных морях, дает ему возможность проникновения в более южные акватории по сравнению с другими, даже менее холодолюбивыми, но мелководными видами.

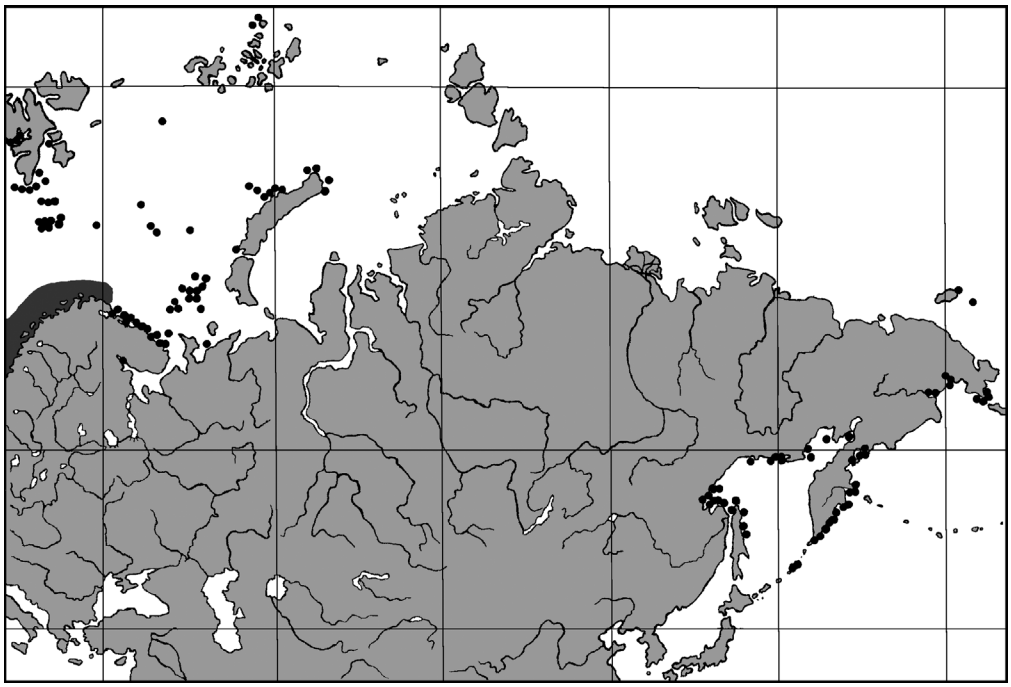
2.1.2. *Strongylocentrotus droebachiensis*

Результаты наших исследований показали, что граница евразийской части ареала вида отличается от общепринятых представлений. Так, в арктических морях зона распространения этого вида уже, чем известно из литературы (Шорыгин, 1926; Mortensen, 1943; Дьяконов, 1946; Баранова, 1957; Jensen, 1974), что первоначально было связано с ошибками в определении, а позже — с цитированием неправильных выводов другими авторами. Наиболее широко вид распространен в Баренцевом море, чаще встречаясь в его южных и юго-западных частях (рис. 2.1.2). Вопреки устоявшемуся мнению о массовом заселении этим видом Белого моря (Шорыгин, 1926, 1928, 1948; Дьяконов, 1946; Кудерский, 1963; Кауфман, 1977; Наумов, Оленев, 1981; Голиков, Скарлато, Табунков, 1985; Голиков и др., 1985а; и др.), при переопределении коллекций было обнаружено лишь три экземпляра *S. droebachiensis* из Кандалакшского залива, а основу коллекций из Белого моря составляли представители *S. pallidus*. Аналогичная картина была обнаружена и в сибирских морях: в Карском море вид встречался лишь возле северной оконечности Новой Земли, а в море Лаптевых и Восточно-Сибирском море он не обнаружен. Из Чукотского моря также известны лишь две находки вида возле о. Врангеля.

В Северо-Западной Пацифике, как отмечено выше, его поселения приурочены к закрытым бухтам и другим участкам побережья с более континентальным гидрологическим режимом. Он встречается в б. Провидения, зал. Лаврентия, зал. Креста, далее, вдоль берегов Берингова моря, он впервые обнаружен в б. Анадыря, в Корфо-Карагинском районе (зал. Корфа, о. Верхотурова, б. Оссора, пролив Литке). Южнее, как отмечено и в литературе (Баранова, 1957; Jensen, 1974), он обитает вдоль побережья Восточной Камчатки, от м. Африка до м. Лопатка, локализуясь в основном по бухтам. Те же авторы и А. Агассис и Л. Кларк (A. Agassiz, Clark, 1907) ошибочно указывают на широкое распространение вида на Командорских и Курильских о-вах, тогда как лишь на Курильской гряде найдены три его локальных поселения: возле о. Шумшу, в б. Кратерной

(о. Янкича) и в б. Броутона (о. Симушир), а на Командорах вид не обнаружен. В Охотском море распространен в наиболее изрезанных участках западного побережья: в Пенжинской, Гижигинской, Ямской, Тауйской, Ейринейской губе, в Шантарском районе, в Сахалинском заливе и т. д. Вдоль северо-восточного берега Сахалина он опускается на юг лишь до Луньского залива. Все образцы из коллекций, собранные южнее Луньского залива и о. Симушир (из районов Японского моря и с берегов Кореи), на которые ссылались многие авторы (Дьяконов, 1938, 1952; Поганкин, 1952; Mortensen, 1943; Баранова, 1957; Jensen, 1974), в действительности оказались представителями других видов. Сопоставляя карту местонахождения вида со схемой течений в Баренцевом море (Зенкевич, 1951; Добровольский, Залогин, 1982), можно заметить, что районы локализации массовых поселений вида (Мурманское побережье, Северо-Канинское и Гусиное плато, Шпицбергенско-Медвежинское мелководье, Западно-Новоземельское прибрежье) находятся под влиянием теплого Нордкапского течения, причем по мере ослабевания влияния атлантических вод к северо-востоку частота находок снижается. Восточнее вид обнаружен лишь возле северной оконечности Новой Земли, на границе Баренцева и Карского морей, где отепляющее воздействие атлантических вод значительно ослабевает. Северная граница распространения вида в евроазиатском регионе Арктики находится у северной оконечности Земли Франца-Иосифа, что, очевидно, связано с проникновением сюда ветви Гольфстрима, огибающей с северо-запада о. Шпицберген. Учитывая стеногалинные черты, присущие баренцевоморской популяции вида, можно объяснить его отсутствие или редкую встречаемость, согласно сборам М. Йенсен (Jensen, 1974), в районе между о-вами Колгуев и Вайгач, который находится под влиянием опресняющего стока Печоры (до 25–29‰) (Добровольский, Залогин, 1982). Находки *S. droebachiensis* в Белом море лишь в нижней сублиторали Кандалакшского залива и в Воронке, которые наименее подвержены опреснению (Шорыгин, 1926), говорят в пользу такого объяснения.

По-видимому, именно суровый арктический гидрологический режим и мощное опресняющее воздействие стока крупных рек в прибрежье обусловливают отсутствие вида на большей части акватории сибирских морей. Лишь в районе о. Врангеля, находящегося в зоне воздействия ветвей отепляющего беринговоморского течения, создаются условия для существования отдельных особей. Поскольку основной поток этого течения проходит на северо-восток Чукотского моря, можно ожидать более частых находок вида вдоль побережья Аляски.



• места обнаружения (обработка собственных сборов и коллекционных материалов)
● по литературным данным

Рис. 2.1.2. Географическое распространение *Strongylocentrotus droebachiensis*

Распределение северо-западно-тихоокеанской популяции вида, аутэкология которого носит «бухтовые» черты, целиком обусловлено наличием соответствующих биотопов и их расположением. Следует отметить, что подобная закономерность наблюдается и на Алеутской гряде: вдоль открытых островов вид найден лишь в бухте Датч-Харбор (о. Уналашка). Можно предположить, что сходный характер в распределении вида будет обнаружен и на северо-западном побережье Северной Америки, изобилующем бухтами и заливами.

Наиболее широкого распространения вид достигает в прибрежье материковой части Охотского моря, гидрологический режим которого носит черты континентального водоема — большие сезонные вариации температуры и солености в поверхностном слое по сравнению с океаническим режимом. Он не обнаружен вдоль побережья Западной Камчатки, что обусловлено широким распространением в верхней сублиторали неблагоприятных песчаных или илистых грунтов и мощным влиянием ветви Ойясио, определяющим более океанические черты гидрологии в этом районе.

Естественной преградой для проникновения на юг вдоль азиатского берега, по-видимому, служит подпор сильно распресненных вод Амурского лимана. В соответствии с температурными условиями, которые не выходят за пределы оптимума вида, теоретически вполне вероятно его проникновение вдоль Восточного Сахалина и Курильской гряды южнее Луньского залива и о. Симушир, по крайней мере до м. Терпения и о. Итуруп, но отсутствие соответствующих рефугиумов в виде закрытых бухт, по-видимому, исключает такую возможность.

По мнению М. Йенсен (Jensen, 1974), вид обитает на всем протяжении северных берегов американского континента, что, однако, весьма сомнительно. Характер гидрологических условий в море Бофорта и западной части Канадского архипелага носит ярко выраженные арктические черты. Температура поверхностной (до 100 м) водной массы здесь всегда ниже точки замерзания (от –1,7 °С до –1,4 °С), а относительно теплые атлантические воды (лишь чуть выше 0 °С) находятся на глубине 200–700 м (Океанографическая энциклопедия, 1974). И хотя соленость воды здесь колеблется незначительно и благоприятна для вида, температурный режим еще более суровый, чем в море Лаптевых и Восточно-Сибирском море, где вид не обнаружен. Поэтому с большой долей вероятности можно предположить в американском секторе Арктики, как и в районе сибирских морей, существование разрыва ареала, препятствующего обмену генетическим материалом между тихоокеанской и атлантической популяциями вида. В любом случае, уже на основании наличия разрыва ареала большой протяженности в районе сибирских морей этот вид, в противовес общепринятому мнению, нельзя считать циркумполярным.

2.1.3. *Strongylocentrotus polyacanthus*

Согласно мнению З.И. Барановой (1957), процитированному позже М. Йенсен (Jensen, 1974), крайними северными точками распространения вида являются бухты Лаврентия, Ткачен и Провидения (определен ею как *S. polyacanthus apicimagis*). Однако критический пересмотр коллекций, с которыми работала З.И. Баранова, показал, что все сборы севернее о. Карагинского относятся к *S. droebachiensis*. Тем не менее, основываясь на находках возле б. Провидения, сделанных экспедицией Зоологического института АН СССР уже в 1976 г., именно этот район может считаться северной границей ареала вида (рис. 2.1.3). Южнее вид впервые обнаружен вдоль Корякского побережья Берингова моря, от б. Дежнева до м. Олюторского (Бажин, 1995). Далее он найден на о. Карагинском и от м. Сивучего вдоль Восточной Камчатки, Командорских и Курильских о-вов до северных берегов о. Хоккайдо, что, в основном, совпадает с представлениями З.И. Барановой. В Охотском море впервые обнаружен в зал. Камбальном (Западная Камчатка), на о. Матыкиль (зал. Шелихова) и в зал. Терпения (о. Сахалин).

Стенобионтность вида и предпочтительное заселение им участков с океаническим водным режимом логично объясняет его отсутствие во внутренних акваториях Анадырского залива, Корфо-Карагинского района и на большей части материкового побережья Охотского моря, где температура поверхностных прибрежных вод летом достигает 13–18 °С, а соленость падает до 30‰ и ниже (Океаническая энциклопедия, 1974). С другой стороны, широкому распространению вида в Курило-Камчатском районе, по-видимому, способствуют более стабильные температурные (от 1 до 3–9 °С в большую часть года) и соленостные (около 33–34‰) условия течений Ойясио и

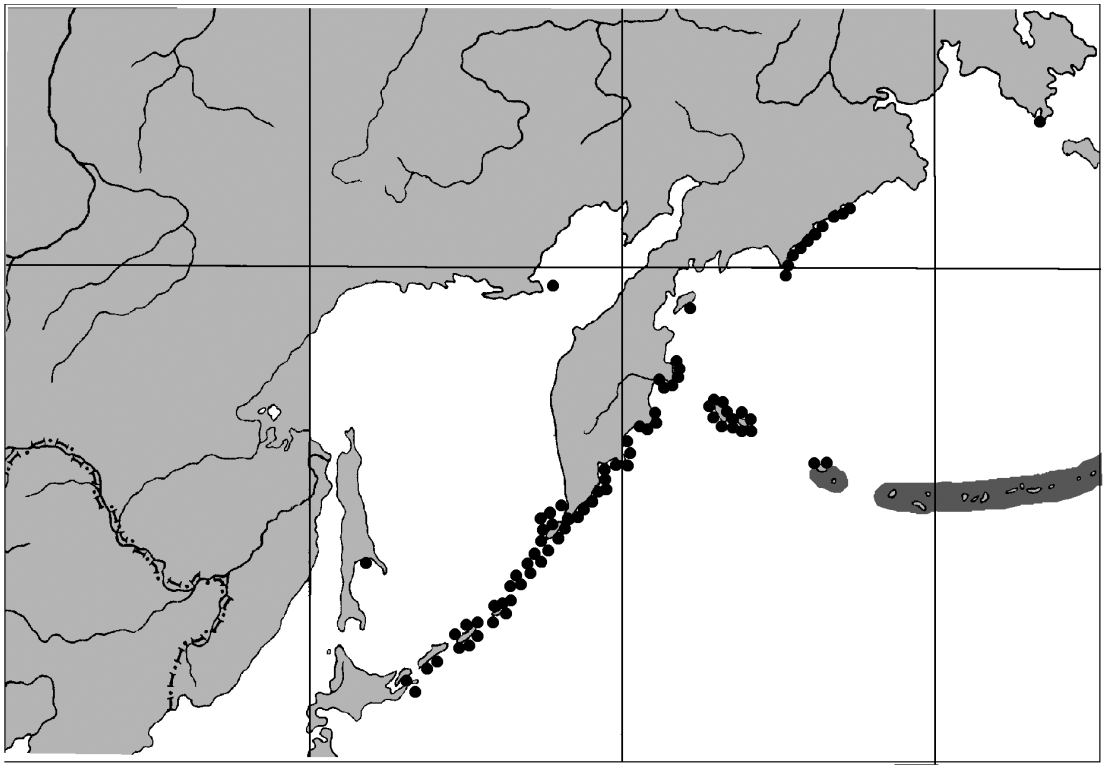
Камчатского. Ветвь последнего течения, заходя через 4-й Курильский пролив в Охотское море, проходит вдоль Западной Камчатки в залив Шелихова, и своим влиянием, по-видимому, обусловливает появление в этом районе отдельных поселений вида.

Естественной преградой для проникновения вида в Арктику, скорее всего, являются холодные воды Чукотского моря и опресненные до 26,8‰ (Добровольский, Залогин, 1982) стоком реки Юкон воды Берингова пролива. Положение южной границы распределения явно обусловлено неблагоприятным влиянием теплых течений Куросио и Соя, которые, встречаясь с холодным Ойясио, выклиниваются в районе стыка Малой Курильской гряды и Японского архипелага, что приводит к прогреву поверхностного слоя до 16–19 °С (Бобровский и др., 1977; Добровольский, Залогин, 1982). Характерно, что на южной оконечности Курильской гряды основные находки вида приурочены к тихоокеанской стороне островов (о. Кунашир, о. Итуруп). Отсутствие его с охотоморской стороны вполне объяснимо отепляющим влиянием ветви Соя, противоположным по направлению течению Ойясио, в результате чего температура охотоморской воды в этом районе всегда на 1–3 °С выше тихоокеанской (Атлас температуры..., 1976).

2.1.4. *Strongylocentrotus intermedius*

Существовавшие до сих пор неясности в идентификации *S. intermedius* не позволяли представить область его распространения в морях России. Считалось, что *S. pulchellus* (в действительности младший синоним *S. intermedius*) распространен на север по Охотскому морю и до берегов Восточной Камчатки (Баранова, 1957, 1962, 1971; Дьяконов, 1958а, 1958б; Jensen, 1974; Фадеев, 1985), тогда как распространение *S. intermedius* ограничивалось центральными и южными частями Японского моря (от зал. Посьета до Южного Сахалина), районом Южных Курильских о-вов и берегами Японии (Дьяконов, 1958а, 1958б; Utinomi, 1960; Баранова, 1971; Jensen, 1974; Фадеев, 1985). Переопределение коллекций показало, что существующий ареал вида имеет несколько иную форму.

На север он проникает до Татарского пролива, зал. Терпения (Восточный Сахалин) и до островов Итуруп и Уруп, где проходит граница его массового распространения (рис. 2.1.4), т. е. дальше, чем известно из литературы по *S. intermedius,* и ближе, чем по *S. pulchellus*. Все экземпля-



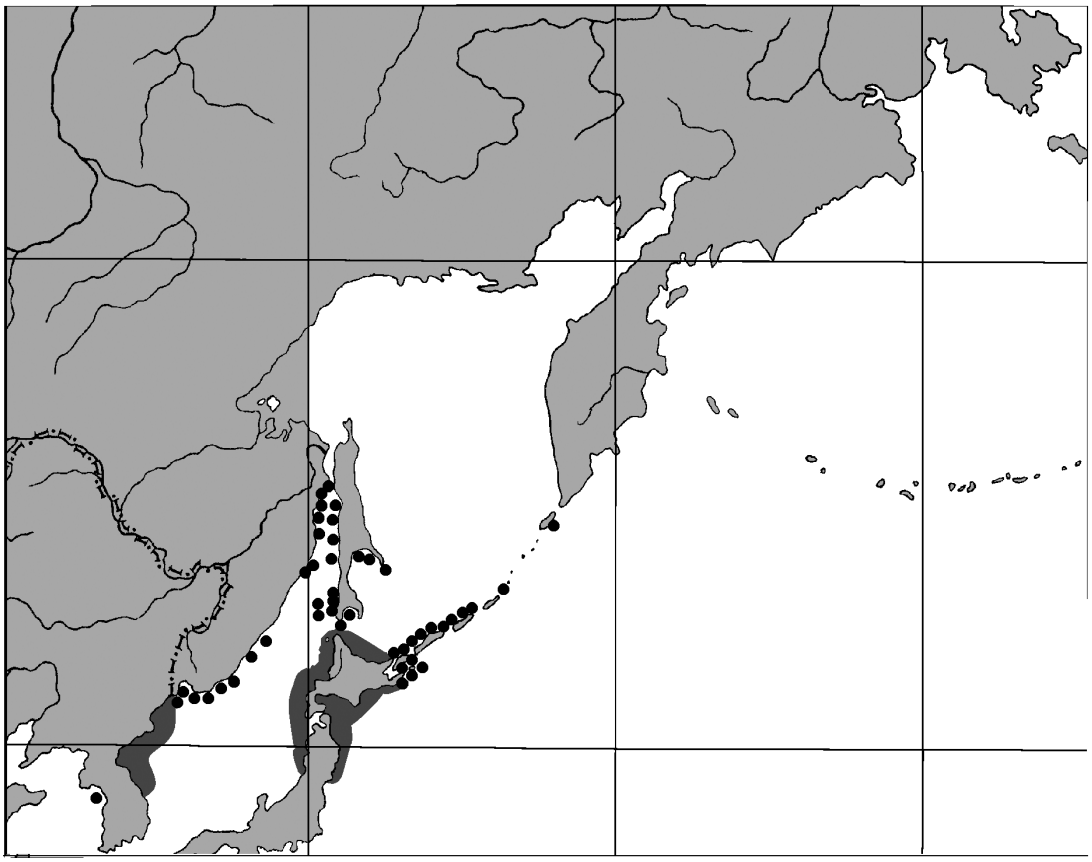
• места обнаружения (обработка собственных сборов и коллекционных материалов)
● по литературным данным

Рис. 2.1.3. Географическое распространение *Strongylocentrotus polyacanthus*

ры, определенные другими авторами как *S. pulchellus* из районов севернее этих точек, в действительности оказались представителями других видов. Тем не менее, отдельные особи *S. intermedius*, по-видимому, способны проникать вдоль Курильской гряды севернее острова Уруп. В незначительных количествах они обнаружены на о-вах Черные Братья и Симушир В.И. Лукиным (1979), хотя имеются сомнения по поводу достоверности его определения вида. В коллекции ЗИН РАН обнаружены ранее не зарегистрированные находки этого вида из районов островов Кетой и Парамушир, которые, однако, вряд ли следует считать закономерными ввиду их исключительности при хорошей изученности данных районов.

Вид широко распространен по западному берегу Сахалина, в зал. Анива, на о. Монерон, Южных Курильских о-вах и по побережью Приморья. Согласно литературным источникам, южнее вид встречается вдоль северных берегов Японии (Utinomi, 1960) до Онагавы по тихоокеанскому побережью и до Сионая по япономорскому (между 38° и 39° с. ш.) (Ikeda, 1940).

Судя по схожести южных границ, распространение вида на юг лимитирует та же система субтропических течений, что и *S. pallidus*. Разница может заключаться в том, что на распространение более мелководного и теплолюбивого *S. intermedius* оказывают негативное влияние именно поверхностные слои Цусимского течения в южной и юго-восточной части Японского моря и Куросио с тихоокеанской стороны Японии, прогретые до превышающих оптимальные для вида температур (8–14 °С зимой и 24–27 °С летом) (Атлас..., 1983; Добровольский, Залогин, 1982). Если по указанным литературным источникам проследить прохождение летней изотермы 22 °С, которая возле азиатского берега круто поворачивает на юг под влиянием прохладных струй Приморского течения, можно предположить проникновение вида вдоль берегов континента южнее, чем со стороны Японских островов, возможно до 36° с. ш. В фондах коллекции ЗИН РАН были обнаружены сборы А.А. Бунге из Желтого моря (район Инчхонь), ранее не занесенные в каталог. Находка вида в этом удаленном от южной границы ареала районе, имеющем к тому же чисто



• места обнаружения (обработка собственных сборов и коллекционных материалов)
● по литературным данным

Рис. 2.1.4. Географическое распространение *Strongylocentrotus intermedius*

субтропический гидрологический режим, не укладывается в схему его распространения и ставит под сомнение достоверность этикетирования образца.

На Южных Курильских о-вах, как и в районе Татарского пролива, благодаря схожести термических режимов *S. intermedius* в верхней сублиторали доминирует среди других видов. С продвижением на север и постепенным понижением температуры воды количество находок вида снижается. Эта тенденция более выражена с тихоокеанской стороны гряды, где увеличивается влияние Ойясио: на о. Итуруп соотношение количества находок на тихоокеанском побережье к таковым на охотоморском составляет 1/3, а на о. Уруп, расположенном севернее, находки известны лишь с охотоморской стороны.

В сборах с о-вов Черные Братья и Симушир *S. intermedius* не оказалось, нахождение особей вида в этом районе известно только по сведениям В.И. Лукина (1979). Нечеткость этикеток, сопровождавших оба экземпляра с о-вов Кетой и Парамушир, оставляют под вопросом точную локализацию северной границы ареала вида в этом районе. Тем не менее, теоретически вероятность массового проникновения вида через пролив Фриза и тем более через пролив Буссоль, несущих холодные воды Охотского моря, в область «холодных пятен» в средней части гряды (4–6 °С) (Лукин, 1979; Атлас..., 1968), весьма незначительна.

2.1.5. *Mesocentrotus nudus*

Основной район обитания в пределах России — побережье Центрального Приморья (зал. Петра Великого). На север вид распространен не до о. Петрова, как считают А.М. Дьяконов (1938) и З.И. Баранова (1971), а дальше: северная граница проникновения вида в восточной части Японского моря проходит в районе о. Монерон, а на побережье Западного Сахалина — в районе между б. Охотомари и пос. Антоново (рис. 2.1.5). При этом на о. Монерон вид представлен в массовых количествах, а на побережье Сахалина лишь единично. Это следует и из литературных источников (Фадеев, Ивин, 1985; Голиков, Скарлато, Табунков, 1985), хотя более ранние экспедиции ЗИН АН СССР, работавшие на Юго-Западном Сахалине, не зафиксировали присутствие вида в районах пос. Антоново и о. Монерон (Дьяконов, 1958а, 1958б). Это свидетельствует о неустойчивости положения северной границы ареала во времени. Данные экспедиции ТИНРО (В.А. Павлючков, перс. сообщение) свидетельствуют, что самой северной точкой нахождения *M. nudus* вдоль побережья Северного Приморья является зал. Рында (м. Асташева, 44°46’ с. ш.), а границей его массового распространения — район реки Миноградовки (43°15’ с. ш.). Примерно в этом же районе (м. Красный – зал. Ольга, 43,5–44° с. ш.) проводят северную границу распространения вида В.И. Фадеев и В.В. Ивин (1985).

Согласно сборам, имеющимся в нашем распоряжении, вид не обитает вдоль южного и восточного побережья о. Сахалин, однако А. Агассис и Л. Кларк (A. Agassiz, Clark, 1907) указывают единичную находку вида у м. Тонин (м. Свободный) на глубине 80 м. По данным В.И. Лукина (1988), он встречается на охотоморском и тихоокеанском прибрежии Южных Курильских островов.

Южнее, согласно литературным данным, вид обитает вдоль берегов Японии, Кореи и в Желтом море (Дьяконов, 1938; Utinomi, 1960; Баранова, 1971; Jensen, 1974; Фадеев, Ивин, 1985; Shigei Michio, 1986). При этом вдоль тихоокеанского побережья Японии он встречается от Хакодате (о. Хоккайдо) до зал. Сагами (о. Хонсю), тогда как вдоль япономорских берегов он опускается до о-вов Цусима и проникает в Желтое море, что подтверждается наличием экземпляра, добытого в районе Порт-Артура (Луйшунь, Северный Китай) в фондах коллекции ЗИН РАН.

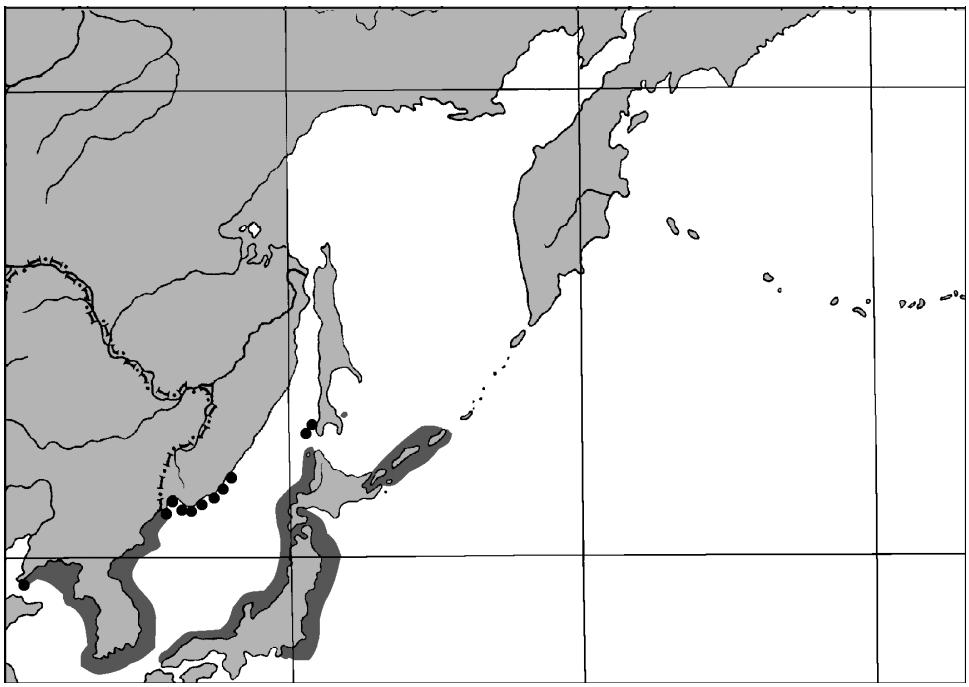
Сопоставляя форму ареала *M. nudus* со схемой течений вокруг Японского архипелага и вдоль побережья Азии, можно сделать вывод, что область обитания этого субтропическо-низкобореального вида определяется зонами влияния теплых течений Цусимского и Куросио. Основная ветвь Цусимского течения проходит вдоль западных берегов Японии и по мере продвижения на север в конечном итоге выклинивается в северо-восточной части моря в районе 46–48° с. ш. (Добровольский, Залогин, 1982), определяя северную границу распространения вида в районе о. Монерон и юго-западной оконечности Сахалина. К аналогичному мнению приходит В.И. Фадеев (1985). В северо-западной части моря, вдоль берегов Приморья, господствует более холодное Приморское течение, поэтому минимально приемлемый для вида летний прогрев воды в прибрежье до 14–19 °С достигается южнее района 43–44° с. ш. Следует отметить, что небольшая глубина за-

легания термоклина в этом районе (Фадеев, 1980; Добровольский, Залогин, 1982) в результате штормовых нагонов может приводить к резкому понижению поверхностной температуры (Фадеев, 1980), что неблагоприятно для теплолюбивого *M. nudus*. Изменение положения границы распространения вида в разные годы в этом районе, очевидно, определяется варьированием силы господствующих течений, обусловливающий его термический режим.

Авторитетность авторов находки особи *M. nudus* возле юго-восточного побережья Сахалина (A. Agassiz, Clark, 1907) не позволяет сомневаться в правильности таксономического определения, тем не менее обитание вида в этом районе Охотского моря, где температура воды на глубине 80 м не поднимается выше 2–4 °С, вряд ли следует считать закономерным явлением. Обитание *M. nudus* в районе прибрежий Южных Курил В.И. Лукин (1988) связывает с влиянием на этот район теплого течения Соя.

С тихоокеанской стороны Японии зона распространения вида расположена в области взаимодействия субтропических и субполярных вод. С северной стороны, в районе о. Хоккайдо, располагается фронт холодного течения Ойясио (температура поверхностного слоя 16–19 °С). К югу находится фронт Куросио, и температура воды постепенно увеличивается до 26–27 °С (Тихий океан.., 1981). *M. nudus*, как более теплолюбивый вид, опускается на юг не до 38–39° с. ш., как *S. intermedius*, а до 35° с. ш., где береговая линия о. Хонсю резко поворачивает на запад и направление струй Куросио становится почти перпендикулярным побережью, создавая там неблагоприятный для вида чисто субтропический температурный режим. Термические условия юго-западного побережья Японского моря благоприятствуют широкому распространению вида вдоль Кореи, чего нельзя сказать о юго-восточной части моря: температура воды там, как правило, выше на 2–4 °С (Добровольский, Залогин, 1982), что обусловлено сильным влиянием главной ветви Цусимского течения.

Исходя из этого, представляется маловероятным существование массовых поселений этого вида на сильно прогреваемых мелководьях указанного района. Эти сомнения усиливаются тем, что в списках видов морских ежей с многочисленных морских биостанций вокруг Японского архипелага, *M. nudus* ни разу не упоминается из районов западного побережья Японии южнее о. Садо. Можно предположить, что в юго-восточном районе Японского моря, как, впрочем, и в Желтом море, где преобладает термический режим субтропиков, в верхней сублиторали вид если



• места обнаружения (обработка собственных сборов и коллекционных материалов)
● по литературным данным

Рис. 2.1.5. Географическое распространение *Mesocentrotus nudus*

и встречается, то единично, а скорее всего, опускается в нижние горизонты сублиторали, в зону более умеренных температур.

2.1.6. *Pseudocentrotus depressus*

Встречается в западной части Тихого океана: у Японских о-вов, Корейского п-ва, северного побережья о-ва Тайвань (Shigei, 1981). Северная граница ареала *P. depressus* проходит в Японском море у Корейского п-ва в районе Вонсанского залива (The sea urchins, 1983), а у берегов Японии — в районе Вулканического залива (зал. Утиура) и Цусимского пролива (Matsui, 1968).

Живой экземпляр морского ежа найден в мае 2000 г. при драгировке на глубине 50 м в Южно-Курильском проливе, к северо-западу от мыса Шикотан о-ва Шикотан (Раков, Табунков, 2001). Грунт был представлен смесью мелкой гальки, гравия и крупного песка. В район Южных Курил *P. depressus* мог попасть в виде планктонных личинок, переносимых течениями. Продолжительность личиночного развития в планктоне у этого вида, по-видимому, близка к таковой других близкородственных видов морских ежей, и, вероятно, может достигать одного месяца. За это время течения переносят личинок на сотни километров от места обитания родителей.

Находка *P. depressus* у Южных Курильских островов может свидетельствовать в пользу существования здесь стабильного поселения, а не псевдопопуляции. В этом районе постоянно находят единичные экземпляры других видов морских ежей, более обычных для субтропических широт. Например, у о-ва Парамушир обнаружен *Temnopleurus* (*Toreumatica*) *reevesi* (Баранова, 1982), на севере Японского моря у о-ва Монерон найден *Glyptocidaris crenularis* (Дьяконов, 1958б).

2.2. Общий характер пространственного распределения видов

Наглядное представление о характере вертикального распределения видов морских ежей рода *Strongylocentrotus* на разных широтах дает концептуальная схема, построенная на основе обобщения полученных данных (рис. 2.2.1). В арктических морях на всех глубинах обитает *S. pallidus*, чаще встречающийся в верхней сублиторали; только в отдельных районах Карского, Белого и

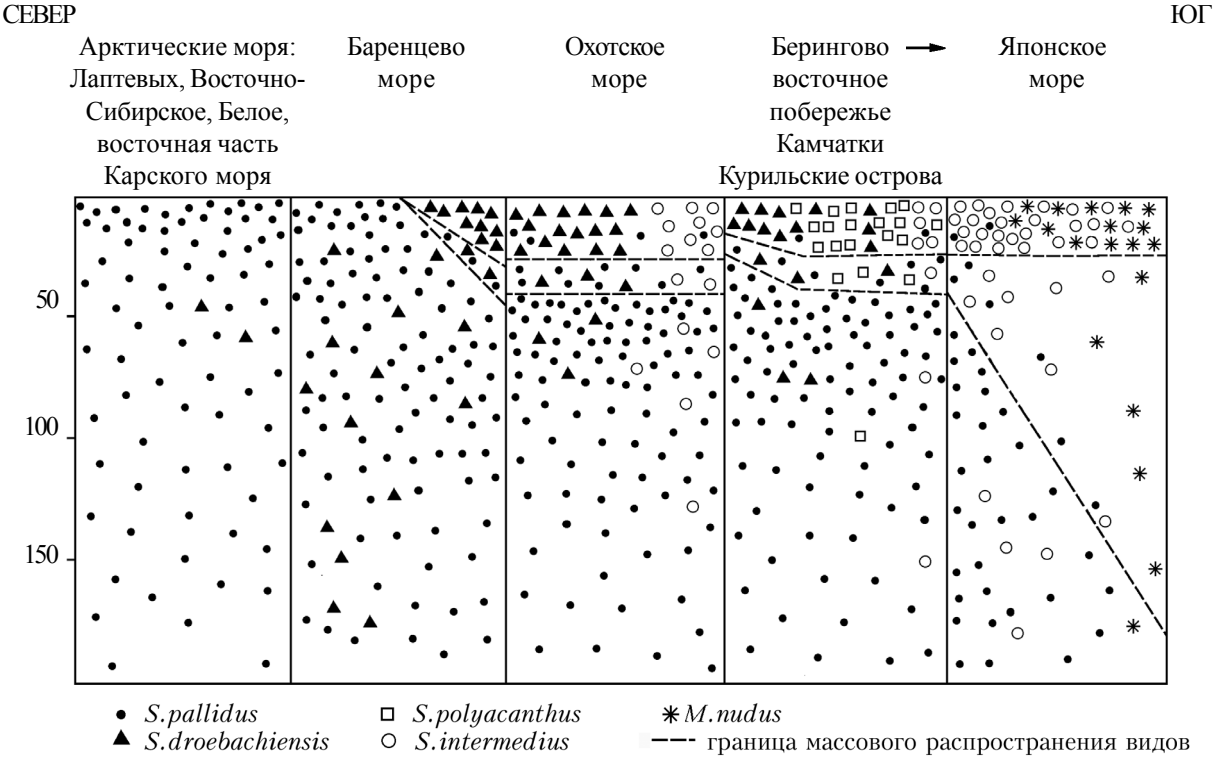


Рис. 2.2.1. Концептуальная схема вертикального распределения морских ежей родов *Strongylocentrotus* и *Mesocentrotus* в морях России. По вертикали — глубина, м

Чукотского морей помимо него единично представлен *S. droebachiensis*. В северных районах Баренцева моря *S. droebachiensis* встречается чаще, обитая в широком диапазоне глубин — от верхней сублиторали до верхней батиали. По мере прогревания поверхностного слоя по направлению к югу Баренцева моря, а также от Чукотского к северу Берингова моря, в верхней сублиторали *S. pallidus*, постепенно замещаясь *S. droebachiensis*, опускается в зону нижней сублиторали и верхней батиали, где остается доминантом среди других видов на протяжении всей бореальной зоны. *S. droebachiensis* на мелководье верхнебореальной зоны становится преобладающим. Он доминирует по всей акватории юго-западной части Баренцева моря, в Охотском море и на отдельных участках Берингова моря, Восточной Камчатки и Курильской гряды в акваториях с континентальным гидрологическим режимом.

В районах с преобладанием океанического водного режима в верхней сублиторали северо-западного побережья Тихого океана доминирует *S. polyacanthus*. По мере увеличения температуры поверхностного слоя на границе с нижнебореальными районами, на юге Охотского моря, вдоль Южных Курильских о-вов и в северной части Японского моря появляется *S. intermedius*. В прибрежье Южных Курил он постепенно вытесняет *S. polyacanthus*, становясь доминирующим видом в верхней сублиторали, реже опускаясь в нижние ее горизонты. В центральных районах Японского моря в верхней сублиторали совместно со *S. intermedius* появляются массовые поселения самого тепловодного представителя рода — *M. nudus*, который южнее постепенно начинает доминировать на мелководье, и по мере прогревания более глубоких слоев воды способен опускаться в нижние горизонты сублиторали.

В верхнебореальных районах глубина зона смены верхнесублиторальных видов на более глубоководный *S. pallidus* варьирует в различных районах в пределах 20–50 м в зависимости от глубины залегания нижней границы поверхностного слоя. В Японском море, где к югу толщина слоя значительно увеличивается с одновременным повышением его температуры, верхняя граница массового обитания *S. pallidus* опускается, он становится более редким и затем исчезает.

ГЛАВА 3. ЭКОЛОГИЯ

3.1. Глубина обитания

Strongylocentrotus pallidus

S. pallidus обитает в самом широком батиметрическом диапазоне по сравнению с другими представителями рода — от литорали до верхней батиали. Нижняя граница обитания широко варьирует в разных морях — от 120 м в море Лаптевых до 819 м в Северном Ледовитом океане и 800 м в районе Курильских островов (табл. 3.1.1). Несомненно, что помимо определяющей роли пригодности условий обитания, это связано с батиметрическими особенностями и степенью изученности той или иной акватории. На способность вида обитать в широком диапазоне глубин указывают многие авторы (табл. 3.1.2). Многочисленные сборы в разных морях свидетельству-

Таблица 3.1.1.Диапазон глубин (м) обитания *Strongylocentrotus pallidus* и *S. droebachiensis* в морях России

Район	*S. pallidus*	*S. droebachiensis*
Сев. Ледовитый океан	1,5–819	–
Баренцево море		
80–70° с. ш.	7–432	7–380
70–60° с. ш.	15–220	2–200
Белое море	0–159	35–96
Карское море	6–512	17–125
Море Лаптевых	8–120	нд
Восточно-Сибирское море	18	нд
Чукотское море	37–100	4–61
Берингово море	0–330	7–76
Охотское море	8–515	0–61
Восточная Камчатка	2–221	2–48
Курильские о-ва	3–800	5–39
Японское море, сев.часть	5–240	нд
центральная часть	60–345	нд
южная часть	235–350	нд

Примечание: нд — нет данных

Таблица 3.1.2. Глубина обитания (м) *Strongylocentrotus pallidus*

Район	Глубина			Источник
	мин.	макс.	оптим.	
Белое море	10	75	нд	Голиков и др., 1985а (1)
	25	53	нд	Голиков и др., 1985б (1)
Баренцево море	4	839	50–200	Шорыгин, 1928 (1)
Море Лаптевых	9	1037	нд	Смирнов, Смирнов, 1990
	–	1037	нд	Горбунов, 1946 (1)
Восточная Камчатка	25	1020	50–250	Кузнецов, 1963 (2, 3)
Курильские о-ва	20	484	нд	Баранова, 1962 (2, 3)
Японское море	90	1400	100–400	Поганкин,1952 (1)
	107	779	нд	Agassiz, Clark,1907 (2)
Орегон	33	780	нд	McCaley, Carey, 1967 (2)
О. Сан-Хуан (Сев.-Вост. Пацифика)	30	200	нд	Swan, 1953 (2)
Весь ареал	5	1600	50–150	Jensen, 1974

Примечание: 1 — определен как *S. droebachiensis*, 2 — определен как *S. echinoides*, 3 — определен как *S. sachalinicus*, нд — нет данных

ют, что в умеренных водах он предпочитает глубины от 25–50 до 150–250 м, с небольшими вариациями в разных районах (рис. 3.1.1). Однако в окраинных арктических морях, вдоль северной границы ареала (Земля Франца-Иосифа, о. Шпицберген, Карское море, Новая Земля, море Лаптевых), а также в Белом море, наблюдается заметное увеличение частоты находок вида в верхней сублиторали и даже на литорали. Аналогичную тенденцию увеличения встречаемости *S. pallidus* на мелководье с продвижением на север отмечает М. Йенсен (Jensen, 1974) в прибрежьях Норвегии и Гренландии. На доминирование *S. pallidus* в верхних горизонтах сублиторали о. Шпицберген и Белого моря указывают данные А.М. Дьяконова (1946) и А.А. Шорыгина (1926, 1928), Земли Франца-Иосифа — данные Г.П. Горбунова (1932) (определен как *S. droebachiensis*) и З.И. Барановой (1977) (определен как *S. golikovi*).

Противоположная тенденция наблюдается у южной границы ареала — в южной части Японского моря. Здесь вид почти не встречается в верхней сублиторали (табл. 3.1.1), опускаясь до глубин 60–70 м (до 90 м по М.В. Поганкину, 1952) и ниже. На самой границе ареала он обнаружен лишь в интервале глубин 235–370 м, а по данным М. Йенсен (Jensen, 1974) — на 400 м.

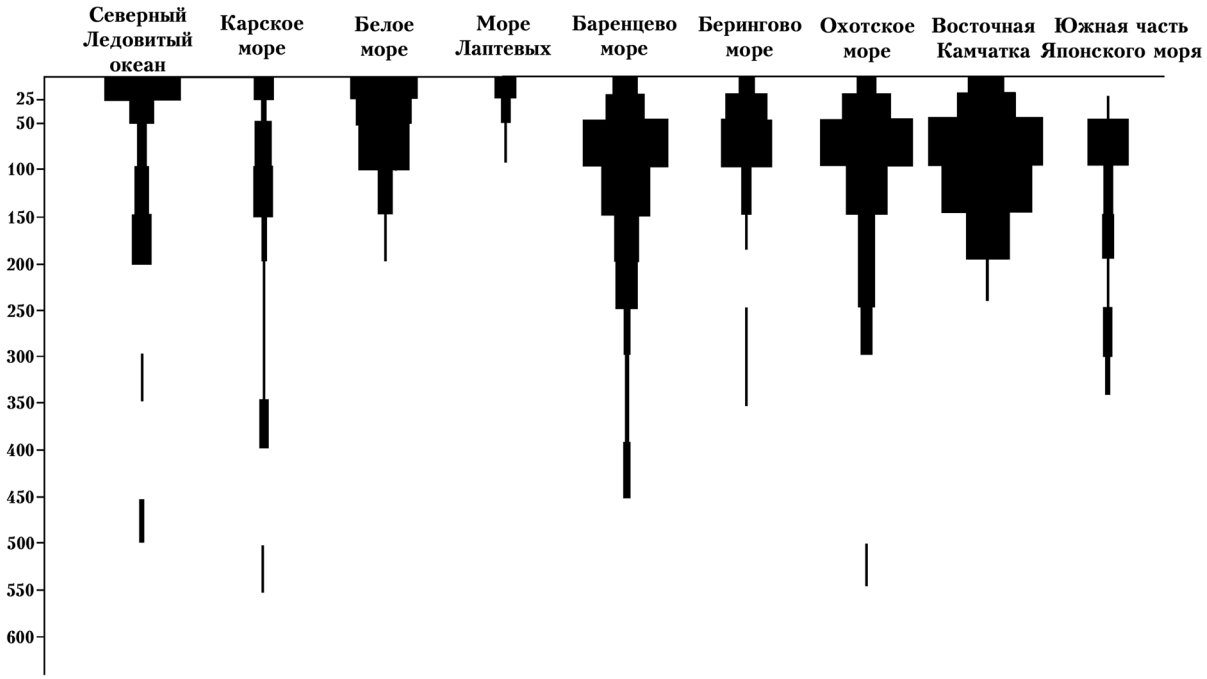


Рис. 3.1.1. Батиметрическое распределение *Strongylocentrotus pallidus* в морях России. По вертикали — глубина, м. Ширина столбиков соответствует количеству находок вида в соответствующем интервале глубин

Strongylocentrotus droebachiensis

S. droebachiensis наиболее часто заселяет верхние горизонты сублиторали до глубины 30–40 м, реже до 50 м. Отчетливо эта закономерность прослеживается в восточно-азиатской части ареала, где известны только единичные находки вида на больших глубинах — до 61–76 м (табл. 3.1.3, рис. 3.1.2) и в юго-западных районах Баренцева моря, что подтверждается и литературными данными (Дьяконов, 1949; Баранова, 1957 (определен как *S. polyacanthus apicimagis)*, 1973; Пропп, 1966, 1977; Дробышева и др., 1979).

На аналогичное вертикальное распределение вида указывают зарубежные авторы (Vasseur, 1952; Swan, 1962; Himmelmann, 1984, 1986; Himmelmann et al., 1984; Drouin et al., 1985) в многочисленных работах по Норвежскому морю и Северо-Западной Атлантике. Тем не менее, нижняя граница обитания вида в Баренцевом и Карском морях опускается глубже (табл. 3.1.1, рис. 3.1.2), и его находки на глубине свыше 100 м становятся закономерностью. Это особенно заметно в районах севернее 70° с. ш., где количество находок вида на мелководьях побережья Новой Земли, Земли Франца-Иосифа и о. Шпицберген резко уменьшается. На распространение *S. droebachiensis atroviolaceus* до 250 м в Баренцевом море указывает и А.А. Шорыгин (1928). На максимальной

глубине обитания 205 м вид был обнаружен в Гренландском море возле Исландии и на 136 м — в Норвежском море. По данным М. Йенсен (Jensen, 1974), в этом регионе он обитает на глубине до 300 м, а на северо-тихоокеанском побережье Америки встречается до 128–198 м (Swan, 1953) и до 100 м (Strathmann, 1981).

Таким образом, вдоль восточного побережья Евразии *S. droebachiensis* характеризуется как типичный верхне-сублиторальный вид, тогда как вдоль ее северо-западных берегов, при неизменном предпочтении заселения мелководий, зона обитания вида значительно расширяется. По мере приближения к северным границам ареала в морях Западной Евразии вид чаще приурочен к горизонтам нижней сублиторали и верхней батиали. Основываясь на литературных данных, можно предположить, что аналогичная закономерность присуща и частям ареала, примыкающим к американскому континенту.

Таблица 3.1.3. Максимальная глубина обитания (м) *Strongylocentrotus droebachiensis* в восточно-азиатской части ареала

Район	Глубина, м
Берингово море	
б. Провидения	40
зал. Корфа	76
Чукотское море	61
Восточная Камчатка	
м. Африка	32
м. Камчатский	48
б. Моржовая	25
Авачинская губа	16
Курильские о-ва	
о. Янкича (б. Кратерная)	39
о. Симушир (б. Броутона)	20
Охотское море	
м. Укой	50
м. Хребтовый	48
Гижигинская губа	61

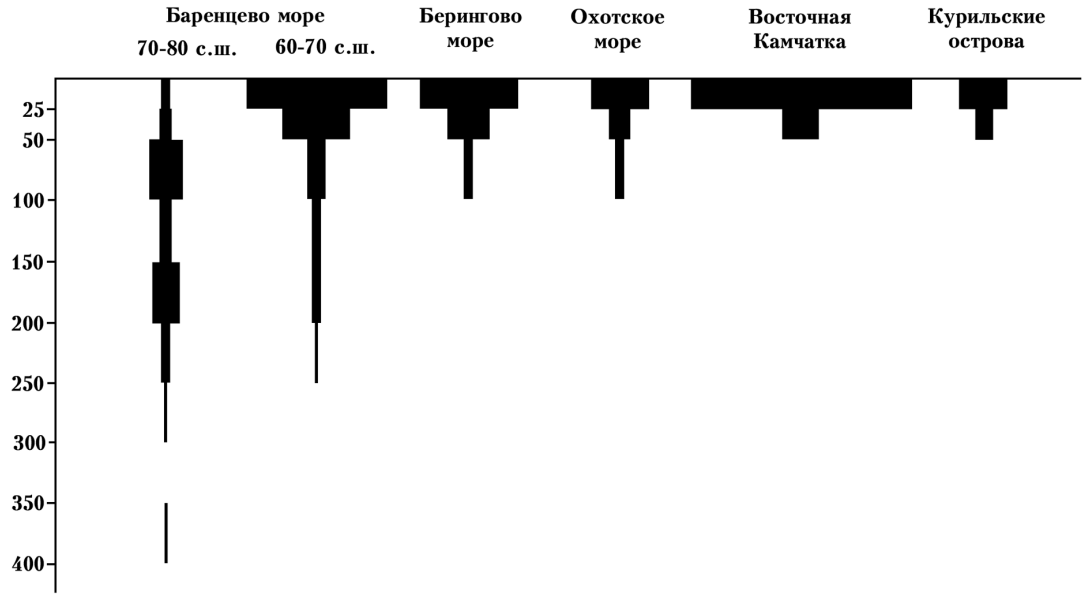


Рис. 3.1.2. Батиметрическое распределение *Strongylocentrotus droebachiensis*. Обозначения как на рис. 3.1.1

Strongylocentrotus polyacanthus

S. polyacantus имеет явную тенденцию к заселению нижней литорали и верхних участков сублиторали до глубины 30–40 м, причем нижняя граница распространения вида в различных районах несколько варьирует, не опускаясь, как правило, глубже 50 м (рис. 3.1.1, табл. 3.1.4). С увеличением глубины частота находок вида снижается. Предпочтительное заселение видом сублиторали на глубине до 20–40 м отмечается и в литературе (Баранова, 1957, 1962). По данным В. Лукина (1979), он обитает на глубине 5–30 м на о. Симушир. Такая же тенденция в расселении вида обнаружена на островах Алеутской гряды — Шемия и Амчитка (Barr, 1971; Estes, Palmisano, 1974; Estes et al., 1978). В качестве нижней границы его обитания М. Йенсен (Jensen, 1974) указывает глубину 45 м. Как показал ряд последних находок вида, на глубинах, значительно превышающих зону его обычного распределения, он встречается крайне редко.

Таблица 3.1.4. Максимальная глубина обитания *Strongylocentrotus polyacanthus*

Район	Глубина, м
Берингово море	
б. Провидения	7
б. Глубокая	27
о. Беринга	38
Восточная Камчатка	
м. Острый	30
м. Шипунский	25
о. Уташуд	23
Курильские о-ва	
о. Шумшу	45
о. Янкича	35
о. Расшуа	28
о. Кетой	30
о. Симушир	30
о. Кунашир	30

Strongylocentrotus intermedius

Наибольшее количество находок *S. intermedius* приурочено к верхним горизонтам сублиторали до глубины 0–25 м (рис. 3.1.3). С увеличением глубины количество находок резко сокращается. Имеющиеся в литературе данные по этому виду основаны преимущественно на находках в зоне литорали и верхней сублиторали до глубины 10–40 м (табл. 3.1.5). Рассматривая *S. pulchellus* в качестве самостоятельного вида (младший синоним *S. intermedius*), перечисленные в таблице исследователи указывают на обитание его на больших глубинах (до 60–225 м). Сравнение собственных и литературных данных показывает их значительное сходство, что еще раз доказывает правомерность объединения названных таксонов в один вид.

Таким образом, можно заключить, что *S. intermedius* является типичным верхне-сублиторальным видом, чаще обитающим до глубины 25–40 м и редко встречающимся до 150–225 м.

Таблица 3.1.5. Глубина обитания (м) *Strongylocentrotus intermedius* и *S. pulchellus* (литературные данные)

S. intermedius		*S. pulchellus*		Источник
Диапазон глубин, м	Оптимальная глубина, м	Диапазон глубин, м	Оптимальная глубина, м	
7–35	7–10	8–90	5–90	Дьяконов, 1938
0–40	0–5	5–150	20–40	Дьяконов, 1958б
0,6–10	0,6–10	0,5–80	0,5–40	Поганкин, 1952
0–25	нд	24–157	нд	Баранова, 1962
нд	5–6	0–12	нд	Баранова, 1971
0–35	нд	8–225	нд	Jensen, 1974
0–40	2–5	5–60	нд	Фадеев, Ивин, 1985

Примечание: нд — нет данных

Mesocentrotus nudus

Согласно полученным автором данным, диапазон глубин обитания *M. nudus* в северо-западной части ареала весьма узок — подавляющее количество его находок ограничено 25-метровой изобатой (рис. 3.1.3). Многие авторы отмечают предпочтительное заселение видом зоны верхней сублиторали и литорали (Дьяконов, 1938; Поганкин, 1952; Баранова, 1971; Бирюлина, 1975; Фадеев, Ивин, 1985; Fujita, 1996). Однако имеются свидетельства обнаружения вида и на больших глубинах: 80 м (Agassiz, Clark, 1907), 40–60 м (Фадеев, Ивин, 1985).

Многие авторы указывают более широкий диапазон его обитания — 0–180 м (Mortensen, 1943; Баранова, 1971; Jensen, 1974; Фадеев, Ивин, 1985; Shigei, 1986). При этом следует отметить, что большинство авторов, приводя в качестве нижней границы обитания глубину 180 м, опираются на сведения о глубоководных находках вида, сделанных вне пределов территориальных вод России, то есть в более южных частях ареала. Более определенным является заявление С. Нисимуры (Nishimura, 1966), по данным которого у западного побережья Японии *M. nudus* обитает на глубине 150–250 м. Это дает основание полагать, что в южных частях своего ареала вид значительно расширяет диапазон глубин обитания, опускаясь в нижнюю сублитораль.

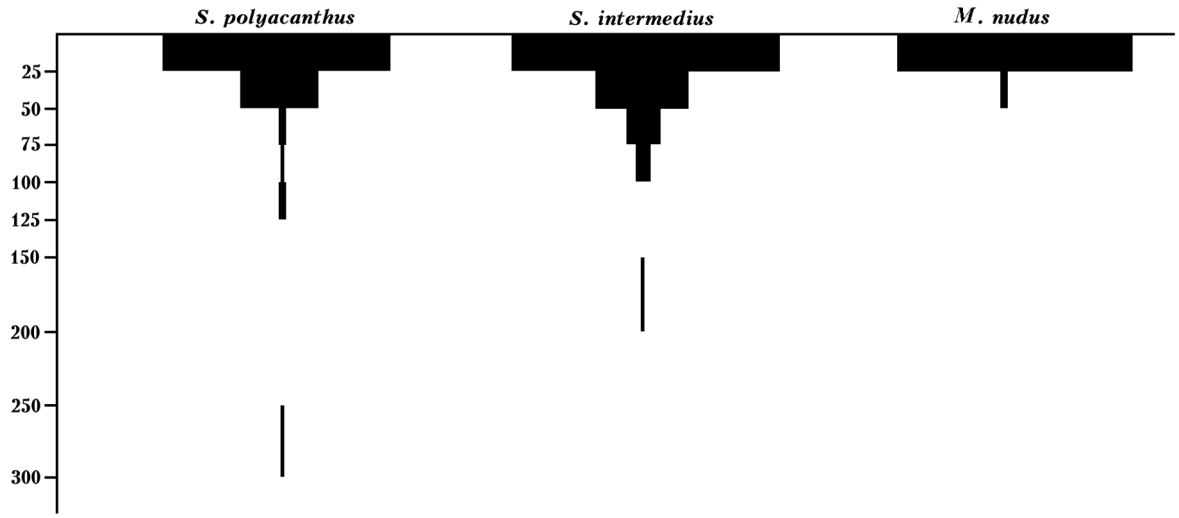


Рис. 3.1.3. Батиметрическое распределение *Strongylocentrotus polyacantus*, *S. intermedius* и *M. nudus* на различных глубинах. Обозначения как на рис. 3.1.1

3.2. Грунты

Исследования особенностей распределения морских ежей в сублиторали Восточной Камчатки показывают, что в мелководной зоне открытого побережья (1–2-й биономический тип сублиторали — по: Лукин, 1982) на глубине 0–10 м *S. polyacanthus*, *S. droebachiensis* и *S. pallidus* заселяют почти исключительно твердые субстраты: скалы, валуны, камни, избегая грунты с мелкими фракциями (рис. 3.2.1; цветная вкладка, рис. 11–15). С увеличением глубины с 10 до 30 м спектр заселяемых ими грунтов расширяется: морские ежи, помимо твердых субстратов, встречаются и на смешанных грунтах, представленных заиленными скалами, камнями с песком, ракушей или гравием. На участках с песчаными и илистыми грунтами *S. polyacanthus* и *S. droebachiensis* не обнаружены, а *S. pallidus* встречается крайне редко.

В районах находок *S. polyacanthus* на глубинах, превышающих диапазон его обычного вертикального распределения, этот вид в большинстве случаев обнаружен на смешанных и несвойственных ему при заселении мелководья мягких грунтах (табл. 3.2.1).

Сходный анализ, проведенный по всем рассматриваемым видам, с учетом всех изученных районов безотносительно к типу побережья, свидетельствует, что тенденция к расширению спектра заселяемых грунтов с глубиной в той или иной мере присуща каждому виду (рис. 3.2.2). Тем не менее у *S. droebachiensis*, *S. intermedius* и, особенно, у *S. pallidus*, чаще других встречающихся на глубине свыше 30 м, эта тенденция проявляется ярче. Чаще, чем другие виды, они оби-

тают и на малоприбойных участках, что сказывается на расширении спектра заселяемых ими грунтов уже на глубине 10–20 м.

Несколько иная картина наблюдается на закрытых участках побережья (4–5-й биономический тип сублиторали) — глубоко вдающихся в сушу закрытых бухтах и хорошо защищенных берегах. Здесь морские ежи заселяют как твердые, так и смешанные грунты уже на 0–5 м, и с увеличением глубины тенденция к предпочтению животными скалистых берегов ослабевает. На глубине 15–20 м они обнаружены исключительно на смешанных грунтах, что обусловлено отсутствием здесь вердых субстратов вследствие интенсивного осадконакопления. На мягких грунтах (ил, песок, песчанистый ил) в редких случаях обнаружен лишь *S. droebachiensis* на глубине 5–15 м.

На глубине свыше 30 м, где воздействие прибоя незначительное, упомянутые виды чаще, чем на других типах грунта, обнаружены на смешанных субстратах (рис. 3.2.2). Два других вида — *S. polyacanthus* и *M. nudus* — редко встречаются на больших глубинах и предпочитают селиться на открытых участках побережья, причем *M. nudus* — на прибойных морских, реже на закрытых, а *S. polyacanthus* — на океанических, где степень прибойности выше. Ввиду малочисленности находок обоих видов на глубине свыше 30 м данные по приуроченности к определенным типам грунтов недостоверны, однако *M. nudus*, аналогично *S. polyacanthus*, чаще обнаружен на смешанных и мягких грунтах.

Еще более наглядную картину различий в эдафических особенностях видов дает анализ объединенных частот встречаемости видов по грунтам (рис. 3.2.3). Виды можно разделить на три группы: первая — *S. polyacanthus* и *M. nudus*, стеноэдафичные, литофильные виды, предпочитающие заселять мелководные прибойные участки; вторая группа — *S. intermedius* и *S. droebachiensis*, проявляющие черты эвриэдафичности и обитающие как в турбулентных и слаботурбулентных мелководных, так и в глубоководных биотопах; третью группу представляет один *S. pallidus*, который проявляет хорошо выраженные черты эвриэдафичности с незначительным предпочтением смешанных грунтов, населяющий глубоководные, слаботурбулентные биотопы.

В литературе содержатся многочисленные данные о предпочтении твердых грунтов на мелководьях *S. droebachiensis*, который у А.А. Шорыгина (1928) и А.М. Дьяконова (1949) определен

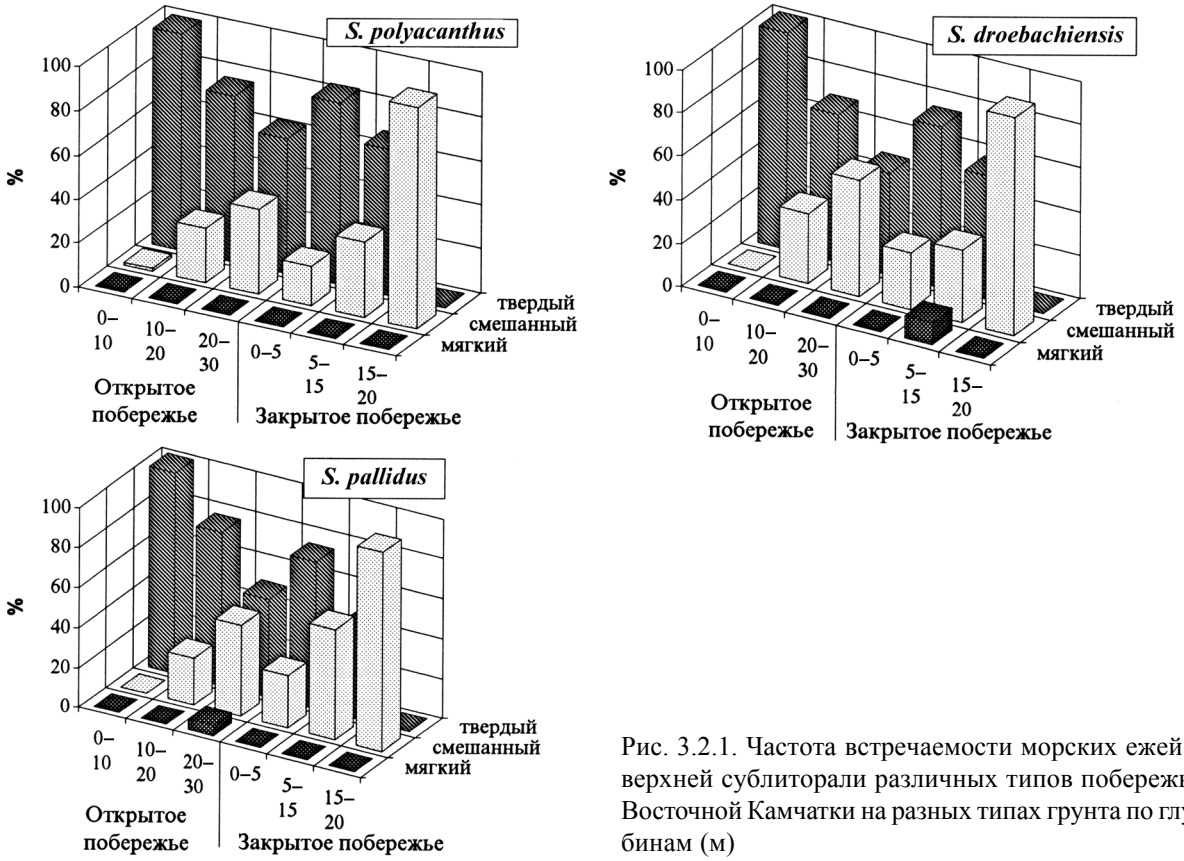


Рис. 3.2.1. Частота встречаемости морских ежей в верхней сублиторали различных типов побережья Восточной Камчатки на разных типах грунта по глубинам (м)

как *S. droebachiensis atroviolaceus*; Vasseur, 1951; Swan, 1962; Пропп, 1971; Баранова, 1973; Дробышева и др., 1979; Himmelmann, 1984, 1986, Himmelmann et al., 1984; Drouin et al.,1985; Джус, Фролова, 1986; Ошурков и др., 1989; Бажин, Ошурков, Архипова,1990; Бажин, 2002), *S. polyacanthus* (Barr, 1971; Estes, Palmisano, 1974; Estes et al.,1978; Лукин, 1979, 1980; Бажин, Ошурков, 1986, 1990; Бажин и др.,1990; Ошурков и др., 1989; Бажин, 2002), *S. intermedius* и *M. nudus* (Дьяконов, 1938; Поганкин, 1952; Fuji, Kawamura, 1970a; Бирюлина, 1975; Погребов, Кашенко, 1976; Табунков, 1974; Касьянов и др., 1980; Бажин, 1983; Фадеев, Ивин, 1985).

Во многих работах подчеркивается эвриэдафичность видов и отмечается их склонность к заселению либо твердых, либо смешанных, либо мягких грунтов на больших глубинах: *S. pallidus*

Таблица 3.2.1. Характер грунта в местах находок *Strongylocentrotus polyacanthus* на нетипичных для вида глубинах

Район	Глубина, м	Грунт
О. Шумшу	145	илистый песок, галька
Зал. Камбальный	60–118	ил, песок
	57	ил, песок
О. Онекотан	130	ил, песок, галька
	280	ил, песок
О. Карагинский	80	ил, песок, камни

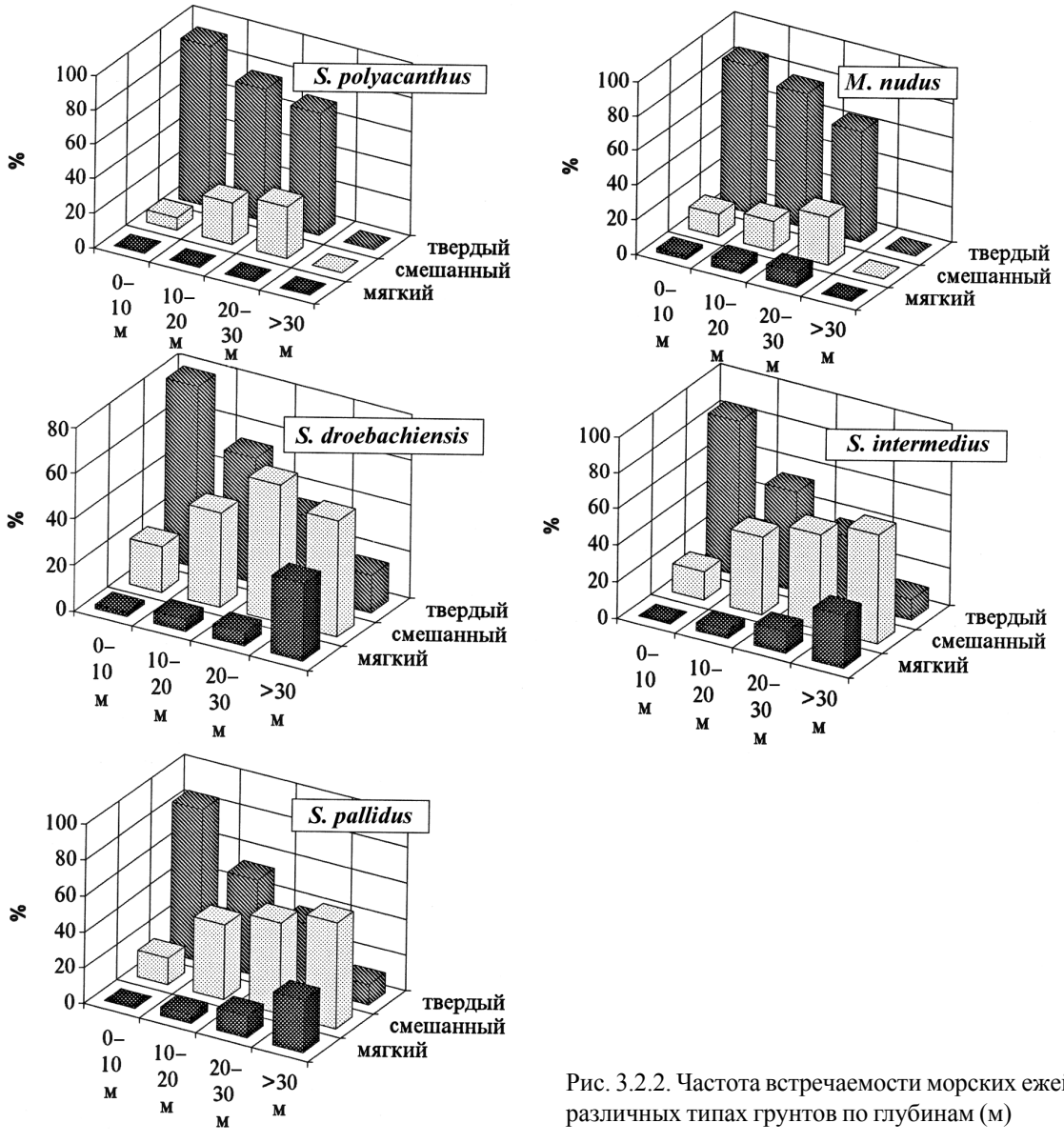


Рис. 3.2.2. Частота встречаемости морских ежей на различных типах грунтов по глубинам (м)

(Шорыгин, 1926; Поганкин, 1952; Голиков и др.,1985а (определен как *S. droebachiensis*); Голиков и др.,1985б; McCaley, Carey, 1967; Баранова, 1973 (определен как *S. echinoides*); Дьяконов, 1958б; Кузнецов, 1963 (определен как *S. sachalinicus* и *S. echinoides*); Jensen, 1974), *S. intermedius* (Дьяконов 1938; Баранова, 1971; Jensen, 1974 (определен как *S. pulchellus*); Бажин, 2002), и преимущественно смешанных или мягких грунтов на акваториях бухт и закрытых участках побережья (Дьяконов, 1938; Голиков, Скарлато, 1976; Баранова, 1971; Лукин, 1979; Касьянов и др., 1980; Найденко и др., 1982; Арзамасцев, Преображенский, 1990). Большинство этих работ проводилось на ограниченных акваториях, и их авторы зачастую ограничивались лишь констатацией характеристики грунта при обнаружении видов. Наиболее серьезный, математически обоснованный подход к выявлению приуроченности видов к грунтам имеется лишь у В.И. Фадеева и В.В. Ивина (1985). Тем не менее результаты всех перечисленных работ логично укладываются в представленную картину распределения морских ежей по типам грунта.

Оценивая биологические причины предпочитаемости видами различных типов субстрата, можно выделить четыре основных аспекта воздействия характера грунта на жизнедеятельность правильных морских ежей, основанных на личных наблюдениях.

1. Обеспеченность пищей. Твердые грунты в сублиторали предоставляют хорошие условия для питания морских ежей, так как благоприятны для развития их основной пищи — микро- и макрообрастаний. В батиали количество пищи на скальных субстратах заметно снижается, в основном за счет исчезновения фитообрастаний. С другой стороны, на мягких грунтах в глубинных зонах обильны пищевые объекты седиментационной и дрифтовой природы (детрит, реже обрывки водорослей и трупы животных), которые оседают на дне из толщи воды. Характерно, что по мере уменьшения глубины и, соответственно, толщины наддонного слоя воды, а также увеличения турбулентности водных масс обеспеченность пищей на мягких грунтах резко ухудшается.

2. Условия прикрепления. Твердые гравинеподвижные грунты (скалы, грубообломочный материал, валуны и т.д.) более благоприятны для морских ежей по сравнению с мелкофракционными (гравий, мелкая галька, ракуша, песок, ил в различных сочетаниях), поскольку дают надежную опору для прикрепления животных и препятствуют их отрыву и перемещению по дну токами воды (цветная вкладка, рис. 18). Наличие в скальных и валунных субстратах многочисленных укрытий — трещин, полостей и других неоднородностей рельефа — увеличивает шансы особей на выживание и снижает стрессовое воздействие прибоя. С увеличением глубины и снижением степени турбулентности значимость этого фактора снижается.

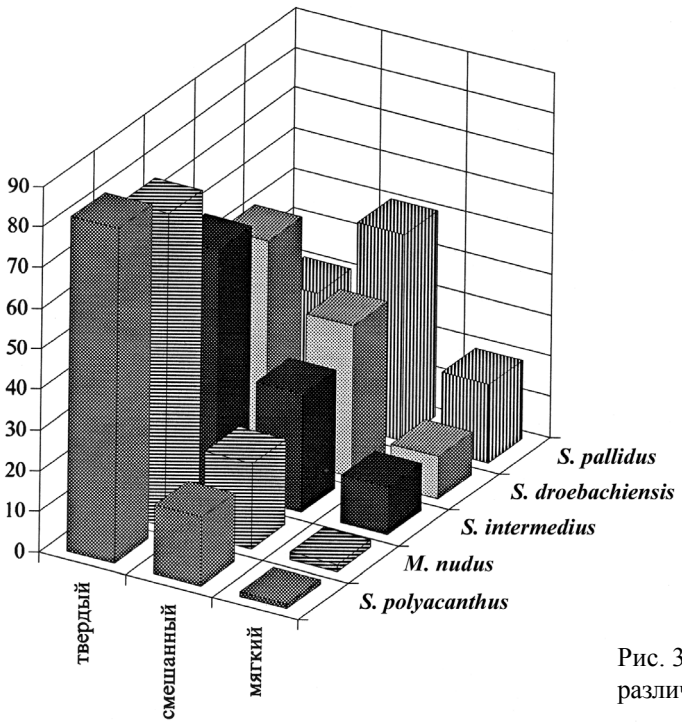


Рис. 3.2.3. Частота встречаемости морских ежей на различных типах грунтов

3. Воздействие подвижных частиц. Субстраты, имеющие в своем составе мелкие подвижные фракции (гравий, ракуша, песок и т.д.), в зоне повышенной гидродинамики способны наносить морским ежам повреждения и засорять механическими частицами их физиологически важные органы, чем резко снижают выживаемость и ухудшают условия обитания животных на мелководье по сравнению с жесткими неподвижными грунтами.

4. Условия оседания и выживания молоди. Только твердые и имеющие в своем составе крупные фракции грунты с микробактериальной пленкой (основным источником пищи ювенильных особей морских ежей) и многочисленными укрытиями от хищников оптимальны для оседания и благополучного развития личинок и молоди.

Эти положения подтверждаются результатами других исследователей. По наблюдениям Д. Химмельмана (Himmelmann, 1980; Himmelmann et al., 1983), в мелководной зоне на подвижных субстратах мелкие камни и песок оказывают истирающее действие на крупных морских ежей и дробят панцири мелких, при этом с увеличением глубины такой субстрат становится более стабильным и благоприятным для молоди. Этот автор также отмечает значительно более успешное пополнение на прибойных скалистых участках по сравнению с закрытыми районами с мягкими грунтами. К. Пирс и Р. Шейблинг (Pearse, Scheibling, 1991) констатируют стимулирующее влияние на метаморфоз *S. droebachiensis* микробактериальной пленки, развивающейся на стабильных субстратах; в связи с этим сублиторальные пески менее привлекательны для личинок. Согласно данным Д. Ламберта и Л. Харриса (Lambert, Harris, 2000), оседание личинок *S. droebachiensis* наиболее активно наблюдается на субстрате покрытом живыми корралиновыми водорослями. У этого вида на таком типе субстрата, также отмечается и более высокий процент выживания, и скорость роста ювенильных особей (Hagen, 1999). По сведениям В.И. Фадеева (1985), в зарослях ульвы (произрастающей, как правило, на неподвижных субстратах) молодь морских ежей получает надежное убежище от волнового воздействия и энергетически выгодный объект питания.

S. purpuratus и *S. franciscanus* в поисках пищи могут передвигаться по песку только в спокойной воде, тогда как по скалам они способны эффективно двигаться, прикрепляясь амбулакральными ножками, практически независимо от волнения (Laur et al., 1986).

Приведенные данные показывают, что в турбулентной зоне наиболее благоприятны для обитания морских ежей твердые грунты, но с ослаблением гидродинамики при увеличении глубины и снижением лимитирующего воздействия чисто механических факторов происходит некоторое нивелирование пригодности для обитания грунтов разного типа (табл. 3.2.2). Виды, обитающие в глубинных зонах, встречаются на твердых грунтах реже, чем на мягких (рис. 3.2.2), что, вероятно, связано со значительно меньшим распространением там скалистых субстратов. В остальном закономерности, показывающие характер отношения морских ежей к различным типам субстрата в зависимости от глубины (турбулентности) местообитания (табл. 3.2.2), удовлетворительно согласуются с приведенными результатами (рис. 3.2.1, 3.2.2) и не противоречат литературным данным.

Таким образом, на фоне различий в эдафических особенностях видов, обусловленных степенью гидродинамики предпочитаемых ими биотопов, проявляется единая закономерность: в мелководной зоне открытого побережья, наиболее сильно подверженной воздействию прибоя и прибрежных течений, особи всех изученных видов проявляют себя как ярко выраженные литофилы;

Таблица 3.2.2. Характер условий обитания морских ежей на грунтах разного типа в мелководной и глубоководной зонах

Тип грунта	Питание		Прикрепление		Защита от подвижных частиц		Оседание и выживание молоди	
	Мелк.	Глуб.	Мелк.	Глуб.	Мелк.	Глуб.	Мелк.	Глуб.
Твердый	++	+	++	O	++	O	++	++
Смешанный	+	++	+	O	–	O	+	++
Мягкий	–	+	–	O	–	O	–	–

Примечание: «++» — благоприятные условия, «+»— менее благоприятные условия, «–» — неблагоприятные условия, «O» — лимитирующий фактор отсутствует, Мелк. — до 10–20 м, Глуб. — свыше 20 м

по мере уменьшения турбулентности воды на защищенных участках и с увеличением глубины эти животные расширяют диапазон избираемых грунтов, тяготея к заселению смешанных, сочетающих благоприятные для них свойства твердых и мягких грунтов.

3.3. Гидрологические условия обитания

3.3.1. Гидрологические характеристики биотопов

Анализ выделенных биотопов на скалистой сублиторали Восточной Камчатки (рис. 3.3.1.1) позволил определить различия в гидрологической обстановке между ними (табл. 3.3.1.1). В таблице представлены данные, собранные в период гидрологического лета (июль–сентябрь).

Именно в это время наблюдаются наибольшие различия в гидрологии на разных участках побережья, и такие факторы как температура, соленость и содержание кислорода, достигая экстремальных величин, могут оказывать лимитирующее воздействие на наиболее уязвимые ювенильные стадии морских ежей (Himmelmann et al., 1983, 1984; Drouin et al., 1985), а также их личинок (Ярославцева, Сергеева, 1988). При наступлении холодного периода эти различия в значительной степени нивелируются.

На открытые участки I типа значительное влияние оказывает поверхностная водная масса открытого океана с ее характерными параметрами. Соленость здесь приближается к нормаль-

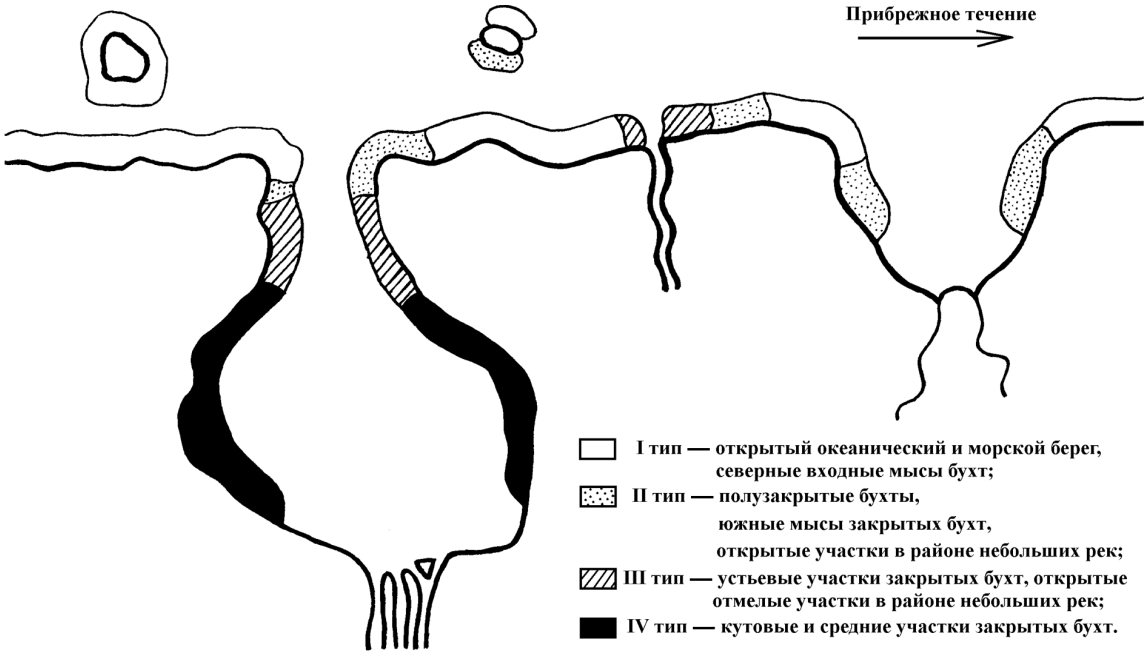


Рис. 3.3.1.1. Классификация биотопов скалистого побережья Восточной Камчатки

Таблица 3.3.1.1. Гидрологическая характеристика разных типов биотопов (I–IV) побережья Восточной Камчатки

Гидрологические параметры		I	II	III	IV
Соленость, %	гл. 0,5–10 м	32–33	29–32	27–32	22–31
Температура, °С	гл. 0,5 м	12,6 / 10,4±0,4	–	–	15,2 / 13,1±0,3
	гл. 5 м	12,4 / 9,9±0,3	–	–	13,7 / 11,9±0,2
	гл. 10 м	12,0 / 9,1±0,2	–	–	13,6 / 10,5±0,3
Глубина летнего термоклина, м		25–40	25–35	15–20	10–15
Степень прибойности		5–6	4–6	2–4	1–2

Примечание: над чертой — максимальная температура воды, под чертой — среднее значение температуры воды, – нет данных

ной океанической. Летние температуры на глубине 5–10 м редко поднимаются выше 10–11 °С; степень прибойности, по классификации В.И. Лукина (1982), достигает 5–6. Биотопы II типа, находящиеся на более изрезанном побережье, оказываются под незначительным влиянием пресноводного стока, причем южные мысы закрытых бухт отличаются от северных (I тип) тем, что под действием силы Кориолиса и северного Камчатского течения более опресненные поверхностные слои воды прижимаются к южному берегу, и соленость там, как правило, ниже на 1–3‰. Степень прибойности варьирует от 4 до 6. Более отмелые и закрытые участки побережья III типа характеризуются большим диапазоном изменения солености воды, и степень влияния океанических или более прогретых и опресненных вод закрытых бухт и мелководий в значительной степени зависит от приливно-отливных и ветровых течений. Степень прибойности 2–4. Кислородный режим в биотопах I, II и III типов довольно благоприятный — на всех глубинах в пределах 90–100% насыщения.

Данные по температуре воды в биотопах II и III типов получить не удалось, но очевидно, что они занимают промежуточное положение между I и IV типами (табл. 3.2.2). Температурный режим закрытых бухт Восточной Камчатки (IV тип биотопа) отличается относительной континентальностью по сравнению с открытым океаном (Попов, 1935) и характеризуется более высокими летними температурами водной массы — 12–14 °С (Голиков, Скарлато, 1982), иногда достигающими, по нашим данным, 15 °С, при средних значениях 13,1 °С. Здесь отмечается 1–2 степень прибойности. Кроме того, наблюдается уменьшение глубины положения летнего термоклина по мере продвижения от океанических участков (I тип биотопа) к более закрытым (IV тип), что, по-видимому, обусловлено снижением турбулентности воды (табл. 3.3.1.1). В закрытых бухтах с мелководным порогом наблюдается повышенная эвтрофикация (Орлова и др., 1985), общее уменьшение солености поверхностной водной массы до 29–31‰ и периодическое значительное опреснение верхнего слоя, иногда достигающее в кутовой части бухт 2–5‰. На фоне этих процессов в таких бухтах на глубине более 15 м в период гидрологического лета развивается зона дефицита кислорода (табл. 3.3.1.2).

Таблица 3.3.1.2. Содержание кислорода (мл/л) на разных глубинах в закрытых бухтах (IV тип биотопа) в период гидрологического лета

Район	Глубина, м					
	0,5	5	10	15	20	25
Авачинская губа	8,3	8,3	4,6	3,2	1,5	0,9
Б. Вилючинская	10,7	13	14,1	4,1	0,7	нд

3.3.2. Зависимость распределения видов от гидрологических условий

Верхнебореальные районы Северо-Западной Пацифики. Сравнительный анализ данных по встречаемости морских ежей на участках разного типа побережья восточной Камчатки, выделенных на основе различий в гидрологии (рис. 3.7, табл. 3.8) свидетельствует, что на участках открытого побережья I и II типов на глубине 0–20 м среди других видов доминирует *S. polyacanthus* (рис. 3.3.2.1).

На участках III типа относительное количество этого вида снижается, а на мелководьях IV типа он исчезает. Противоположная тенденция наблюдается в расселении *S. droebachiensis* — он преобладает в закрытых бухтах (IV тип), и его встречаемость снижается с приближением к открытым приглубым участкам океанического побережья. По мере увеличения глубины во всех биотопах *S. polyacanthus* и *S. droebachiensis* постепенно замещаются более глубоководным *S. pallidus*.

Глубина смены доминантов видов морских ежей — 20–30 м в I и II типах и 10–20 м в III типе биотопов — тесно связана с положением летнего термоклина (табл. 3.3.1.1, рис. 3.3.2.1). В соответствии с тем, что термоклин поднимается по мере увеличения защищенности берега, было бы логично ожидать смену доминантов в биотопе IV типа на глубине 10–15 м. Однако этого не происходит, что, по-видимому, обусловлено резким уменьшением содержания кислорода, начинающимся на этих глубинах (табл. 3.3.1.2). Вероятно, снижение концентрации кислорода до 4 мл/л, являющимся начальным лимитирующим уровнем для *S. droebachiensis* (Рябушко, 1975),

играет роль барьера, препятствующего распространению особей этого вида вглубь. С другой стороны, зона дефицита кислорода в придонных слоях бухт неблагоприятна для расселения *S. pallidus*.

На открытом побережье *S. pallidus* доминирует на глубинах, соответствующих положению холодного промежуточного слоя (от 30–50 до 200–300 м) с соленостью 33–34‰ и температурой – 0,9–2,8°С. В этом слое флуктуации указанных параметров в течение года весьма незначительны и степень насыщения кислородом не опускается ниже 50% (Иваненков, 1964; Арсеньев, 1967). Реже, по данным А.П. Кузнецова (1963), этот вид (определен как *S. echinoides* и *S. sachalinicus*) встречается на глубинах залегания теплого промежуточного слоя (до 600–1000 м) соленостью около 34‰ (Арсеньев, 1967) и содержанием кислорода до 1,8–2 мл/л (Иваненков, 1964). В то же время характеристики этих водных масс, в зоне которых обитает *S. pallidus*, довольно незначительно варьируют в пределах ареала вида.

Используя данные В.И. Лукина (1979) (с поправкой на переопределение видов из его коллекции), была получена характеристика встречаемости морских ежей в прибрежных водах о-ва Симушир (Курильские острова) (рис. 3.3.2.2). В основном она близка к вышеописанной и отличается лишь отсутствием выделенных биотопов II и III типа из-за недостаточности данных.

Открытый приглубый характер побережья, отсутствие закрытых бухт и мощного опресняющего воздействия берегового стока на морские воды вдоль побережья линии Командорских и Северных Курильских островов обусловливает уменьшение разнообразия биотопов, а отсутствие в связи с этим поселений *S. droebachiensis* лишь подчеркивают общие с побережьем Камчатки черты в характере распределения видов (рис. 3.3.2.3).

На Командорских островах смена доминантов происходит на большей, а на Северных Курильских островах — на меньшей глубине, чем в районах Восточной Камчатки и Средних Курильс-

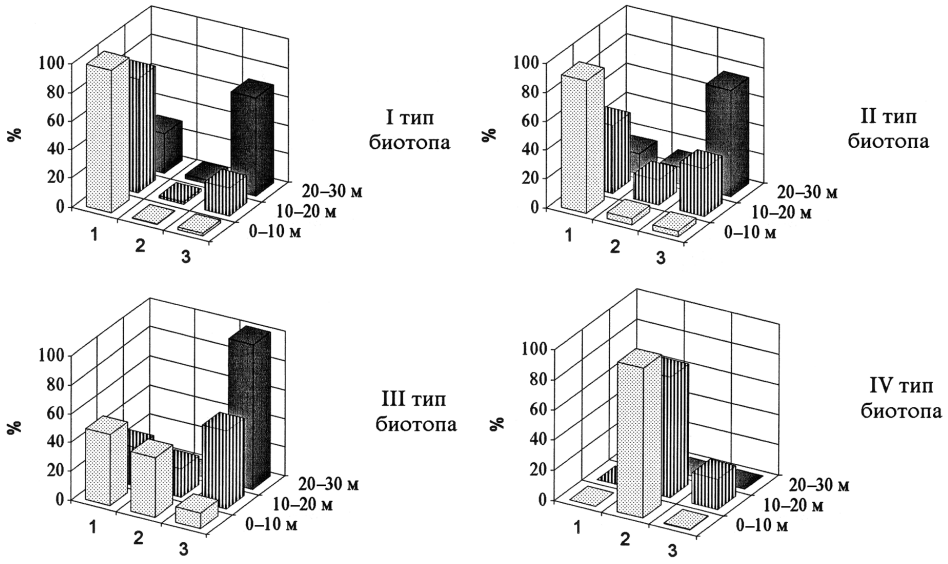


Рис. 3.3.2.1. Относительное количество особей морских ежей на разной глубине (м) верхней сублиторали Восточной Камчатки. 1 — *S. polyacanthus*; 2 — *S. droebachiensis*; 3 — *S. pallidus*

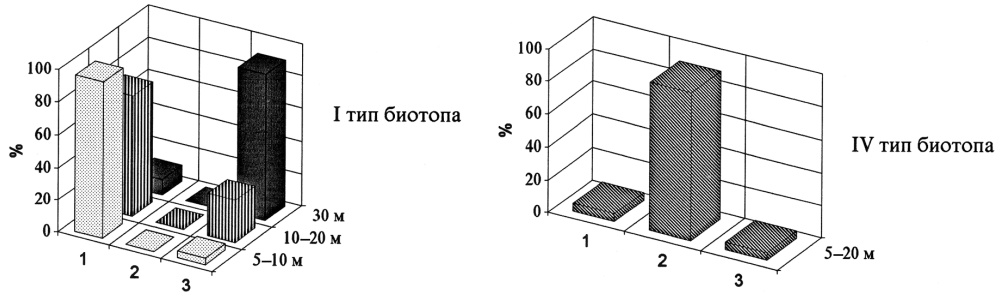


Рис. 3.3.2.2. Относительное количество морских ежей на разной глубине (м) верхней сублиторали о. Симушир (по данным: Лукин, 1979). Обозначения как на рис. 3.3.1.1

ких островов. Это, по-видимому, обусловлено разницей в положении летнего термоклина в различных районах: толщина летнего слоя в Беринговом море увеличивается по направлению с северо-запада на юго-восток (Арсеньев, 1967), и в районе Командорских островов его нижняя граница расположена на глубине 30–50 м. С другой стороны, о. Атласова (Северные Курильские острова) находится под сильным влиянием холодных вод Охотского моря, и прогрев воды достигает лишь глубины 10–20 м (табл. 3.3.2.1).

Сравнение данных по вертикальному распределению видов (рис. 3.1.1, 3.1.2, 3.1.3) дает представление о том, что пространственная граница смены массового обитания *S. droebachiensis* и *S. polyacanthus* в Беринговом или *S. droebachiensis* в Охотском морях более глубоководным *S. pallidus* также приходится на интервал глубин границы летнего прогрева поверхностного слоя (табл. 3.3.2.2).

Находки *S. droebachiensis* в Охотском и Беринговом морях, как и в районах Восточной Камчатки и Северных Курильских о-вов, в массе приурочены к биотопам, по характеристикам сходным с IV типом биотопа — закрытым, часто эвтрофированным участкам побережья, подверженным периодическому распреснению, достигающему иногда 27–22‰, прогреваемым летом до

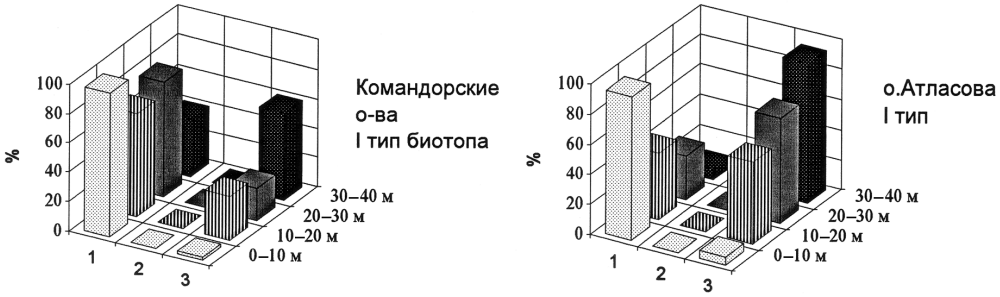


Рис. 3.3.2.3. Относительное количество морских ежей на разной глубине (м) верхней сублиторали биотопа I типа на Командорских островах и о. Атласова (Северные Курильские острова). Обозначения как на рис. 3.3.1.1

Таблица 3.3.2.1. Средняя температура (°С) поверхностного слоя воды в различных районах в период гидрологического лета

Глубина, м	о. Атласова	Восточная Камчатка	Командорские о-ва
0	7,2±0,3 (35)	10,4±0,4 (48)	9,1±0,2 (28)
5	5,9±0,4 (35)	9,9±0,3 (48)	9,1±0,2 (28)
10	5,6±0,2 (35)	9,1±0,2 (48)	8,7±0,4 (28)
20	4,8±0,5 (35)	8,0±0,3 (48)	7,8±0,6 (28)
30	3,5±0,3 (35)	6,2±0,3 (48)	6,6±0,6 (28)
40	2,7±0,2 (35)	3,9±0,2 (48)	6,2±0,8 (28)
50	нд	2,9±0,2 (48)	3,4±0,8 (28)

Примечание: в скобках — количество измерений, нд — нет данных

Таблица 3.3.2.2. Глубина границы летнего прогрева поверхностного слоя воды в различных морях. По данным: Горбунов, 1932; Зенкевич, 1951; Иваненков, 1964; Пропп, 1971; Добровольский, Залогин, 1982; Цехоцкая, 1985

Район	Глубина (м)	Температура слоя, °С
Баренцево море		
Земля Франца-Иосифа	0	–1–0
зап., юго-зап.часть	25–50	3–16
Берингово море		
северо-зап. часть	20–30	3–9
юго-зап. часть	40–60	3–12
Охотское море	25–50	1–14
Японское море		
северная часть	15–50	4–20
юго-зап. часть	100–200	3–27

12–15 °С (Пенжинская, Гижигинская, Ямская, Тауйская, Ейринейская, Удская губы, Тугурский, Сахалинский заливы, б. Провидения, заливы Лаврентия, Креста, б. Анадырь и т. п.) (Леонов, 1960). Однако на акватории Охотского моря вид встречается и у открытого морского побережья, где прибойность может достигать 4–5 степени, температура воды не поднимается выше 6–8 °С (район п-ва Пьягина), 9–10 °С (Шантарский район), и соленость варьирует в незначительных пределах — 31–33‰.

Уникальной по своему происхождению, химическому составу воды и грунта, газовому режиму является б. Кратерная (о. Янкича, Курильские о-ва), где обнаружены плотные поселения *S. droebachiensis*. Вулканическая активность, проявляясь в этой закрытой бухте в виде подводных газогидротерм, обусловливает специфичность физико-химических условий водной массы и создает уникальный биотоп. С одной стороны, в распределении видов морских ежей на о. Янкича существуют тенденции, сходные с таковыми в прикамчатских водах: на открытом побережье острова, в водах Охотского моря и Тихого океана, которое по многим параметрам близко к I типу биотопа, обитают поселения *S. polyacanthus*, а в закрытой бухте острова — исключительно *S. droebachiensis*. Однако температура морской воды в открытой зоне здесь на 6–9, а в закрытой бухте — на 3–5 °С ниже таковых в прикамчатских водах (Гавриленко и др., 1989). В связи со сложной динамикой прилегающих к острову морских вод на открытом побережье и в связи с вулканической активностью внутри бухты сезонные колебания температуры воды в обоих биотопах существенно сглажены (Кусакин, 1974; Христофорова, 1989). Ввиду значительной изолированности в бухте практически отсутствует прибойность. Промежуточный слой воды б. Кратерной, к которому приурочены поселения *S. droebachiensis*, характеризуются океанической соленостью и повышенным содержанием кислорода. Однако более существенным отличием от других полузамкнутых водоемов является активное поступление в воду продуктов вулканизма, обусловливающих уникальный химизм воды (Пропп и др., 1989; Тарасов, Жирмунский, 1989).

Бореальные районы Баренцева моря. На материковом побережье Баренцева моря *S. droebachiensis* заселяет несколько иной спектр биотопов. Он встречается на участках побережья различной морфологии: в губах фиордового типа (Погребов и др., 1975), в открытых зонах, реже в губах, отделенных от открытого моря порогом (Дробышева и др., 1979). Этот вид предпочитает здесь селиться в открытых прибрежных зонах, губах и заливах на участках со значительной, но не максимальной прибойностью (Пропп, 1971; Дробышева и др., 1979; Джус, Фролова, 1986). Степень прибойности в таких участках варьирует от 2 до 4. Соленость в Баренцевом море отличается значительным постоянством, в прибрежных водах она составляет в среднем 33–34‰ (Широколобов, 1985) и близка к океанической в различных районах моря (Зенкевич, 1951). Лишь весной соленость кратковременно опускается до 28‰ в слое 2–3 м на открытых участках (Пропп, 1971) и до 26–31‰ во фиордовых губах (Пропп и др., 1975).

S. droebachiensis в этом районе проявляет более стеногалинные черты, о чем говорит резкое снижение его численности в местах с пониженной соленостью (Дробышева и др., 1979). Интенсивные процессы водообмена в Баренцевом море создают благоприятный кислородный режим на всех глубинах, где концентрация кислорода не опускается ниже 5–6 мл/л (Ильин и др., 1985), лишь в придонных слоях (40–45 м) губ фиордового типа она может опускаться до 2,5 мл/л (Пропп и др., 1975).

Температурные условия существования вида в юго-западной части Баренцева моря близки к таковым Северо-Западной Пацифики, но варьируют значительнее. Прогрев прибрежных вод летом достигает 15–16 °С в западной части и 8–9 °С в восточной (Пропп, 1971).

Данные по вертикальному распределению *S. droebachiensis* и *S. pallidus* в Баренцевом море (рис. 3.1.1, 3.1.2) свидетельствуют, что диапазоны глубин обитания видов здесь перекрываются в большей степени, чем в других регионах; особенно отчетливо это прослеживается в северной части моря (70–80° с. ш.). Тем не менее, в южной части моря, как и на других акваториях бореальной зоны, нижнюю границу массового распространения *S. droebachiensis* и верхнюю *S. pallidus* можно обнаружить на глубине 25–50 м, что соответствует положению летнего термоклина (табл. 3.3.2.2). *S. pallidus* предпочитает глубины более 50 м и редко встречается на глубине 15–20 м (Джус, Фролова, 1986), а основные поселения *S. droebachiensis* приурочены к верхнесублиторальной зоне до глубины 30–40 м (Пропп, 1971).

Повышение температуры воды, происходящее в основном за счет влияния теплого прибрежного течения, в меньшей степени проявляется во фиордовых губах, где термоклин из-за значительной изолированности водоема не опускается глубже 20 м, и температура воды на горизонте 20–40 м может быть ниже на 3–7 °С по сравнению с соответствующими глубинами открытого побережья (Пропп и др., 1975).

В.Б. Погребов с соавторами (1975) указывают лишь на некоторое сходство состава сообщества, обитающего в фиордовой губе глубже 15–20 м, с арктическими сообществами, не выделяя среди иглокожих *S. pallidus*. Позднее М.В. Пропп (1977) констатирует более высокое относительное содержание особей этого вида среди ежей во фиордовой губе по сравнению с таковым на открытом побережье (10–15 и 0,1% соответственно). Несомненно, что повышенная встречаемость этого вида в губе обнаруживается именно в составе вышеупомянутого сообщества в холодноводной зоне, где *S. pallidus* находит для себя лучшие условия, чем в мелководных бухтах Восточной Камчатки, хуже обеспеченных кислородом в придонных слоях.

В Баренцевом море в защищенных акваториях наблюдаются неоднократно отмечавшийся подъем и сужение пояса донных группировок (см. Скарлато и др., 1967). Определяющим это явление фактором, служит, по-видимому, снижение турбулентности воды, обусловливающее подъем термоклина, снижение освещенности дна, заиление грунта, снижение концентрации кислорода — то есть комплекс факторов, характерных для придонных участков закрытых акваторий (Пропп и др., 1975) и глубоководных районов открытого моря. Эти факторы, в свою очередь, обусловливают характер батиметрического распределения гидробионтов.

Придонные слои Баренцева моря при постоянной, близкой к океанической, солености различаются термическим режимом: в прибрежных юго-западных районах температура в течение года в среднем колеблется в пределах от 0 до 3,7 °С (Цехоцкая, 1985), а к северо-востоку диапазон годовых температур уменьшается (Бойцов, 1985) и в зависимости от рельефа дна варьирует от –1,3 до +1 °С (Добровольский, Залогин, 1982). Влиянием температурного фактора можно объяснить встречаемость *S. droebachiensis* за границами его массового распространения (на глубине более 40–50 м) в южных и западных частях Баренцева моря, подверженных влиянию Нордкапской ветви теплого течения Гольфстрим. Эта ветвь в осенний период иногда обусловливает разрушение термоклина и прогрев воды до дна (175 м и глубже) до 6°С (Шорыгин, 1928; Зернов, 1949; Зенкевич, 1951; Бойцов, 1985). По-видимому, именно повышение придонной температуры, не встречающееся в других морях России в пределах ареала этого вида, способствует проникновению отдельных особей на мало типичные для него большие глубины. Вероятно, аналогичное явление происходит в Норвежском и Гренландском морях, находящихся под влиянием Гольфстрима, где также зафиксированы глубоководные находки *S. droebachiensis*.

Арктические моря. В суровых арктических условиях северной части Баренцева и западной части Карского моря (Земля Франца-Иосифа, Новая Земля), где практически круглый год температура воды в поверхностном слое отрицательная, *S. pallidus* чаще поднимается в верхнюю сублитораль (рис. 3.1.1), а *S. droebachiensis* становится очень редким и распределяется по различным глубинам, несколько чаще встречаясь на горизонтах 50–100, а также 150–200 м (рис. 3.1.2), где по углублением дна поступают более теплые атлантические воды (Добровольский, Залогин, 1982).

В Белом море, несмотря на своеобразный термический режим и пониженную соленость, распределение морских ежей сходно с таковым в северной части Баренцева и западной части Карского моря: *S. droebachiensis* встречается очень редко (известны всего три находки в Кандалакшском заливе на глубине от 35 до 96 м), а *S. pallidus* предпочитает заселять глубины 10–70 м (15–75 м, по данным А.А. Шорыгина (1926) (определен как *S. droebachiensis*)), где наблюдается понижение солености до 24–28‰ и температура варьирует от 10 до –1 °С. Таким образом, в Белом море этот вид избегает сильно прогреваемые и более опресненные участки и в то же время редко опускается глубже 80–100 м в зону постоянных отрицательных температур.

На большей части акваторий азиатских арктических морей (восточная часть Карского, Лаптевых, Восточно-Сибирское и западная часть Чукотского) *S. droebachiensis* практически не встречается, а *S. pallidus* чаще обитает в сублиторальной зоне, где абиотические условия довольно однородные и маловариабельны. Температура в среднем варьирует в пределах от –1,5 до

+1,5 °С, лишь на мелководьях летом она может локально повышаться до 3–4 °С (Добровольский, Залогин, 1982). Вид избегает более прогреваемые и опресненные участки материкового побережья, находящиеся под мощным влиянием сибирских рек и встречается в основном в более мористых районах (рис. 2.1.1). Опреснение здесь сказывается в меньшей степени, и на глубине 0–200 м соленость достигает 29–34‰ (Добровольский, Залогин, 1982). Практически на всей акватории арктических морей вследствие мощного развития ледового покрова и плавучих льдов прибойность существенно снижена и даже на ограниченных открытых летом участках достигает лишь 1–2 степени.

Верхне-бореальные районы Атлантики и Северо-Восточной Пацифики. Явление замещения мелководного *S. droebachiensis* более глубоководным *S. pallidus* у нижней границы сезонных вариаций температуры воды (летнего слоя) на 30–60 м обнаружено и в других районах перекрывания ареалов обоих видов, например на атлантическом побережье Канады (Swan, 1962). Анализируя данные Э. Вассера (Vasseur, 1951), можно проследить аналогичное явление на скандинавском побережье. Однако в этом районе зона замещения одного вида другим отмечается на меньшей глубине (10–25 м), чем в большинстве бореальных районах открытого побережья. Очевидно, что это обусловлено вышеупомянутой специфической гидрологией фиордовых водоемов, в которых проводились исследования данного автора. Перечисленные факты свидетельствуют об устойчивом характере подобного батиметрического распределения этих видов в пределах бореальной части их ареалов.

Следует отметить, что если гидрологические условия обитания *S. pallidus* на подавляющей части ареала довольно постоянны — низкая температура, незначительная степень гидродинамики, высокая соленость, то в ареале *S. droebachiensis* они подвержены гораздо большей изменчивости. На побережье Северной Норвегии *S. droebachiensis* существует при температуре до 9 °С (Falk-Peterson, Lonning, 1983). Вдоль атлантического берега Северной Америки температура максимального прогрева воды колеблется в зависимости от расположения района. Так, в районе Ньюфаундленда летняя температура достигает 14–15 °С (Himmelmann, 1980, 1984; Keats et al., 1984). Сходные температуры (12–15 °С) наблюдаются у побережья Новой Шотландии (Scheibling, Stephenson, 1984; Mann et al., 1984). В более южных районах (зал. Мэн) вид существует при максимальной температуре 17 °С, а возле южной границы ареала вида в Северо-Западной Атлантике у п-ва Кейп-Код ее летние значения могут достигать 22 °С (Stephens, 1972). Однако такую высокую температуру могут выдерживать лишь взрослые особи, тогда как верхним пределом для нормального развития личинок является 9–10 °С (Runnstrom, 1927; Stephens, 1972) и 13–15 °С (Hart, Scheibling, 1988). До 12–15 °С прогревается вода на побережье о. Ванкувер (Himmelmann, 1976), который расположен возле южной границы ареала вида в Северо-Восточной Пацифике.

Во многих районах ареала *S. droebachiensis* приурочен к фиордовому типу побережья (Скандинавия, Британская Колумбия, о. Ньюфаундленд, Новая Шотландия, тихоокеанское побережье п-ова Аляска, Принц Вильям Саунд, Архипелаг Александра) или побережью с глубоко врезанными заливами и эстуариями рек (Бристольский залив, заливы Св. Лаврентия, Нортон, Коцебу). Закономерным в таких районах является снижение прибойности и увеличение флуктуации солености воды. Канадскими авторами (Himmelmann et al., 1983, 1984; Drouin et al., 1985) отмечается способность к выживанию *S. droebachiensis* в эстуарии Св. Лаврентия при понижении солености до 16–19‰. В некоторых норвежских фиордах, где обитает этот вид, соленость опускается до 25‰ (Vasseur, 1952), а нижняя летальная граница для морских ежей из Норвегии составляет 21,5‰ (Lange, 1964). При 27‰ ежи этого вида наблюдались в приустьевых районах побережья Нидерландов (Wolff, 1968). Более высокая толерантность особей *S. droebachiensis* к гипоосмотическим условиям зарегистрирована на североамериканском побережье Пацифики — до 12–13‰ (Sabourin, Stickle, 1981), до 14,1‰ — в Линн Кэнэл (Архипелаг Александра) (Stickle, Denoux, 1976).

Во Фрайди Харбор (о. Сан-Хуан) личинки этого вида способны выдерживать понижение солености до 20‰ более месяца, тогда как личинки *S. pallidus* длительно существовали лишь при 25–27,5‰ (Roller, Stickle, 1985). В стратифицированном эстуарии этого региона отдельные особи *S. droebachiensis* могут выдерживать понижение солености даже до 10‰ (Stikle, Ahokas, 1974). Во внутренних заливах о. Ванкувер, населенных этими ежами, соленость может опускаться до 20‰ (Himmelmann, 1976). Экспериментальные работы, проведенные с морскими ежами из при-

брежных вод Аляски и штата Вашингтон (Stickle, Liu, Foltz, 1990), показали, что особи *S. droebachiensis*, собранные как в районах с изменчивой соленостью (пролив возле Джуно, Аук Бэй), так и неизменной соленостью в течение года (Фрайди Харбор) теряли свою активность при понижении солености до 15‰. Особи *S. pallidus* показали меньшую устойчивость к понижению солености: они прекращали двигательную активность уже при 20‰. (Stickle, Liu, Foltz, 1990).

Во многих из указанных районов Северо-Западной Атлантики и Северо-Восточной Пацифики массовые поселения этого вида отмечаются не только в закрытых районах, но и на открытых океанических участках с максимальной океанической степенью прибойности и постоянно высокой соленостью воды (Himmelmann, 1976, 1980, 1984; Miller, 1985).

Нижнебореальные приазиатские районы Пацифики. Характер зависимости вертикального распределения видов от температуры, отмеченный в высокобореальных и арктических акваториях, прослеживается и в южной части Охотского и в северной части Японского моря, с тем отличием, что в верхней сублиторали вместо *S. polyacanthus* или *S. droebachiensis* появляются более теплолюбивые *S. intermedius* и *M. nudus*. Так, по данным А.В. Смирнова (1982), В.И. Фадеева и В.В. Ивина (1985), в районах о. Монерон и зал. Анива постепенное замещение этих видов на *S. pallidus* происходит на глубине 25–40 м, причем А.В. Смирнов связывает смену низкобореальных видов иглокожих широкобореальными и бореально-арктическими с положением границы поверхностной водной массы (летнего слоя), что оказывается справедливым и для некоторых других типов беспозвоночных (Голиков, Скарлато, 1967).

По мере увеличения температуры поверхностного слоя и его толщины с продвижением на юг (табл. 3.3.2.2) происходит расширение зоны замещения видов и опускание ее на большие глубины — от 25–40 до 60–100 и более метров. Это отчетливо прослеживается при сравнении вертикального распределения видов (табл. 3.1.1, рис. 3.1.1, 3.1.3) в южной части Японского моря.

Биотопическая дифференциация между *M. nudus* и *S. intermedius* в верхней сублиторали не столь ярко выражена, как у других изучаемых видов. Вдоль Центрального Приморья они совместно встречаются на разных типах побережья, реже обитая только в опресненных участках бухт и загрязненных акваториях. Тем не менее, частота встречаемости поселений *M. nudus* выше, чем *S. intermedius* в районах, характеризующихся повышенной гидродинамикой. Так, в Амурском, Уссурийском заливах, заливах Посьета, Находка и Восток в открытых районах, возле островов, мысов и в центральных частях бухт средняя плотность *M. nudus* достоверно выше, чем у *S. intermedius* (2,2 и 0,8 экз./м^2, соответственно), тогда как на закрытых участках и в закрытых бухтах средняя плотность обоих видов достоверно не различается: 1,2 и 1,6 экз./м^2. Это согласуется с результатами исследований М.Г. Бирюлиной (1975). К аналогичному выводу можно прийти, анализируя данные других авторов (Скарлато и др., 1967; Баранова, 1971; Фадеев, 1980).

Температура воды, при которой оба вида существуют в зал. Петра Великого, колеблется от отрицательной в зимний период до 17–23 °С летом (Поганкин, 1952; Левин, 1969; Баранова, 1971; Морозов, 1981), а в период размножения в этом районе она поднимается до 14–22 °С (Касьянов и др., 1980), 16–20 °С (Найденко и др., 1982). В более закрытых районах слой воды на глубине 0–4 м, где встречаются оба вида, может прогреваться до 25 °С (Степанов, 1976). Однако *S. intermedius* в северных частях своего ареала в районе Татарского пролива и Южных Курильских о-вов обитает при более низких температурах — от 10 до 14–16 °С, тогда как *M. nudus* в южной части Японского моря способен выдерживать прогрев воды до 25–26 °С. Различие термопатии этих видов обусловливает расхождение их батиметрических характеристик (рис. 3.1.3): в районе Приморья *S. intermedius* проникает на большую глубину, в зону более низких температур, до 4–7 °С (Дьяконов, 1938 (определен как *S. pulchellus*)), по сравнению с *M. nudus*, распределение которого, как правило, ограничено хорошо прогреваемым 15–25-метровым слоем.

Некоторые авторы отмечают высокую устойчивость обоих видов к понижению солености воды. Так, по наблюдениям А.М. Дьяконова (1938), *S. intermedius* встречается в куту б. Преображения, водоеме эстуарного типа. М.В. Поганкин (1952) характеризует *S. intermedius* и *M. nudus* как эвригалинные виды, указывая значение 5,9‰ в качестве нижнего предела солености. Однако более поздние исследования поселений обоих видов не подтверждают выводов последнего автора. По мнению М.Г. Бирюлиной (1975), эти ежи не выносят значительного опреснения воды, так как в период сильных дождей неоднократно отмечалась гибель ежей в прибрежных участках и

вблизи устьев рек. По данным В.А. Павлючкова (перс. сообщение), минимальная соленость, при которой обнаружен *S. intermedius*, составляет 23,4‰, а по мнению З.И. Барановой (1971) (определен как *S. pulchellus*) — 29,9‰. Довольно плотные скопления этого вида существуют в лагуне Буссе (о. Сахалин), где, по литературным источникам (Голиков, Скарлато, Табунков, 1985; Бровко, 1990), соленость колеблется в пределах 26–32‰. Подобная информация о *M. nudus* отсутствует, но можно предположить, что виды, совместно обитающие в разнообразных биотопах, имеют сходные пределы толерантности к понижению солености воды.

Если учесть, что в закрытых и полузакрытых акваториях различных типичных районов обитания видов (зал. Восток, б. Троицы, б. Алексеева) на глубине 5–10, 2–15 м соленость не опускается ниже 31‰ (Левин, 1969; Бирюлин и др., 1970; Степанов, 1976), а в открытых акваториях — ниже 33‰, и принять во внимание результаты более поздних публикаций, то диапазон осмоустойчивости этих видов можно обозначить в пределах от нормальной океанической до солености 26–30‰, которая соответствует III барьерной солености для стеногалинных морских организмов по классификации Н.В. Аладина (1986).

3.4. Аутэкологические характеристики видов

Условия обитания каждого вида в наиболее типичных биотопах изученных районов ареала можно представить следующей схемой (см. цветная вкладка, стр. 197, рис. 7).

Strongylocentrotus pallidus

В акватории бореальных морей в основном заселяет нижнесублиторальную и верхнебатиальную зону, которой присущи низкие температуры, высокая соленость и минимальная степень гидродинамики. В арктических районах поднимается в сублитораль, где может выдерживать незначительные локальные вариации солености воды. В Белом море подвергается незначительному гипоосмотическому стрессу и адаптирован к более широкому диапазону температур.

В целом вид можно охарактеризовать как эврибатный в пределах зоны сублиторали и верхней батиали, криофильный: термопатия от отрицательных температур до 3–5 °С, реже — до 8–10 °С, и стеногалинный: пределы осмоустойчивости от нормальной океанической до III барьерной солености — 26–30‰ (по классификации Н.В. Аладина, 1986). Обитая в основном в слаботурбулентных зонах, вид малоустойчив к воздействию прибоя: степень прибойности типичных местообитаний, как правило, не выше 1–2. Степень его эвриэдафичности, по сравнению с другими видами, более выражена, что напрямую связано со слабой гидродинамической напряженностью его местообитаний. В типичной зоне обитания (глубже 30 м) чаще встречается на смешанных грунтах, реже — на мягких; на прибойном мелководье, где встречается редко, проявляет черты литофила, заселяя твердые и, реже, смешанные грунты.

Strongylocentrotus droebachiensis

На примере этого вида наиболее ярко проявляется разнообразие адаптационных возможностей широко распространенного вида, обитающего в верхних горизонтах сублиторали, где факторы среды варьируют в широком диапазоне в зависимости от широтного расположения биотопа.

В беринговоморском и курило-камчатском районе *S. droebachiensis* проявляет выраженные черты «бухтового» вида, предпочитая заселять малоприбойные мелководные акватории, хорошо прогреваемые летом и подвергающиеся периодическому распреснению. Эта тенденция сохраняется и в Охотском море, имеющем в материковом прибрежье скорее континентальный гидрологический режим, однако вид способен заселять там и открытые морскому прибою места. Более эвритопный характер расселения вида наблюдается в бореальной зоне Баренцева моря, где он населяет участки побережья с различной морфологией и гидрологией, предпочитая, однако, более открытые акватории. Благоприятные для вида осмотические условия обусловливают более стеногалинные черты его баренцевоморской популяции. В специфических температурных условиях Баренцева моря у границы с арктической зоной вид проявляет устойчивую тенденцию к эврибатности в пределах сублиторали — верхней батиали. На больших глубинах он способен выдерживать малотипичные для него низкотемпературные условия.

Анализ характера распределения вида в других точках ареала по литературным источникам подтверждает его широкую экологическую валентность. Эвритопность вида наиболее ярко проявляется в регионах, где он является единственным видом морских ежей в верхней сублиторали (северо-европейские моря, североамериканское побережье Атлантики, материковое побережье Охотского моря). Это наводит на мысль, что одним из основных факторов, позволяющим *S. droebachiensis* заселить весь спектр пригодных для обитания правильных морских ежей мелководных биотопов в этих районах, является отсутствие конкуренции с другими видами. С другой стороны, в курило-камчатском и командорско-алеутском регионе, по-видимому, именно наличие сильного конкурента *S. polyacanthus*, хорошо адаптированного к условиям открытого побережья, приводит к вытеснению *S. droebachiensis* в закрытые акватории.

В целом вид можно охарактеризовать как преимущественно верхнесублиторальный, реже нижнесублиторальный. Эвритермичен в пределах условий высокобореальных районов. Термопатия вида (в летних температурах) представлена широким диапазоном: от 3 до 15–17 °С. Он более эвригалинен по сравнению с другими видами, способен существовать в пределах солености от нормальной океанической до II барьерной солености (16–20‰) в условиях прибойности, варьирующей от 1 до 6 степени. На глубине до 30 м предпочитает твердые, реже — смешанные грунты, свыше 30 м — смешанные, реже мягкие. В целом проявляет черты эвриэдафичности.

Strongylocentrotus polyacanthus

Наиболее стенобионтный вид, хорошо адаптированный к условиям открытого скалистого побережья верхнебореальных районов Азии с океаническим водным режимом. Избегает заселять защищенные, опресняемые и хорошо прогреваемые летом акватории. Типичный верхнесублиторальный стеногалинный вид, способен существовать лишь при солености воды, приближающейся к нормальной океанической. Термопатия (в летних температурах) ограничена узким диапазоном — от 3–5 до 9–10 °С. Обитает на участках побережья с 3–6 степенью прибойности. Стеноэдафичный литофил, предпочитает заселять твердые грунты, более редко — смешанные.

Strongylocentrotus intermedius

Хорошо адаптирован к различным условиям морского прибрежья низкобореальных районов Азии. Населяет участки побережья с разнообразной морфологией и гидрологическими режимами. Способен обитать в водоемах лагунного типа и на открытых акваториях. Обитает преимущественно в верхней сублиторали, реже — в нижней сублиторали. Эвритермичен в пределах низкобореальных условий. Оптимальный температурный диапазон (летние температуры) — от 10–12 до 20–23 °С. По отношению к солености характеризуется как типично стеногалинный морской, редко встречается при условиях ниже III барьерной солености (26–30‰). Способен обитать на открытом побережье с прибойностью до 5 степени, но наиболее типичные местообитания — не более 3–4 степени. На глубине до 30 м предпочитает твердые, реже смешанные грунты, свыше 30 м — смешанные, реже мягкие. В целом проявляет черты эвриэдафичности.

Mesocentrotus nudus

По своим аутэкологическим характеристикам близок к *S. intermedius*, и в районах совместного обитания населяет во многом аналогичные с ним биотопы. Однако проявляет склонность к заселению более открытых районов и имеет некоторые особенности, придающие виду более стеногалинные черты.

В северных районах ареала — ярко выраженный верхнесублиторальный, стенобатный вид, его батиметрическое распределение ограничено глубиной 0–25 м. В южных районах способен опускаться до нижних горизонтов сублиторали. Более теплолюбив, оптимальный температурный диапазон — от 14 до 25–26°С. Гипоосмоустойчивость, по-видимому, аналогична таковой *S. intermedius*, в пределах от нормальной океанической до III барьерной солености (26–30‰). Резистентен к воздействию прибоя, предпочитает места с повышенной гидродинамикой, 4–5 степени прибойности. В северных районах ареала проявляет черты стеноэдафичного, литофильного вида, на мелководье преимущественно заселяет твердые грунты, реже — смешанные.

Вышеизложенные характеристики видов носят обобщенный характер и отражают наиболее типичные черты их аутэкологии. Очевидно, что в маргинальных районах ареалов и в зонах экотонов особи подвергаются воздействию более широких диапазонов факторов среды. Однако эти малочисленные поселения, по-видимому, носят характер зависимых или псевдопопуляций, ввиду невозможности завершения животными жизненных циклов в стрессовых условиях.

Различия в очертании графически представленных аутэкологических характеристик видов (см. рис. 3.3.2.3) отражают закономерности их пространственного распределения. Так, среди наиболее холодноводных видов — *S. pallidus*, *S. droebachiensis* и *S. polyacanthus* — эти различия наиболее заметны, что напрямую связано с ярко выраженной пространственной дифференциацией их биотопов, проявляющейся в районах совместного обитания видов. С другой стороны, более тепловодные *M. nudus* и *S. intermedius* близки по своим характеристикам, и предпочитаемые ими биотопы в значительной мере пространственно перекрываются. *S. droebachiensis* и *S. pallidus*, обладающие более широкими диапазонами устойчивости к различным факторам среды, имеют и большие площади ареалов по сравнению с другими, более стенобионтными видами.

3.5. Морфологическая изменчивость в зависимости от факторов среды

3.5.1. Анализ морфологической изменчивости

С целью минимизации размерной зависимости использовали особей с диаметром панциря 50±5 мм. После установления видовой принадлежности подсчитывали количество интерамбулакральных и амбулакральных пластин (и, соответственно, количество первичных игл) в рядах, число ребер на первичных иглах, взятых в районе амбитуса. Измеряли диаметр и высоту панциря без игл с точностью до 1 мм и толщину панциря в области амбитуса штангенциркулем с точностью до 0,1 мм.

Для оценки степени защищенности панциря игольным покровом был введен специальный параметр, названный условно «индекс игл», вычисленный по формуле:

$$I = W \times N / 100,$$

где W — среднее количество ребер первичных игл; N — среднее количество первичных игл на панцире, вычисленное по формуле:

$$N = (N_i + N_a) \times 10,$$

где N_i и N_a — среднее количество первичных игл в интерамбулакральном и амбулакральном рядах, соответственно, у особей одного вида с диаметром панциря 50±5 мм, взятых из разных точек его ареала.

«Литофильность» видов подсчитывали как среднюю относительную встречаемость (F) видов на твердом типе грунта по формуле:

$$F = 100\,X / Y,$$

где X — количество проб твердого субстрата, на котором был найден вид; Y — общее число проб, содержащих данный вид морских ежей.

3.5.2. Толщина панциря

Защитой морских ежей от механических повреждений, помимо игольного покрова, является панцирь, форма и толщина которого имеет первостепенное значение. Из рис. 3.5.2.1 видно, что между толщиной панциря трех видов морских ежей *(S. pallidus*, *S. polyacanthus* и *S. droebachiensis)* из различных районов своих ареалов и глубиной существует обратная зависимость: с уменьшением глубины происходит увеличение толщины панциря.

Более ярко эта тенденция проявляется у особей вида *S. polyacanthus*, типичное местообитание которого — мелководный открытый океанический скалистый берег. Наиболее толстым панцирем (в среднем 1,28±0,04 мм) обладают особи, обитающие в зоне наиболее сильного прибоя, на глубине до 5 м. С увеличением глубины толщина панциря снижается, достигая минимума (0,55±0,03 мм) на глубине 20–50 м. Таким образом, толщина панциря у особей данного вида, живущих в зоне, не подверженной воздействию прибоя, по меньшей мере вдвое тоньше, чем аналогичный показатель у особей, обитающих на мелководье.

Аналогичная тенденция прослеживается и у двух других рассматриваемых видов. Однако толщина панциря у особей этих видов в прибойной мелководной зоне меньше, чем у *S. polyacanthus*: в среднем 1,16±0,03 мм у *S. droebachiensis* и 1,100,14 мм у *S. pallidus*. С другой стороны, обитая в более широком диапазоне глубин, по сравнению с чисто сублиторальным *S. polyacanthus* у данных видов происходит значительное истончение панциря в более глубоководных участках шельфа: до 0,37±0,06 мм на глубине 100–200 м у *S. droebachiensis* и до 0,35±0,04 мм на глубине 200–300 м у *S. pallidus*.

Логично предположить, что особям с более толстой и, соответственно, более крепкой скорлупой легче противостоять механическим воздействиям. Сравнивая возможность получения повреждений тела (уязвимость) особей разных видов в прибойном мелководье, можно предположить, что *S. polyacanthus*, обладая более толстым панцирем, более защищен от повреждающего воздействия прибоя, чем эвритопный вид *S. droebachiensis* при сходных размерах (около 50 мм в диаметре панциря) и тем более глубоководный *S. pallidus*. А если учесть реальное соотношение доминирующих размеров особей разных видов в прибойной зоне (*S. polyacanthus* достигает максимальных размеров 70–100 мм при средней толщине панциря до 2 мм, *S. droebachiensis* — 60–70 мм при средней толщине панциря не более 1,4–1,5 мм, а *S. pallidus* — не более 40 мм при средней толщине панциря не более 0,9 мм), то преимущество первого становится еще более очевидным.

С увеличением глубины с 0–5 до 20–50 м средняя толщина панциря и максимальные размеры *S. polyacanthus* снижаются более резко, чем у *S. droebachiensis*, а максимальный диаметр *S. pallidus* увеличивается до 20 мм и более (рис. 3.5.2.2), при этом средняя толщина его панциря по сравнению с аналогичным показателем у других видов оказывается выше (рис. 3.5.2.1). По мере дальнейшего увеличения глубины резкое снижение толщины панциря до минимальной (0,3–0,35 мм) у *S. droebachiensis* начинается с глубины 50 м, а у *S. pallidus* — лишь с 200 м. При этом у *S. pallidus* наблюдается постепенное увеличение максимального размера панциря по мере увеличения глубины с 0 до 50–100 м (рис. 3.5.2.2).

Таким образом, согласно данным Т.А. Иберта (Ebert, 1982), увеличение массы стенки тела (которая, по его терминологии, характеризуется густотой игольного покрова и толщиной панциря) повышает выживаемость морских ежей, а размер особей значительно снижается в маргинальных местообитаниях, характеризующихся неблагоприятными для них условиями. Поэтому *S. polyacanthus* наиболее адаптирован по строению тела к существованию в условиях прибойного мелководья до глубины 20 м, *S. droebachiensis* адаптирован к мелководью с умеренной прибойностью до глубины 50 м, а *S. pallidus* — к существованию в более глубоководной слаботурбулентной зоне в диапазоне глубин 20–200 м.

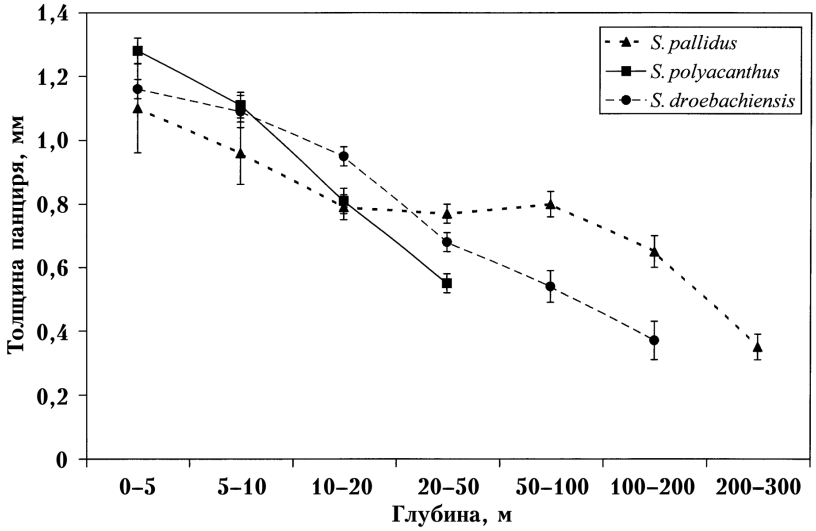


Рис. 3.5.2.1. Зависимость толщины панциря *Strongylocentrotus pallidus*, *S. polyacanthus* и *S. droebachiensis* в различных районах северных и дальневосточных морей от глубины обитания. Вертикальными линиями указан доверительный интервал

Совершенно очевидно, что реализовать свои морфологические адаптивные возможности животные могут лишь в оптимальных условиях среды (Турпаева, 1987). С другой стороны, в субоптимальных условиях, подавляющих рост и, соответственно, ограничивающих размер морских ежей, факторами являются неблагоприятная температура (Kawamura, Hayashi, 1965) и недостаточные пищевые ресурсы (Ebert, 1968; Hagen, 1983; Himmelman et al., 1983; Keats et al., 1984; Himmelman, 1986; Andrew, 1989; и др.). Недостаток пищевых ресурсов, в свою очередь, обусловливает и уменьшение толщины панциря (Jensen, 1972). Мощное развитие игольного покрова, крупные размеры и прочный панцирь не только защищают морских ежей от механических повреждений в условиях прибоя (Strathmann, 1981; Telford, 1985), но и играют важную роль в снижении пресса хищных крупных беспозвоночных (крабов, омаров), птиц и рыб (Tegner, Dayton, 1977; Tegner, Dayton, 1981; Sloan et al., 1987). Все эти факторы в значительной степени определяют степень выживаемости морских ежей.

3.5.3. Форма панциря

При всем многообразии биотопов с широким спектром физических факторов в разных точках ареалов данных видов, и, соответственно, с большим диапазоном географической изменчивости, прослеживается достоверное изменение формы их панциря (отношение диаметра панциря к его высоте) на разных глубинах. Наиболее равномерное уменьшение относительного диаметра панциря с уменьшением глубины отмечено у *S. pallidus*, обитающего в широком диапазоне глубин. По сравнению с особями других видов, встречающихся на глубине 0–10 м, выпуклость панциря особей *S. pallidus* также является наиболее выраженной, относительный диаметр панциря не превышает 1,82±0,04 мм (рис. 3.5.3.1, 3.5.3.2). На глубине 10–20 м относительный диаметр панциря *S. pallidus* остается неизменным (1,83±0,02 мм), но с увеличением глубины он увеличивается, достигая максимума 2,06±0,05 мм на глубине 200–300 м, панцирь уплощается.

У *S. droebachiensis* на глубине от 0 до 100 м относительный диаметр панциря варьирует в пределах 1,87–1,92 мм, не демонстрируя достоверных изменений. Однако с дальнейшим увеличением глубины он резко возрастает до 2,14±0,6 мм, что свидетельствует о заметном уплощении формы панциря (рис. 3.5.3.1).

У *S. polyacanthus* эта зависимость имеет иной характер: на глубине 0–5 м отношение диаметра панциря к высоте 1,94±0,04, на 5–10 м — 1,99±0,06, на 10–20 м — 2,03±0,04, а на 20–50 м — 1,95±0,05. При росте глубины с 0–5 до 10–20 м происходит незначительное увеличение относительного диаметра панциря (рис. 3.5.3.2), но эти различия недостоверны. Единственное достоверное различие обнаружено в диапазонах глубин 10–20 и 20–50 м. Таким образом, у особей данного вида

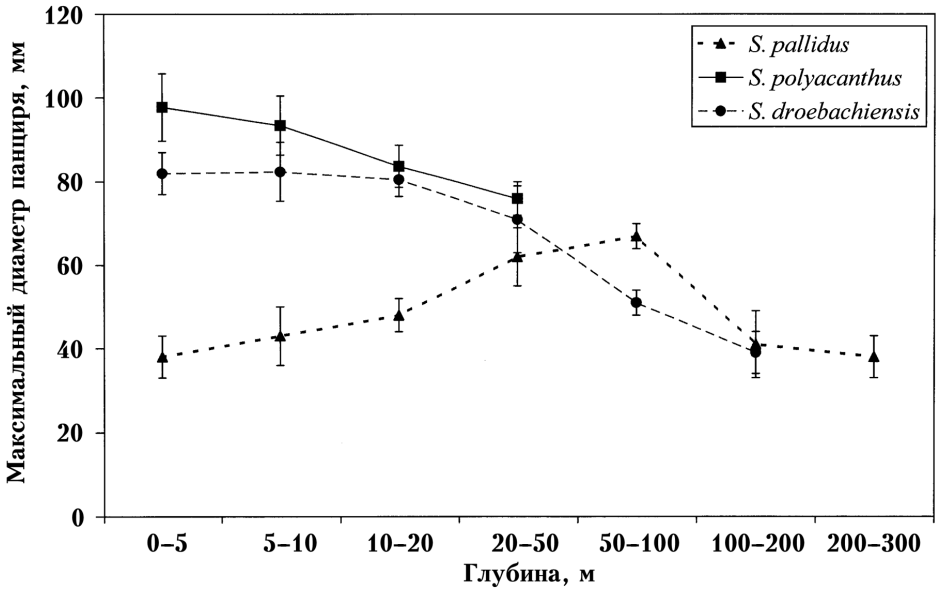


Рис. 3.5.2.2. Зависимость максимального размера панциря *Strongylocentrotus pallidus*, *S. polyacanthus* и *S. droebachiensis* в различных районах северных и дальневосточных морей от глубины обитания

по мере уменьшения глубины обитания с 20–50 м до 10–20 м происходит уплощение купола панциря, т. е., в отличие от панциря других видов, панцирь у *S. polyacanthus* становится достоверно более плоским не на большой глубине, как у других видов, а в диапазоне глубин 10–20 м.

Замечено, что увеличение высоты купола панциря, обусловливающее полусферическую форму тела, делает конструкцию панциря более жесткой и прочной (Telford, 1985). Это, по-видимому, компенсирует недостаточную толщину панциря у особей *S. droebachiensis* и *S. pallidus* (рис. 3.5.2.1), обитающих в прибойной зоне, что, несомненно, повышает их выживаемость. Уплощение панциря, которое выражено у *S. pallidus* в большем диапазоне глубин, но менее ярко, чем у *S. droebachiensis*, по-видимому, является специфической адаптацией вида к обитанию в глубоководной зоне. Это может быть связано как с особенностями роста панциря в условиях высокого давления на больших глубинах, так и с приспособлениями трофического характера.

Известно, что морские ежи рода *Strongylocentrotus* являются факультативными хищниками зоопланктона (Leighton, 1967; Leighton, Jones, 1968) и для них характерен наружный тип пищеварения (Pequignat, 1966, 1972). По наблюдениям М. Йенсен (Jensen, 1966), захват и умертвление этих беспозвоночных морскими ежами происходит при помощи крупных офицефальных, глобиферных и тридентных педицеллярий, после чего поврежденные и освобожденные организмы падают на поверхность панциря, где захватываются мелкими трифильными педицелляриями. Не исключено, что именно уплощенная поверхность панциря *S. pallidus* на больших глубинах повышает эффективность такого способа питания.

Анализ массового материала из различных районов и глубин позволяет констатировать, что у особей *S. pallidus*, обитающих глубже 50 м, по сравнению с особями с мелководья и особями других видов ежей, происходит увеличение количества и, соответственно, плотности всех типов педицеллярий на 1–2 порядка. Это, несомненно, значительно повышает эффективность вышеописанного типа питания морских ежей *S. pallidus* по сравнению с эффективностью питания особей *S. droebachiensis*, обитающих на тех же глубинах и не имеющих такого количества педицеллярий. Кроме того, большое количество педицеллярий на панцире, при их многофункциональности, обеспечивает более эффективную защиту животного от хищников (морских звезд) (Jensen, 1966) и очистку панциря от инородных частиц (детрита и грунта) при обитании на мягких грунтах в глубоководной зоне.

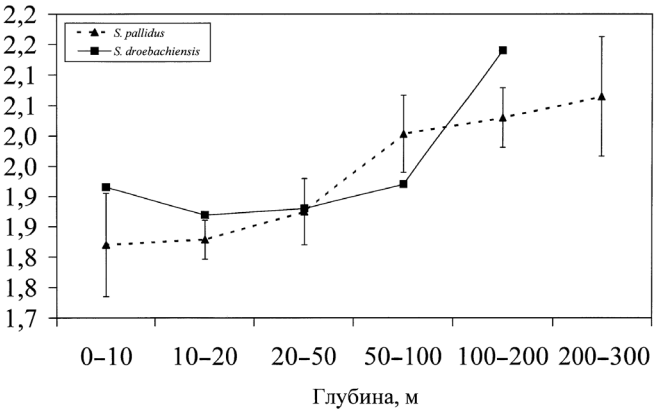


Рис. 3.5.3.1. Зависимость формы панциря *Strongylocentrotus pallidus* и *S. droebachiensis* в различных районах северных и дальневосточных морей от глубины обитания. Здесь и на рисунке 3.5.3.2 по оси ординат – отношение диаметра панциря к его высоте

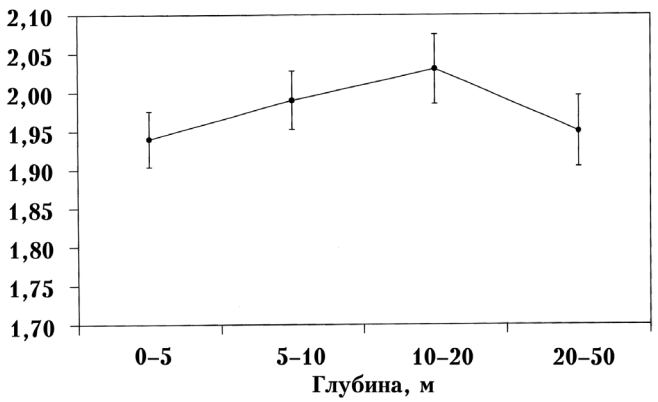


Рис. 3.5.3.2. Зависимость формы панциря *Strongylocentrotus polyacanthus* в различных районах ареала от глубины обитания

По нашим наблюдениям, анализ желудков особей *S. droebachiensis* и *S. pallidus*, взятых с больших глубин, свидетельствует, что в подавляющем большинстве случаев морские ежи потребляют малокалорийную пищу: детрит, микрообрастания или просто грунт. Эти наблюдения подтверждаются и другими исследованиями (Баранова, 1973). С другой стороны, в желудках особей этих видов с мелководья в массе присутствуют бурые, зеленые водоросли, балянусы и остатки других мелких беспозвоночных, характеризующихся, несомненно, более высокой питательностью. Для удовлетворения собственных энергетических потребностей животные, обитающие в глубоководных биотопах, вынуждены пропускать через желудок огромное количество малокалорийного пищевого материала. Результативность сбора пищевого материала определяется деятельностью челюстного аппарата морских ежей — аристотелева фонаря, который обладает способностью увеличиваться в размерах в условиях ограниченных пищевых ресурсов у разных видов морских ежей (Fernandez, Boudouresque, 1997), в том числе видов рода *Strongylocentrotus* (Ebert, 1980; Black et al., 1984). Как свидетельствуют данные Вадера (Vader et al., 1986), размеры аристотелева фонаря *S. pallidus* превышают таковые одноразмерных особей *S. droebachiensis*, и эта тенденция усиливается по мере увеличения размеров морских ежей.

Таким образом, в условиях лимитирования пищи в нижней сублиторали *S. pallidus* более эффективно реализует два способа питания: как сестонофаг он обладает большим количеством педицеллярий, а как детритофаг-соскребатель — более крупным челюстным аппаратом. Другими словами, в условиях глубоководья особи этого вида оказываются более конкурентноспособными по сравнению, в частности, с особями *S. droebachiensis*, а также с особями других верхнесублиторальных видов, так как при помощи вышеупомянутых адаптивных механизмов он способен более эффективно использовать скудные пищевые ресурсы.

3.5.4. Количество, размеры и строение первичных игл

Существование видов морских ежей в типичных для них биотопах, существенно различающихся по характеру и степени механического воздействия, накладывает отпечаток на особенности строения скелетных частей различных видов (табл. 3.5.4).

Иглы имеют в первую очередь защитную функцию (предохраняют панцирь от разрушения). Количество продольных ребер первичных игл тесно связано с толщиной игл и является характеристикой, отражающей прочность иглы на излом. Сопоставляя этот показатель со степенью прибойности типичных местообитаний у разных видов, можно отметить, что количество ребер больше у видов, обитающих в более прибойных экотопах. Хотя у *S. pallidus* и *S. intermedius* количество продольных ребер игл достоверно не различается, последний вид обладает самым большим количеством первичных игл на панцире. Это, несмотря на мелкие размеры игл (в среднем примерно в 1,3–2 раза короче, чем у *S. polyacanthus, S. droebachiensis* и *S. pallidus*), повышает степень защиты панциря *S. intermedius* в прибойном мелководье, так как увеличение густоты игл приводит к распределению ударной нагрузки на большее количество игл и снижает вероятность повреждения панциря.

С другой стороны, минимальное среди других видов количество первичных игл у *M. nudus* уравновешивается максимальным количеством продольных ребер и длиной игл (в 2–3,5 раза

Таблица 3.5.4. Количественные характеристики некоторых скелетных структур видов морских ежей родов *Strongylocentrotus* и *Mesocentrotus*

Количественные характеристики	*S. polyacanthus*	*M. nudus*	*S. droebachiensis*	*S. intermedius*	*S. pallidus*
Количество первичных игл, шт.	485±8	320±9	448±5	541±14	364±8
Количество ребер первичных игл, шт.	30,8±1,6	49,4±1,3	26,9±2,1	20,5±1,4	19,7±1,8
Индекс игл	149	158	121	111	72
Степень прибойности типичных экотопов, баллы	3–6	1–5	1–6	1–5	1–2
«Литофильность» вида, %	82,2	77,0	59,0	52,3	30,6

длиннее, чем у других видов), так как именно крепкие и мощные иглы предохраняют скорлупу от разрушения при ударе (Strathmann, 1981).

У других видов также прослеживается зависимость количества первичных игл на панцире от степени прибойности (табл. 3.5.4). У некоторых видов морских ежей известно так называемое «маскировочное» поведение в условиях открытого прибойного мелководья: *S. intermedius* (Дьяконов, 1938; личные наблюдения), *S. pallidus* (Vasseur, 1951; Баранова, 1977; личные наблюдения), и *S. droebachiensis* (личные наблюдения). Эти виды обладают менее мощными иглами по сравнению с *M. nudus* и *S. polyacanthus*, которые не нуждаются в дополнительной защите панциря от механических повреждений. Тело представителей первых трех видов часто покрыто обломками раковин и мелкими камнями, которые рассредоточивают энергию ударов прибоя на большее количество игл даже при остронаправленном внешнем воздействии.

Более наглядно упомянутые зависимости прослеживаются при рассмотрении индекса игл, который характеризует степень защиты панциря первичными иглами. Игольный покров у видов отражает физические особенности наиболее типичных для вида биотопов, — иными словами, экологические характеристики видов. Действительно, индекс игл, учитывающий количество ребер первичных игл и их густоту, достигает максимального значения у литофильных, обитающих на прибойном мелководье видов (*S. polyacanthus* и *M. nudus*), минимальное — у эвриэдафичного, глубоководного *S. pallidus*, и промежуточные значения — у эвритопных *S. droebachiensis* и *S. intermedius*.

Таким образом, на толщину и максимальный диаметр панциря и игольный покров влияют глубина обитания и степень прибойности биотопа. Показано, что с увеличением глубины и снижением степени прибойности у морских ежей уменьшаются толщина панциря и его максимальный размер. Количество первичных игл, их длина и количество ребер на первичных иглах у каждого вида тесно коррелирует со степенью турбулентности типичных мест его обитания. У видов, обитающих в более широком диапазоне глубин (*S. pallidus* и *S. droebachiensis*), была отмечена тенденция уплощения панциря с увеличением глубины. Рассмотренные типы морфологической изменчивости имеют адаптационный характер и отражают способность животных приспосабливаться к неблагоприятным условиям среды, повышают их выживаемость.

ГЛАВА 4. ОБРАЗ ЖИЗНИ

4.1. Питание

Морские ежи семейства *Strongylocentrotidae* — пример преимущественно растительноядных представителей этого класса (Hyman, 1955). Они едят в основном бурые водоросли, но не брезгуют диатомовыми водорослями, трубчатыми червями, гидроидами и другими животными, а также их остатками. Росту гонад морских ежей особенно способствуют крупная ламинария и мясо рыб.

Пищевые отношения морских ежей с растительными организмами, водорослями и морскими травами — детально рассмотрел Дж. Лоренс (Lawrence, 1975). В ряде публикаций рассматривается питание отдельных видов: *S. droebachiensis* (Prince, LeBlanc, 1992), *M. nudus* (Agatsuma, Nakata, Matsayama, 1993; Сухин, 1998, 2002а, б, в, г, д), *S. intermedius* (Евсеева, 1999; Седова, Брегман и др., 1999; Крупнова, Павлючков, 2000; Евсеева, 2002; Седова, Викторовская, 2002).

В.И. Холодов детально описывает питание морского ежа *S. droebachiensis* в Баренцевом море. Подробно рассмотрены качественные и количественные закономерности питания, состав пищи, включение углерода твердой и растворенной пищи в биосинтез морских ежей, выделение неусвоенной пищи и продуктов распада, энергетический баланс, роль в питании животных и др. (Холодов, 1981; Холодов и др., 1983).

На большей части ареала основным пищевым объектом этого ежа являются ламинариевые водоросли (цветная вкладка, рис. 16, 17). Количественный состав потребляемой пищи зависит от горизонта обитания и времени года. Летом ежи в основном потребляют ламинарию и алярию. Охотнее они потребляют спорофиты, молодые проростки, разрушенные талломы водорослей. Также ежи поедают сезонные зеленые водоросли. В разгар полярной ночи (декабрь, январь) пищевая активность животных падает и на какое-то время прекращается совсем.

Помимо растительной пищи, в желудках *S. droebachiensis* с верхней сублиторали обнаруживаются все виды животных-эпифитов. Каннибализм среди этих ежей — нормальное явление на опустошенных ими участках дна. Помимо этого, в литературе есть указания на поедание ежами трупов животных (Кузнецов, 1946; Турпаева, 1953). У ежей, обитающих на глубине свыше 50–100 м, пища в значительной мере состоит из детрита и малоподвижных животных.

Морские ежи *M. nudus* и *S. intermedius* практически всеядны, но предпочитают питаться бурыми, зелеными и красными корковыми водорослями, морскими травами, а также детритом (Fuji, Kawamura, 1970b; Nabata, Sakai, 1996). При наличии специфических репеллентов, выделяемых макрофитами (Sakata et al., 1991; Shiraishi et al., 1991), морские ежи проявляют определенную селективность в выборе отдельных видов водорослей в качестве пищевых объектов (Hayakawa, Kittaka, 1984; Gao Xusheng et al., 1990).

Ламинария считается наиболее важной пищей для морских ежей (Nabata et al., 1999), так как способствует продуцированию гонад с хорошими качественными и количественными показателями.

Источник липидов	Нейтральные	Фосфолипиды	Гликолипиды
Ламинария	23,9	32,8	43,3
Фекалии ежей	67,0	12,7	20,3

Усваиваются компоненты кормов по-разному. Например, исследование состава липидов *Laminaria cichorioides* и фекалий *S. intermedius* по фракциям (% суммы липидов) дало следующее распределение.

По сравнению с исходными водорослями, в фекалиях оказалось значительно меньше фосфо- и гликолипидов. В процессе переваривания и усвоения водорослей в фекалиях резко уменьшается содержание полиненасыщенных кислот и относительно возрастает доля кислот насыщенных и

мононенасыщенных. Было найдено, что уменьшение относительной концентрации полиненасыщенных компонентов происходит во всех трех фракциях, что можно объяснить только наличием у ежа механизмов избирательного расщепления и усвоения именно этих жирных кислот (Васьковский и др., 1982).

Степень накормленности ежей может определяться разными показателями. Одним из них является кишечный индекс — отношение массы кишечника к массе тела, выраженное в процентах. Величина этого показателя, замеренного в популяциях *S. intermedius* у о. Итуруп, варьировала в очень широких пределах — 0,01–22,9% (Викторовская и др., 2001). Наиболее интенсивно питались неполовозрелые ежи. Этот факт подтверждает известную закономерность снижения скорости питания морских ежей в период созревания гонад (Son, 1999).

Пища в кишечнике морских ежей оформлена в основном в виде почти правильных шарообразных глобул диаметром 2–4 мм. Выполненные нами наблюдения за питанием морских ежей на участках дна разного типа показали, что консистенция и цвет пищевых шариков варьирует относительно мало. Значительно разнообразнее состав непеллетизированных частиц. Фрагменты макрофитов представлены в кишечниках только у ежей, обитающих на заросших водорослями и зостерой участках, в кишечниках животных с песчаных участков много песка.

Химические вещества, освобождаемые водорослями при питании ими ежей, действуют как пищевой атрактант. Глицеролипиды, экстрагируемые из бурой водоросли *Eisenia bicyclis* — мощный пищевой стимулятор *S. intermedius,* тогда как аплизиатерпеноид А, выделенный из двух видов красных водорослей, является мощным пищевым ингибитором (Agatsuma, 2001).

4.2. Хищники, паразиты, болезни

В ряде работ описаны взаимоотношения морских ежей с хищниками и паразитами (Scheibling, Hamm, 1991; Wheatley et al., 1998; и др.).

Несмотря на хорошую защищенность морских ежей иглами и ядовитыми педицелляриями, они могут поедаться другими животными — крабами, морскими звездами, крупными рыбами, млекопитающими (шакалы, песцы и др.) и птицами (в частности, на литорали ежей поедают чайки и вороны). У восточного побережья Камчатки морские ежи *S. pallidus* и *S. polyacanthus* интенсивно поедаются каланами (Бажин, 1989б, 1990, 1991; Бажин, Рязанов, 1991; Зименко и др., 1988; Ошурков, Бажин, 1992; Ошурков и др., 1989; Ошурков, Бажин, Лукин, 1991; Bazhin, 1996).

Степень влияния на популяции морских ежей хищников зависит от многих внешних факторов, например времени года. Так, возможно выпускать молодь ежей зимой или ранней весной, когда большинство хищников (в частности, крабы) неактивны (Harris, 2000). Отмечено, что *S. droebachiensis* не образует защитного полога из игл, как полагали ранее, но уменьшает возможность получения убежищ хищникам, таким как амфиподы и молодые крабы (Harris, 2000).

Хищником для молоди *S. intermedius* диаметром более 15 мм являются крабы *Pugettia quadridens*. В Сангарском проливе и на побережье Тихого океана основными врагами морских ежей являются этот краб и морская звезда *Lysastrosoma anthosticta*. Два вида крабов — колючий *Paralithodes brevipes* и волосатый *Telmessus cheiragonus* — питаются молодью ежей на тихоокеанском побережье Восточного Хоккайдо. Морские звезды *Patiria pectinifera* уничтожают молодь 10 мм в диаметре; эффект увеличивается с увеличением плотности молоди.

Инфекционные заболевания препятствуют жизнедеятельности морских ежей в естественных популяциях и представляют главный барьер при их выращивании. Каждый вид чувствителен к болезнетворным организмам нескольких типов.

Массовую смертность *S. droebachiensis* вызывает патогенная амеба *Paramoeba invadens*. Амеба широко распределена по организму морского ежа, встречается в стенке тела, амбулакральной и нервной системе, в кишечнике. В лаборатории время гибели пораженных животных прямо связано с температурой воды; нижний порог наблюдается при 8–12 °С (Tajima, Lawrence, 2001). У пораженных животных возникает дегенерация мышц амбулакральных ножек, игл и ротовых частей, в результате чего развиваются эпидермальный некроз и потеря игл, а затем — прекращение питания и гибель. Было показано, что результатом болезни может быть инфекция грам-

положительных бактерий и грибов, которые встречаются в незначительных количествах на поверхности тела здоровых животных и могут быть ответственны за болезнь «лысых морских ежей» у животных, инфицированных *P. invadens*.

Неспособность амебы выживать при отрицательной температуре воды показывает, что она периодически интродуцируется из теплых районов. Заболеванию подвергаются как молодь, так и взрослые ежи. Температура является ключевым фактором в развитии парамебиазиса. Вспышки заболевания заканчиваются с понижением температуры воды поздней осенью. Помогают излечению и эпизодически наблюдаемые понижения температуры воды поздним летом–осенью в необычно теплые годы. Морские ежи, обитающие в воде глубже границы термоклина, избегают заболевания (Scheibling, Hatcher, 2001).

В популяции *S. droebachiensis* у берегов Норвегии с 1981 г. отмечается присутствие паразитической нематоды *Echinomermella matsi* (Tajima, Lawrence, 2001). Встречаемость различных жизненных стадий этой нематоды в целомах морских ежей показывает, что паразиты размножаются в их теле. Самки этой нематоды яйцеживородящие, с яйцами и личинками, остающимися в псевдоцеломе. Глотки взрослых особей рудиментарны, питательные вещества абсорбируются ими из целомической жидкости. Нематоды влияют на редукцию гонад ежей; тяжелое заражение может быть причиной их гибели. *E. matsi* заметно снижает выживание и репродукционную способность ежей в пораженном районе.

Морские ежи служат хозяевами множества комменсальных и более или менее паразитических животных. Их иглы часто заселяются различными сидячими организмами — водорослями, губками, гидроидами, кишечнополостными, трубчатыми полихетами, усоногими раками и др. В их пищеварительном тракте присутствуют, часто в больших количествах, комменсальные инфузории, грегарины и др. С морскими ежами постоянно ассоциируются офиуры, полихеты, брюхоногие и даже двустворчатые моллюски, паразитические копеподы, остракоды, креветки, крабы и другие животные. Например, паразитические брюхоногие моллюски рода *Pelseneeria* могут жить на поверхности тела и засверливаться в основаниях первичных игл *S. droebachiensis*.

Распространены у морских ежей и бактериальные заболевания. Массовая смертность S. *intermedius* однажды наблюдалась при их культивировании в Центре рыборазведения на юго-востоке о. Хоккайдо. Погибли почти все ежи — около 800 тыс. экз. Заболевание получило название «пятнистая болезнь» [spotting disease]. Оно наблюдается почти ежегодно в центрах культивирования в южной или центральной части Хоккайдо. Болезнь также наблюдается после переборки морских ежей при температуре воды 11–13 °С на юге Хоккайдо. Отмечены две формы этой болезни: одна (летняя) — при высокой температуре воды, другая (весенняя) — при низкой.

На теле заболевших животных появляются зеленые или черные пятна, происходит частичная потеря игл, затем отслоение эпидермиса на оральной стороне, обесцвечивание перистома и появление темно-зеленых пятен на ротовой части. Развиваются черно-красные повреждения панциря, выпадают иглы, ножки не могут прикрепляться к субстрату. Симптомы сходны с известной болезнью «лысых морских ежей», но являются, по-видимому, ответом на вторичную инфекцию эпидермального поражения. Типичным внешним признаком заболевания является красноватая окраска перистома на ранней стадии заболевания и сине-черная — на поздней. Интенсивные исследования показали, что заболевание вызывается бактериальной инфекцией (Tajima, Lawrence, 2001).

Специалистами также отмечались изменения оксидативной активности в целомической жидкости *S. droebachiensis*, вызываемые патогенной бактерией, предварительно идентифицированной как Pseudomonas sp. (Wheatley et al., 1998).

4.3. Изменения поселений под воздействием хищничества и промыслового изъятия

На основе многочисленных данных, полученных в течение семи лет исследования популяций морских ежей, была проведена классификация поселений. В основу классификации были положены такие основополагающие биологические показатели как численность, биомасса всех особей и особей промыслового размера на единице площади дна (табл. 4.3.1).

Каждый тип поселения обладает своим характерным типом размерно-частотного распределения, которое, в свою очередь, складывается под воздействием целого ряда биотических и абиотических факторов. В результате этого для каждого типа местообитания характерен свой тип поселения морских ежей.

Поселения типа КП и КУ. Характеризуются большой плотностью (от 10 экз./м^2 и более) крупных, диаметром до 80–100 мм, морских ежей, образующих на глубине 2–7 м биомассу от 1 кг/м^2 и более. На этой глубине крупные особи промысловых размеров (не менее 50 мм) концентрируются отдельными скоплениями вдоль каймы водорослей, мелкие особи практически отсутствуют.

Поселения подобного типа встречаются на открытом или слабозащищенном побережье со слабым или умеренным уклоном дна. Грунт представлен скалистыми платформами, валунами, реже — крупнорасчлененными скалами. Вдоль берега хорошо выражена кайма бурых водорослей, отдельные куртины водорослей встречаются и среди скоплений морских ежей. Такие биотопы расположены в районах, удаленных от влияния речных стоков, на входных мысах бухт чаще встречаются с северной стороны.

Поселения типа СП и СУ. Отличаются от первого типа прежде всего размерным составом особей. На глубине от 2–5 до 7 м ежи часто образуют плотные поселения до 25–80 экз./м^2 дна и биомассой до 3,0 кг/м^2.

Максимальные размеры особей могут достигать 90 мм в диаметре, однако их основная часть представлена животными средних размеров. Доля ежей промысловых размеров колеблется в пределах 15–60%.

Биотопы, где обитают поселения этого типа, чаще встречаются на открытых и слабо защищенных участках побережья, на южных выходных мысах закрытых бухт. Характер дна и грунт аналогичны таковым в первом типе поселения, однако кайма бурых водорослей вдоль берега выражена слабее.

Поселения типа КР и СР. Для подобных поселений характерна невысокая плотность морских ежей. При варьирующих размерах особей (от 40 до 80 мм), биомасса редко превышает 1,7 кг/м^2. Уклон дна в биотопах, как правило, незначительный, грунт — слабо расчлененные скалы или валуны. Водоросли растут широкой и плотной каймой и образуют мощные заросли, опускающиеся до глубины 7–10 м.

Поселения подобного типа расположены, как правило, на мелководье, в районах, находящихся под влиянием стока небольших рек, ручьев, а также на побережье полузакрытых бухт, ближе к их устьевой части, где среди скальных выходов появляются линзы песка.

Тип поселения МП. Характерна большая концентрация (45–100 экз./м^2) особей незначительных размеров, среди которых довольно редко встречаются более крупные. Доля ежей промыслового размера колеблется от 0 до 15%. Биомасса на глубине 3–7 м редко превышает 2 кг/м^2.

Таблица 4.3.1. Количественные показатели типичных поселений многоиглых морских ежей, встречающихся на побережье Восточной Камчатки на глубине

Тип поселения	Доля особей промысловых размеров, %	Плотность особей, экз./м^2	Плотность особей промысловых размеров, экз./м^2	Биомасса, кг/м^2
КП	60–100	более 30	более 20	более 3,0
КУ	60–100	10–30	8–20	1,0–3,0
КР	60–100	1–10	менее 8	менее 1,0
СП	15–60	более 50	более 15	более 2,5
СУ	15–60	25–50	5–15	0,9–2,5
СР	15–60	менее 25	менее 10	менее 1,7
МП	0–15	более 40	0–15	0,4–2,5
МУ	0–15	20–40	0–5	менее 1,0
МР	0–15	менее 20	0	менее 0,4

Примечание: КП — крупные, плотно; КУ — крупные, умеренно; КР — крупные, редко; СП — средние, плотно; СУ — средние, умеренно; СР — средние, редко; МП — мелкие, плотно; МУ — мелкие, умеренно; МР — мелкие, редко.

Подобный тип поселения морских ежей встречается в биотопах на открытых и слабозащищенных местах побережья, для которых характерен слабый или умеренный уклон дна, сформированного плоской скалистой платформой или плоскими валунами. Водорослевая кайма практически отсутствует.

Поселения типа МУ и МР. По размерному составу морских ежей идентичны поселениям типа МП, но отличаются невысокой плотностью особей и более низкой биомассой.

Характер биотопа, включающий тип побережья, наличие макроводорослей, а также степень расчлененности и состав дна, очень близок по своим характеристикам к биотопам, свойственным для поселений типа МП. Отличительной чертой в местонахождении подобных поселений является большая глубина: как правило, они формируются на 20–35 м.

Рассмотрим влияние хищничества и промысла на примере поселений морских ежей вдоль побережья Юго-Восточной Камчатки. В настоящее время существуют два негативных фактора, подрывающие запасы. Эти факторы имеют устойчивую тенденцию к усилению. Первый — это промысловое изъятие, и второй — хищничество каланов. В результате воздействия этих факторов происходит элиминация в первую очередь крупных особей на мелководье. Если пресс промысла на прибрежные поселения направлен от Петропавловска в основном в южном направлении, то экспансия каланов, продолжающаяся уже более 10 лет, происходит в противоположном направлении, на север со стороны юго-западной оконечности п-ва Камчатка и о. Шумшу, где расположена крупная популяция каланов.

Если в 1985–1988 гг. крайней северной точкой обитания каланов с их высокой плотностью был район о. Уташуд, то по данным 1992–1993 гг. фронт массового распространения каланов сдвинулся на север на расстояние около 80 км, в район б. Асача. В результате хищничества в течение четырех лет в этом районе, на глубине 3–10 м, биомасса многоиглых морских ежей упала почти в 8 раз и максимальный размер сократился в 2 раза. Вдоль берегов бухты и особенно вдоль берега южной экспозиции появились заросли гигантской бурой водоросли *Alaria fistulosa*, ранее там не наблюдавшейся. Если в 1988 г. средний размер промысловых особей достигал 67,2±1,7 мм, то в 1993 г. при взятии проб ежей промыслового размера на глубине 2–7 м обнаружено не было. Общие запасы многоиглых морских ежей в этом районе сократились с 31 т до 7 т. В 1993–1996 гг. колонизации каланов подверглись бухты Мутная и Березовая, а с 1995 г. по настоящее время происходит колонизация районов бухт Лиственичная и Русская. Здесь отмечена серьезная деградация промысловых скоплений многоиглых морских ежей (табл. 4.3.2). На участке от б. Лиственичной до б. Русской биомасса промысловых особей сократилась в среднем с 1,21 кг/м^2 до 0,19 кг/м^2, то есть примерно в 6 раз.

Как видно из таблицы 4.3.2 и рисунка 4.3.1, процесс деградации в б. Лиственичной происходил в основном за счет элиминации крупных особей. При отсутствии притока молоди этот процесс должен был завершиться деградацией поселений из типа КП в тип КР. Однако вследствие пополнения мелководных поселений за счет миграции более мелких ежей с более глубоководных биотопов плотность особей в 1999 г., по сравнению с 1995 г., осталась на прежнем уровне (табл. 4.3.2). Процесс деградации практически осуществился по пути КП⟶СУ⟶МУ, который мож-

Таблица 4.3.2. Средние показатели обилия многоиглых морских ежей в районах бухт Авачинского залива в 1992, 1995, 1996 и 1999 гг. на глубине 2–7 м

Район	Год	B	B*	%	d	d*	Тип поселения
Б. Лиственичная	1992	5560	4476	71,3	78,5	52,4	КП
	1995	1938	1329	40,1	36,5	15,7	СУ
	1996	1435	856	23,2	44,1	10,8	СУ
	1999	468	46	0,7	34,8	0,2	МУ
Б. Русская	1995	1462	985	26,9	32,8	8,7	СУ
	1996	1121	874	24,7	28,1	6,1	СУ
	1999	561	216	29,0	7,1	2,2	СР

Обозначения здесь и в таблице 4.3.3: B — средняя биомасса особей, г/м^2; B* — средняя биомасса особей промысловых размеров (более 50 мм), г/м^2; % — средняя доля промысловых особей, %; d — средняя плотность особей, экз./м^2; d* — средняя плотность промысловых особей, экз./м^2

но считать классическим для мелководных поселений (глубина 3–7 м) при условии повышенной элиминации крупных особей и при наличии устойчивого пополнения молодью из глубжележащих поселений типа МП-МУ (глубина 7–20 м), где в основном и происходит успешное оседание личинок.

При этом плотность особей промысловых размеров упала с 15,7 до 0,2 экз./м^2. Модальный размер с 45 мм уменьшился до 25 мм (рис. 4.3.1).

Таким образом, поселения на участке побережья в районе б. Лиственичной по количественным показателям стали соответствовать типу МУ (мелкие, умеренно), то есть фактически вышли из разряда промысловых.

В районе б. Русской процесс деградации шел по несколько другому пути. По мере элиминации крупных морских ежей на мелководье (глубина 2–7 м) не наблюдалось пополнения особей за счет молоди. Это объясняется тем, что в этом районе мелководные скалистые участки побережья ограничены неблагоприятными для морских ежей мягкими и смешанными грунтами уже с глубины 8–12 м. Другими словами, в данном районе отсутствуют глубоководные поселения морских ежей, являющиеся по сути рефугиумом для огромного количества мелких особей (тип поселений М*) и основным источником пополнения мелководных поселений. Кроме того, в этот период времени, вероятнее всего, не наблюдалось процесса успешного массового оседания личинок. В результате упала как общая плотность (примерно в 5 раз), так и плотность промысловых особей (в 4 раза), но при этом модальный размер в этих разреженных поселениях увеличился с 40 до 50 мм (рис. 4.3.2). Таким образом, поселения типа СУ в районе б. Русской по показателям обилия через четыре года стали соответствовать типу СР, и также перестали представлять серьезный промысловый интерес.

Поселения многоиглых морских ежей более северных участков побережья (район б. Вилючинской, б. Опасная), пока не подвергнутая прессу хищничества каланов, испытывали в последние годы только влияние водолазного промысла. Таблица 4.3.3 показывает, что в данных поселениях многоиглых морских ежей за четыре года произошли определенные изменения. В частности, в б. Опасной, являющейся одним из наиболее посещаемых промысловых полигонов, в 1999 г. произошло уменьшение общей биомассы в два раза, а биомассы промысловых особей — в три раза по сравнению с таковыми в 1995 г. И хотя плотность животных осталась на том же уровне, плотность промысловых особей уменьшилась почти в два раза. Модальный размер уменьшился с 85–90 до 60 мм, а доля промысловых особей — со 100 до 58,6% (рис. 4.3.3., табл. 4.3.3).

Очевидно, что по мере промыслового изъятия крупных морских ежей их освободившуюся нишу занимали средние и мелкие особи из глубжележащих биотопов. Таким образом, постепенно на-

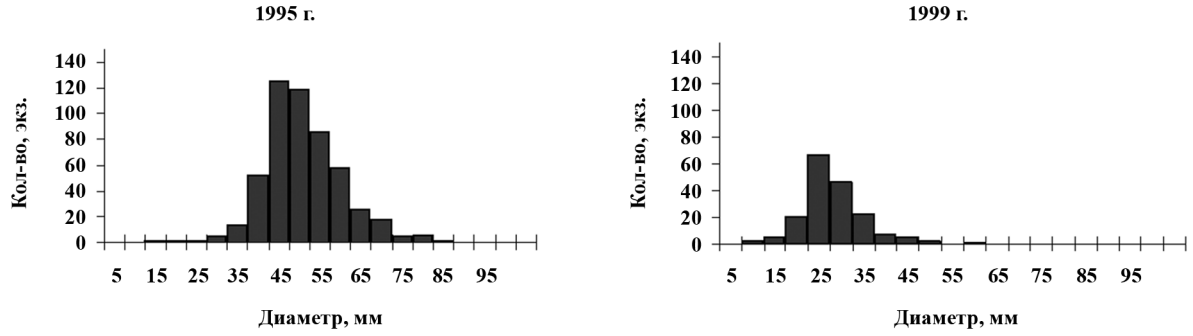


Рис. 4.3.1. Размерно-частотное распределение многоиглого морского ежа в районе б. Лиственичной на глубине 2–7 м в 1995 и 1999 гг.

Таблица 4.3.3. Средние показатели обилия многоиглых морских ежей в районах бухт Авачинского залива в 1995 и 1999 гг. на глубине 2–7 м

Район	Год	B	B*	%	d	d*	Тип поселения
Б. Опасная	1995	8755	8756	100	53,0	53,0	КП
	1999	4283	2928	58,6	51,0	29,3	СП
Б. Вилючинская	1995	1141	776	46,5	20,1	8,1	СУ
	1999	3013	2189	48,6	54,0	24,5	СП

капливающиеся изменения привели к тому, что поселения многоиглого ежа в б. Опасной на глубине 2–7 м из типичного КП стали по количественным показателям соответствовать типу СП.

Неожиданное увеличение количественных характеристик скоплений многоиглых морских ежей было зарегистрировано на участке от выходного берега южной экспозиции б. Вилючинской до м. Отвесный. Здесь, на глубине 2–7 м, общая биомасса ежей увеличилась в среднем с 1141 г/м^2 в 1995 г. до 3031 г/м^2 в 1999 г., то есть более чем в 2,5 раза (табл. 4.3.3), биомасса промысловых особей увеличилась почти в три раза. Примерно в таком же соотношении увеличились общая плотность и плотность особей промысловых размеров. Характерно, что при этом неизменными остались такие параметры как доля промысловых особей в поселении (46,5% в 1995 и 48,6% в 1999 г.) и средний размер особей (46,6 мм в 1995 и 1999 гг.). Здесь налицо наличие миграций морских ежей крупных и средних размеров с соседних обильных участков, в пользу чего говорит увеличение модальных размеров с 40 до 55 мм (рис. 4.3.4), однако есть вероятность ошибки взятия проб, то есть несовпадение координат учетных точек на этом участке побережья в 1995 и 1999 гг. В любом случае, эти результаты свидетельствуют о вполне удовлетворительном состоянии и об отсутствии деградационных процессов в поселениях многоиглых морских ежей на участке побережья от б. Вилючинской до б. Опасной.

После интенсивного промысла в поселениях ежей типов КП и КУ, ввиду высокой плотности промысловых особей и низкой плотности непромысловых особей, происходит элиминация особей промысловых размеров и снижение всех количественных показателей поселений (табл. 4.3.4).

Таким образом, при отсутствии постоянного притока молодых особей из близлежащих более глубоководных и мелкоразмерных поселений (при их пространственной изолированности) могут произойти подрыв ресурсов и исключение данного поселения из промысловой эксплуатации на несколько лет. В такой ситуации происходит деградация типа поселения по принципу КП⟶КУКР при умеренном прессе добычи и К*⟶СР при интенсивном промысле. Восстановление первоначального потенциала поселения может занять период порядка 5–10 лет, в зависимости от темпов роста ювенилов из успешного пополнения. Например, до 1996 г. в районе к. Капорык поселения многоиглого ежа были представлены в основном поселениями типа КУ и СП. В результате ин-

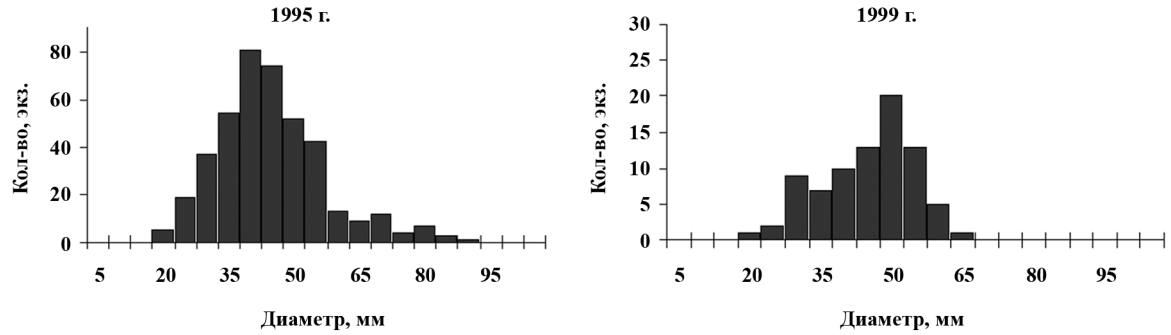


Рис. 4.3.2. Размерно-частотное распределение многоиглого морского ежа в районе б. Русской на глубине 2–7 м в 1995 и 1999 гг.

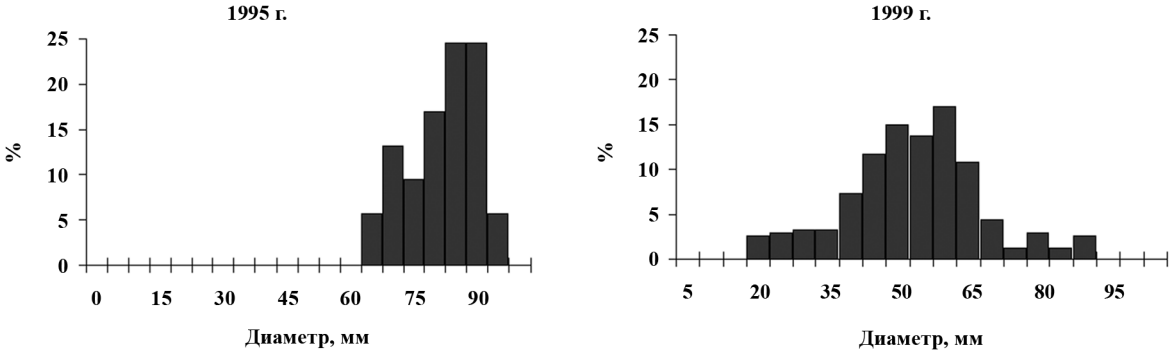


Рис. 4.3.3. Размерно-частотное распределение многоиглого морского ежа в районе б. Опасной на глубине 2–7 м в 1995 и 1999 г.

тенсивной промысловой нагрузки средняя доля особей промысловых размеров в поселении здесь снизилась с 12,6% в 1996 г. до 3,7% в 1997 г. (тип СР). Это практически вывело данный район из разряда потенциально пригодных для промысла. Ввиду отсутствия сопряженных более глубоководных поселений и, как следствие, притока оттуда особей, а также ежегодного промыслового изъятия в этом районе, в 1999 г. не было отмечено достоверного увеличения количественных показателей данного поселения.

При эксплуатации поселений типа С* деградация идет по пути СП→СУ→СР или СП→СУ→М* при особенно интенсивном промысле. В обоих случаях, даже при пространственной изолированности данного поселения, после элиминации части крупных особей промыслового размера оставшаяся молодая мелкоразмерная часть поселения получает возможность занять освободившуюся часть экологической ниши, в результате чего получает доступ к обильным пищевым ресурсам и, как следствие, имеет возможность ускоренного гонадного и соматического роста. При таком варианте развития событий восстановление потенциальной промысловой пригодности данного поселения сводится к гораздо более короткому сроку, в отличие от крупноразмерных поселений, и может ограничиваться 1–2 годами.

Следует заметить, что в обоих вариантах при пространственной сопряженности данных поселений с глубоководными поселениями, представленными в основном типами МП и МУ, темпы восстановления после воздействия промысла существенно сокращаются в связи с ускоренной миграцией крупных особей из более глубоководных поселений (по сравнению с мелкими и слабо конкурирующими особями) на более кормное мелководье.

При отсутствии пресса хищников и значительной промысловой смертности крупных особей, а также нормальном пополнении в поселениях типа КП-КУ возникает вероятность уничтожения прибрежной водорослевой каймы бурых водорослей. Ламинариевые вплоть до нижней литоральной зоны вследствие ее выедания. При отсутствии достаточного количества пищи темпы роста морских ежей значительно снижаются, и данная биосистема становится стабильной во времени, превращаясь в «ежиную пустошь» (тип поселения М*) на длительное время. Вдоль побережья Восточной Камчатки они встречаются как в Кроноцком заливе (районы б. Моржовой, б. Железной и б. Крачковой), так и в Авачинском заливе (районы б. Безымянной, б. Саранной). Подобная эволюция прибрежных экосистем широко известна из литературных источников (Leighton et al., 1966; Breen, Mann, 1976; Mann, 1982). Важными факторами необратимости происшедших изменений являются: во-первых, плоское скалистое дно с незначительным уклоном, и во-вторых — отсутствие значительного прибоя, препятствующего прикреплению морских ежей к талломам бурых водорослей и придавливанию их ко дну. По данным литературных источников, даже незначительная плотность (около

Таблица 4.3.4. Изменение количественных показателей поселения многоиглых морских ежей в контрольной точке б. Опасной в результате интенсивного промысла в 1999 г.

Взятие проб	B	%	d	d*	Тип поселения
До промысла	3,7	82,3	36,3	31,7	КУ
После промысла	0,6	17,0	13,1	2,2	СР

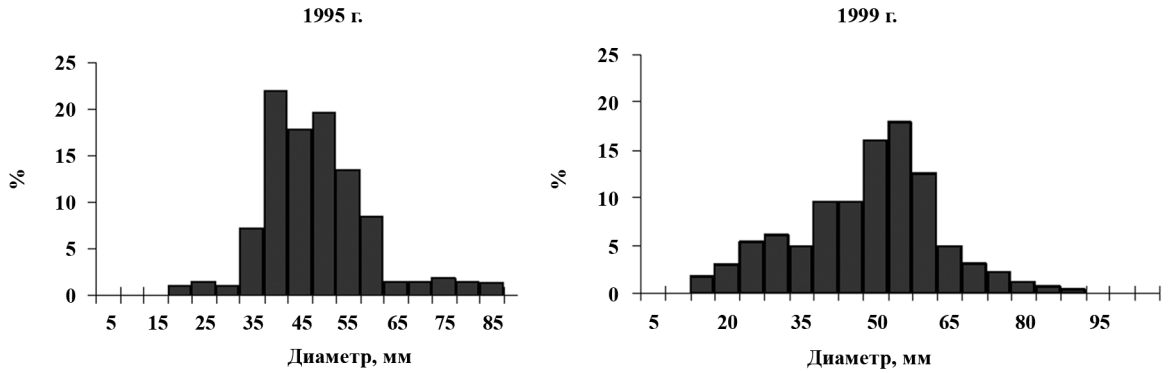


Рис. 4.3.4. Размерно-частотное распределение многоиглого морского ежа в районе б. Вилючинской на глубине 2–7 м в 1995 и 1999 гг.

10 экз./м^2) (Leighton et al., 1966) или биомасса (не менее150 г/м^2) (Breen, Mann, 1976) некрупных морских ежей в зоне пустоши может являться фактором, препятствующим развитию водорослевого покрова, когда заростки бурых водорослей поедаются ежами непосредственно после их оседания на скалы.

Факторами, способными вывести экосистему из состояния устойчивого равновесия или не допустить ее вхождения в подобное состояние, могут служить либо снижение плотности морских ежей вследствие увеличения элиминации и уменьшения интенсивности оседания молоди, либо наличие периодической повышенной гидродинамики, высвобождающей прибрежные водоросли из-под пресса выедания морскими ежами.

Таким образом, процесс деградации поселений морских ежей может происходить как под влиянием излишне сильного пресса изъятия крупных особей из промыслового поселения, так и при его полном отсутствии.

ГЛАВА 5. РАЗМНОЖЕНИЕ, РАЗВИТИЕ, РОСТ

5.1. Размножение

5.1.1. Общие вопросы

Размножение морских ежей происходит периодически. Половые циклы — это время между двумя нерестами, в течение которого в организме происходят анатомо-физиологические перестройки в органах, связанные с развитием половых клеток. Вопросам размножения морских ежей в дальневосточных водах посвящено значительное число работ (из последних: Викторовская, Матвеев, 2000, 2001; Евдокимов и др., 2001).

Как уже упоминалось выше, стронгилоцентротиды имеют по пять гроздевидных гонад. Цвет их варьирует у самок от кремового до темно-коричневого, у самцов — от оранжевого до темно-красноватого (Лепская, 1997). Встречаются крупные особи (до 90 мм в диаметре панциря) с темно-серыми, небольшими гонадами в преднерестовый период — это старые особи, не участвующие в размножении.

Объем гонад в ходе нереста у крупных особей (60–70 мм) *M. nudus* и *S. intermedius* изменяется в среднем от 5 до 30 мл (Кафанов, Павлючков, 2001). Если допустить, что объем выметанных яйцеклеток равен 15 мл, то плодовитость составит в среднем 10 млн яйцеклеток. В благоприятных условиях у одной и той же самки в сезон размножения может быть выметано несколько порций ооцитов. Таким образом, у особей с диаметром панциря 60–75 мм плодовитость может достигать 20–25 млн яйцеклеток (Касьянов и др., 1980).

По данным японских исследователей, половой зрелости *S. intermedius* достигает при диаметре 30–35 мм в возрасте двух лет. Хорошо питающаяся молодь созревает в возрасте одного года (Agatsuma, Momma, 1988). Продолжительность жизни — 10 лет. По другим данным, этот вид становится половозрелым при достижении диаметра панциря 40–45 мм, на третьем году жизни, хотя зрелые гаметы встречаются и у более мелких особей (Tajima et al., 1978; Вараксин, 1980). Промысловую часть популяции у Юго-Западного Сахалина составляют особи в возрасте от 2+ до 6+ лет. Самки с диаметром панциря 55–70 мм могут выметать за сезон размножения до 25 млн яйцеклеток (Яковлев, 1987).

Объем гонад в ходе полового цикла изменяется и у самок, и у самцов примерно одинаково. Перед нерестом у особей с диаметром панциря 60 мм он может составлять 15–25 мл и уменьшаться в ходе нереста до 2–4 мл. Весной и поздней осенью объем гонад составляет 5–7 мл, а зимой уменьшается до 1–2 мл. Гонадный индекс (отношение массы гонад и массы ежа в процентах), таким образом, пропорционален степени зрелости гонады (Хотимченко, 1987). Вместе с тем, у *S. pallidus* гонадный индекс составляет в среднем 7–8%, когда гонады находятся на первой, второй и третьей стадиях развития. Асинхронное развитие гамет у разных особей *S. pallidus* на севере и юге Приморья свидетельствует о растянутом периоде нереста этого вида с порционным созреванием и выметом гамет, а также о разных сроках размножения в этих районах.

У *S. pallidus* половозрелыми считаются особи с диаметром панциря 45 мм. Соотношение самцов и самок примерно одинаковое, но в направлении с юга на север у побережья Приморья относительное количество самок снижается; в этом же направлении уменьшается величина гонадного индекса.

У *M. nudus* и *S. intermedius* продолжительности и сроки сезона размножения в разных частях их ареала могут не совпадать. При растянутом нересте одновременно с выметом дозревает часть гамет, участвующих затем в этом же нересте. В некоторых районах в период одного сезона размножения морские ежи нерестятся 2–3 раза; при этом нерест осуществляется за счет созревания половых клеток разных генераций.

В районах, где нерест короткий, обычно созревает огромное количество гамет, о чем свидетельствуют самые высокие значения гонадного индекса перед нерестом. Основная доля воспро-

изводства приходится на животных, обитающих до глубины 10–15 м. Особи, обитающие глубже, имеют более низкие преднерестовые величины гонадного индекса, и нерест у них начинается позже. Таким образом, преднерестовые показатели гонадных индексов могут заметно различаться на разных участках в пределах относительно небольшой акватории (Яковлев, 1976).

В водах Норвегии и у берегов Мурмана *S. droebachiensis* вступают в половую зрелость в возрасте 3,5–4,5 лет при диаметре панциря 28,5–30,5 мм (Пропп, 1977). Это достаточно крупные ежи: диаметр их панциря достигает в закрытой губе (Дальнезеленецкая) 78 мм, в открытой (Ярышная) — 98 мм (очень незначительно отличаясь от характерной максимальной для вида величины).

Информация о размерах особей морских ежей, достигших половой зрелости, довольно противоречива (табл. 5.1.1).

Таблица 5.1.1. Возраст (мес.) и поперечник панциря (мм) половой зрелости морских ежей (по: Lawrence, Bazhin, 1998)

Вид	Возраст	Размер	Автор
S. droebachiensis	40	29	Sivertsen, Hopkins, 1995
S. intermedius	24	15–35	Kawamura, 1973
	18	20–30	Fuji, 1960
M. nudus	–	15	Fuji, 1960
	–	30–40	Agatsuma, 1997

По многим данным (Fuji, 1960; Вараксина и др., 1977; Imai, 1980; Яковлев, 1993), дальневосточные морские ежи становятся половозрелыми при достижении диаметра панциря 40–45 мм. Соотношение полов в популяциях равное. Внешний половой диморфизм не выражен, хотя Осанаи (Osanai, 1980) отмечает, что у *M. nudus* и *S. intermedius* генитальные папиллы самца выглядят как сосковидные бугорки, а у самки — это маленькие выпуклости, иногда проявляющиеся на поверхности панциря.

По различию длины этих папилл В.Л. Касьянов считает возможным определять пол у живых стронгилоцентрид (Касьянов, 1984). Имеется информация (Викторовская и др., 1997), что у *S. pallidus* по внешним признакам и цвету гонад пол идентифицировать практически невозможно.

5.1.2. Процессы в гонадах

В течение годового репродуктивного цикла гонады морских ежей обоих полов проходят через характерную серию структурных изменений. Половой цикл у морских ежей делится на несколько стадий, количество и наименование которых у разных авторов в деталях может различаться. Например, половой цикл *M. nudus* разделяют на пять стадий (Щепин, 1979). Первая стадия — половая инертность — наступает сразу же после нереста. Гонада находится в состоянии покоя. Она небольшого размера, со спавшейся морщинистой стенкой, лишенной тургора. 2 — начало развития — наиболее длительная по времени. Эта стадия характеризуется наличием ооцитов раннего протоплазматического роста, дегенерацией свободнолежащих клеток и максимальным развитием трофической глии. 3 — активный гаметогенез протекает на фоне значительного потепления воды. Железы сильно увеличены в размере, плотные, яркого цвета. В ацинусах содержатся ооциты преимущественно позднего протоплазматического роста. 4 — преднерестовая. Происходит дальнейший рост ооцитов. 5 — нерестовая. Ацинусы заполнены зрелыми яйцеклетками.

Возможны другие подразделения процесса, например: 1 — нерестовая, 2 — посленерестовой перестройки, 3 — пролиферации, 4 — дифференциации, и 5 — накопления гамет. Некоторые специалисты (Хотимченко, 1989; Хотимченко и др., 1993) предлагают четырехстадийную схему: 1 — пролиферация (октябрь–ноябрь – май–июнь), 2 — рост и созревание гамет (июнь–июль), 3 — зрелой гонады, или нерестовая (август–октябрь), 4 — посленерестовая.

Структурные изменения в гонадах обоих полов морских ежей можно классифицировать по активности на две главные популяции клеток. Эти клеточные популяции подразделяются на зародышевые клетки (оогонии — зрелые яйца в яичнике, или сперматогонии — дифференцированные

сперматозоиды) и соматические клетки, названные питательными фагоцитами, которые присутствуют у обоих полов.

В последние годы выполнена целая серия исследований развития половых продуктов морских ежей, результаты которых позволяют предложить новую обобщенную модель репродукции (Walker et al., 2001). Гаметогенез и внутригонадное сохранение и использование питательных веществ — связанные процессы. Выделяются следующие четыре стадии: 1 — интер-гаметогенез и фагоцитоз питательных фагоцитов, 2 — прегаметогенез и восстановление питательных фагоцитов, 3 — гаметогенез и утилизация питательных фагоцитов, 4 — окончание гаметогенеза, расходование питательных фагоцитов и нерест.

Таким образом, гаметогенез как процесс развития половых клеток включает периоды их размножения, роста, созревания и формирования. В период размножения происходят митотические деления оогониев в женских гонадах и сперматогониев — в мужских. После завершения митозов они переходят в период роста. В начале этого периода ооциты и сперматоциты находятся в генеративной фазе, для которой характерны незначительный рост ооцита и существенные хромосомные преобразования в ядрах ооцита и сперматоцита. В последующей вегетативной фазе, характерной для ооцитов, преобладают процессы роста, процесс образования, накопления и формирования запасных питательных веществ желтка. И в период созревания происходит редукционное деление клетки, или мейоз, в ходе которого обычный для всех клеток диплоидный набор хромосом уменьшается вдвое, становясь гаплоидным. Мейоз состоит из двух последовательных делений, заканчивающихся образованием яйцеклетки (оогенез) и сперматиды. Затем, в результате спермиогенеза из сперматиды формируется сперматозоид. Перед выметом половые секреты накапливаются в ацинусах гонад (Касьянов и др., 1976, 1980).

На интенсивность развития половых продуктов в гонадах влияет целый ряд факторов среды. Например, развитию гонад и росту *M. nudus* от Внутреннего моря до Сангарского пролива (Япония) способствует степень развития водорослей. Последняя связана с изменчивостью Цусимского течения. Развитие молоди ускоряется при высокой температуре воды в сентябре и образовании мощных зарослей бурых водорослей (келпа) из-за низкой температурой воды зимой. Эти обстоятельства результируют увеличение размера морских ежей и содействуют их соматическому и гонадному росту.

Приведем описание сезонных изменений в половых железах трех наиболее массовых видов морских ежей России (Касьянов и др., 1980; Oganesyan, 1998).

Strongylocentrotus droebachiensis

Самки. Весной и летом яичники содержат небольшие ооциты. Просвет гонад наполнен питательными фагоцитами; встречаются остаточные яйца, резорбция которых происходит летом. Количество фагоцитов постепенно увеличивается, и глобулы в их цитоплазме укрупняются. В сентябре и октябре появляются вновь сформированные ооциты. Растущие ооциты предыдущей генерации присутствуют до ноября. С декабря начинается быстрый рост ооцитов; пространство, занимаемое питательными фагоцитами, резко уменьшается. В феврале–марте у большинства самок появляются зрелые яйца. Молодые ооциты новой генерации найдены после февраля; их число возрастает до мая–июня. В этот же период снижается число зрелых яиц.

Самцы. Малое количество остаточных сперматозоидов в истощенных семенниках подвергается резорбции перед июнем, возрастает число питательных фагоцитов. В июне сперматогонии разных генераций и небольшие группы сперматоцитов выстраиваются по периферии трубочек в некоторых гонадах. В июле–августе вновь сформированные сперматозоиды начинают аккумулироваться в центральной части трубочек. Зона сперматозоидов в сентябре–октябре быстро увеличивается, занимая 30–60% поверхности трубочек. Среди питательных фагоцитов встречаются группы сперматоцитов и сперматид. Аккумуляция сперматозоидов продолжается осенью и зимой.

Strongylocentrotus intermedius

Самки. Осенью наряду с яйцеклетками в яичнике наблюдается много пристеночных растущих ооцитов. Объем вспомогательных клеток увеличивается. Крупные ооциты и яйцеклетки

резорбируются. Зимой яичники уменьшаются в размерах. В январе–феврале несколько увеличивается число вспомогательных клеток и растущих ооцитов. Весной в яичниках происходит резорбция выросших ооцитов. Вспомогательные клетки заполняют просветы в ацинусах. Начинается вегетативный рост пристеночных ооцитов. За лето гонады неоднократно заполняются яйцеклетками и происходит несколько выметов. В районах с хорошими пищевыми условиями у стенок ацинусов наблюдается вторая генерация мелких ооцитов.

Самцы. Осенью количество сперматоцитов в семенниках сокращается. Во многих гонадах содержится значительное количество сперматозоидов, хотя и отмечается их резорбция. Зимой резорбционные процессы усиливаются. У некоторых особей в семенниках и зимой идет спермиогенез, численность спермиев остается относительно постоянной. Во второй половине весны в семенниках дифференцируется множество сперматоцитов. Сперматиды и редкие спермии разбросаны среди вспомогательных клеток. Летом у самцов спермиогенез затрагивает большинство сперматоцитов. Зона спермиев увеличивается и вытесняет вспомогательные клетки. После вымета спермиев ацинусы уменьшаются в размерах.

Mesocentrotus nudus

Самки. Осенью в октябре у некоторых самок идет рост ооцитов и накопление яйцеклеток. Количество яйцеклеток быстро увеличивается, и в конце сентября большинство самок имеет уже посленерестовые гонады. Зимой яичники несколько уменьшаются в размерах. Большинство крупных ооцитов резорбируется. Некоторые пристеночные ооциты вырастают до средних размеров. Весной яичники относительно крупные, в них много вспомогательных клеток и ооцитов. Крупные ооциты резорбируются, число мелких ооцитов увеличивается. Летом в яичниках идет интенсивный рост ооцитов, их созревание и накопление яйцеклеток. Иногда еще до вымета яиц в ацинусах отмечается рост новой генерации ооцитов. Во второй половине августа большинство самок имеет посленерестовые яичники. После нереста появляется большое количество молодых ооцитов и увеличивается количество вспомогательных клеток.

Самцы. Осенью у большинства самцов в семенниках имеется значительное количество сперматозоидов. В октябре–ноябре самцы имеют в гонадах незначительное количество зрелых спермиев. К зиме многие спермии резорбируются. Семенники в первой половине зимы уменьшаются в объеме, а к весне их объем увеличивается. Сперматозоиды располагаются в сети вспомогательных клеток. Весной семенники значительно увеличиваются в размерах. Основную часть ацинусов занимают вспомогательные клетки. Летом сперматозоиды занимают основную часть ацинусов. Количество сперматоцитов сокращается, но они все же образуют сплошной ряд у стенок ацинусов. Невыметанные спермии не резорбируются, занимая центр ацинусов.

5.1.3. Нерест

Нерест морских ежей происходит при относительно высоких температурах, обеспечивающих быстрое развитие личинок и завершение метаморфоза, а развитие гамет — в более холодный период года, благоприятствующий накоплению питательных веществ в гонадах. Е.А. Залуцкая (1988), например, отмечает, что от посленерестового периода и до середины весны в яичниках *S. intermedius* преобладают процессы синтеза гликогена, после чего, до сезона нереста, — процессы гликогенолиза.

Основной сезон размножения у *S. droebachiensis* у берегов Мурмана начинается в январе–феврале и продолжается до июня–июля (Оганесян, 1995). Растянутость периода размножения обусловлена разными сроками созревания животных в скоплениях. В годовом гонадном цикле выделено два периода — непродуктивный летне-осенний, или агаметогенный (продолжительность 7–9 мес.), во время которого в яичниках преимущественно развиваются питающие фагоциты при замедленном росте половых элементов, и репродуктивный (гаметогенный) зимне-весенний, характеризующийся активным ростом и созреванием половых клеток (3–5 мес.).

В Ура-губе Кольского залива Баренцева моря главный нерест *S. droebachiensis* проходит в зимне-весенний период. В годовом цикле отмечается только один нерест. Пролиферация и дифференциация ооцитов наблюдается дважды — зимой и весной. Ооциты следующего нерестового года появляются весной (Oganesyan, 1998). В Белом море икрометание *S. droebachiensis* отме-

чено с середины июня до середины июля. На Восточной Камчатке репродукция этого вида ограничена весенне-осенними месяцами (Архипова, Яковлев, 1994).

В зал. Петра Великого Японского моря *S. intermedius* нерестятся с июня по сентябрь; у *M. nudus* гонады находятся в нерестовом состоянии с июля по октябрь (табл. 5.1.3). В этот период может наблюдаться или один растянутый нерест, или два разной продолжительности. Из пяти стадий половой зрелости в репродуктивном цикле *M. nudus* и *S. intermedius* из зал. Петра Великого три стадии протекают при значительно изменяющихся температурах: стадии начала развития, активного гаметогенеза и преднерестовая проходят, соответственно, при 1,0–19,2; 2,0–12,6 и 12,6–19,8 °С (Гнездилова, Васильева, 1979).

Северокорейские исследователи (Kim et al., 1992) установили, что для инкубации яиц *S. pulchellus* (= *S. intermedius)* в искусственных условиях оптимальна температура 12–22 °С. Сходные температурные условия нереста, 15–20 °С, *S. intermedius* указываются для побережий Японии (Kawamura, 1973).

У побережья провинции Ляонин (КНР) зиготы *M. nudus* не способны нормально делиться при температуре ниже 5 и выше 26 °С. Оптимальная температура для развития эмбрионов — 15–25 °С. Плутеус не может нормально развиваться и метаморфизировать при температуре ниже 15 и выше 24 °С. Для молоди диапазон предельных температур составляет 0–30, а оптимальных — 16–22 °С. Оптимум для взрослых особей находится в пределах 10–24 °С; при 0 °С они выживают, но рост ослаблен. Наиболее чувствительны к температуре плутеусы, наименее — взрослые особи (Gao et al., 1993). При наблюдениях за зимовкой спата *M. nudus* в лаборатории и в садках в море установлено, что повышение температуры с 10 до 16 °С усиливает питание и ускоряет рост (Niu, Wang, 1991). Сходные температурные реакции описаны для ранних стадий развития *M. nudus* у побережья провинции Шаньдун, КНР (Liao, Qio, 1987).

Несмотря на очевидное влияние температуры воды на время наступления и продолжительность нереста у представителей рода *Strongylocentrotus,* непосредственным триггером нереста, как и для других беспозвоночных, скорее всего выступают метаболиты микроводорослей, выделяющиеся в воду во время «цветения» фитопланктона (Starr et al., 1990). В.В. Евдокимов с соавторами (1997) дополнительно установили, что условия размножения *M. nudus* и *S. intermedius* варьируют в зависимости от окружающих их видов макрофитов. Предполагается, что репродуктивный процесс у донных беспозвоночных контролируется экзометаболитами, выделяемыми водорослями.

У *M. nudus* и *S. intermedius* первое деление дробления наступает через 40–50 мин. при температуре 20–21 °С. В планктоне зал. Восток Японского моря личинки *M. nudus* появляются во второй декаде июля при температуре поверхностного слоя воды 18,5 °С. Плутеусы I стадии встречаются до конца второй декады августа. В конце августа можно наблюдать плутеусы III стадии, проходящие метаморфоз. К середине сентября личинки *M. nudus* из планктона выходят, хотя в некоторые благоприятные годы могут встречаться в планктоне до конца сентября. Плутеусы I стадии *S. intermedius* начинают появляться в середине июля при температуре поверхностного слоя воды 16,5 °С и наблюдаются с некоторыми перерывами до начала сентября. В начале августа встречаются первые ювенильные особи.

Таблица 5.1.3. Сроки нереста *M. nudus* и *S. intermedius* в различных акваториях (по: Касьянов и др., 1980)

Вид	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12	Акватория
M. nudus	xxxxxxxx	зал. Посьета
	xxxxxxxxxx	о. Монерон
	xxxxxxxxxx	юг Хоккайдо
S. intermedius	xxxx	б. Валентин
	xxxxxx	зал. Восток
	xxxxxxxx	зал. Посьета
	xxxxxx	лагуна Буссе
	xxxxxxxx	о. Монерон
	xxxxx	о. Ребун
	xxxxxxxxxxx	юг Хоккайдо

На юге о. Хоккайдо нерест *M. nudus* наблюдается с середины августа до середины декабря, а *S. intermedius* — с середины августа до конца декабря. У о. Ребун (северо-западное побережье Хоккайдо) нерест *S. intermedius* происходит с начала августа до середины сентября (Kawamura, Taki, 1965), а у побережья корейской провинции Канвондо — *S. pallidus* с сентября по ноябрь (Son et al., 1989). Обнаружение молоди с диаметром панциря 1–3 мм в зал. Петра Великого и у побережий Приморья в начале июля позволяет предполагать, что нерест этого вида приходится на зимние месяцы (январь–февраль) (Викторовская и др., 1997). У прибрежных *M. nudus* и *S. intermedius* многолетние изменения в длительности и сроках оседания личинок, так же как в продолжительности и сроках нереста, весьма четко коррелируют с температурой воды (Agatsuma et al., 1998).

В зал. Посьета у *S. intermedius* кроме летне-осеннего периода созревания половых продуктов наблюдается также весенний период, приходящийся на конец апреля – начало мая, когда поверхностная температура воды не превышает 6–8 °С (Воропаев, Страхов, 1977). Оплодотворение полученной весной икры и дальнейшее развитие зародышей в экспериментальных условиях протекает нормально при температуре 11–12 °С. При 19 °С оплодотворение происходит у 60% яйцеклеток, зародыши достигают в основном стадии средней бластулы и вскоре погибают. При воздействии температуры 29 °С в течение 5–10 мин. эмбрионы на стадии зиготы имеют более низкую температурную устойчивость, чем на других стадиях развития. При действии более высоких температур (31 и 33 °С в течение 10–15 мин.) выявлено повышение теплоустойчивости в конце эмбрионального периода, которое сохраняется и у молодых личинок (Макарычева, 1983).

На северных участках побережья (м. Золотой – м. Белкина) для нормального развития и созревания гамет *S. intermedius* требуется 1100–1250 градусодней, тогда как на более южных — 1450–1500; температурные диапазоны нереста при этом различаются — соответственно 12–16 и 16–20 °С, что позволяет предполагать наличие двух температурных репродуктивных рас (Викторовская, 1998; Викторовская, Матвеев, 2000).

Предполагается (Fujisawa, 1992), что терморезистентность эмбрионов морских ежей определяется по материнской линии. На примере баренцевоморских *S. droebachiensis* показано, что если в годовом цикле у прибрежных популяций нерест осуществляется один раз, то у питающихся на больших глубинах он происходит дважды (Оганесян, 1995).

У *M. nudus и S. intermedius* не обнаружено корреляции интенсивности дыхания с концентрацией кислорода в воде выше «начального лимитирующего уровня»; концентрация кислорода в целомической жидкости не зависит от концентрации кислорода в воде в интервале от 1,5 до 10,0 млO_2/л и от размеров тела (Одинцов, Рябушко, 1979). Гонады морских ежей имеют низкий уровень аэробного обмена и слабую циркуляторную систему, вследствие чего они длительное время находятся в условиях гипоксии и аноксии (Bookbinder, Shick, 1986). Все это свидетельствует о том, что содержание кислорода в воде слабо влияет на метаболизм и биологию развития морских ежей рода *Strongylocentrotus*.

Для периода дробления яиц *S. intermedius* зона оптимальной солености лежит в пределах 26–36‰ (Ярославцева и др., 1992). При продолжительном воздействии опреснения отмечены гибель личинок *M. nudus* при солености 18‰ и значительное отставание в развитии при 20‰. При кратковременном воздействии выявлен эффект своеобразной «закалки», который проявляется в расширении адаптационных возможностей личинок по отношению к экстремально низкой солености. Показано, что этот эффект зависит от продолжительности воздействия солености 18 и 20‰, а также от стадии развития, на которой личинки испытывают это воздействие (Ярославцева, Сергеева, 1991, 1992).

На ранних стадиях развития личинки морского ежа *S. intermedius* в стратифицированном столбе воды скапливаются в слоях с соленостью ниже оптимальной (Ярославцева и др., 2002). На стадиях, близких к оседанию, личинки не входят в слои с неблагоприятной для их выживания и развития соленостью, а опускаются ниже в воду с нормальной соленостью.

По многолетним наблюдениям в зал. Восток Японского моря, сильное волнение моря стимулирует вымет морскими ежами зрелых гамет, однако частые штормы в сезон размножения препятствуют накоплению в гонадах большого количества зрелых гамет. После штормов средние значения объемов гонад у половозрелых морских ежей резко понижаются.

Речной сток отрицательно влияет на репродуктивную функцию морских ежей, что связано, вероятно, с изменениями ионного состава воды (Green et al., 1990; Stickle et al., 1990).

Стимуляция нереста. Температурная зависимость гаметогенеза позволяет проводить температурную стимуляцию половой активности морских ежей, которая контролируется посредством нейроэндокринной регуляции (Евдокимов, Хотимченко, 1976; Мотавкин, Евдокимов, 1976; Хотимченко, 1980, 1982; Khotimchenko, 1982; Хотимченко и др., 1993; Evdokimov et al., 1999).

Обнаружено, что введение морскому ежу *M. nudus* тестостерона и эстрадиола стимулирует развитие половой железы, ускоряет рост и созревание гамет, а также накопление трофических включений в гонаде. Предполагается, что это связано с белоксинтезирующей активностью в половых железах животных (Вараксина, Вараксин, 1990).

Было показано (Евдокимов, Хотимченко, 1979), что в процессе температурной стимуляции *M. nudus* происходит увеличение массы гонад, размеров фолликулов у самцов и ацинусов у самок, возрастание коэффициента зрелости гонад, изменение клеточного состава в сторону накопления зрелых яиц и сперматозоидов. Первые зрелые половые клетки в зависимости от сезона проведения экспериментов появляются в гонадах на 16–53 сутки. На основании морфологических, морфометрических, цитохимических и эмбриологических данных был сделан вывод о том, что половые клетки, полученные осенью, зимой и весной, являются полноценными и не отличаются от клеток, сформировавшихся в природе, а сам метод температурной стимуляции может быть рекомендован при разведении морских ежей.

5.2. Развитие и рост

5.2.1. Личинки

Строение личинок морских ежей рассмотрено в ряде работ (Крючкова, 1979, 1987; Касьянов и др., 1983). Личинки имеют вытянутое тело; на уровне глотки вверх отходит несколько пар выростов, называемых руками. Внутренний скелет личинок состоит из игл, строение которых у разных групп ежей различается.

В отличие от неправильных морских ежей, плутеусы ежей, семейства Strongylocentrotidae имеют только простые иглы скелета.

Личинка морского ежа носит название эхиноплутеус (в русскоязычной литературе часто используется название «плутеус», но нужно иметь в виду, что сходная по строению личинка — офиоплутеус — есть и у офиур). Длина плутеуса — около 1–3 мм (рис. 5.2.1). В ходе метаморфоза на левой стороне плутеуса дифференцируется зародыш взрослого морского ежа. Плутеус переваривается этим зародышем, и образуется «новорожденный» морской еж.

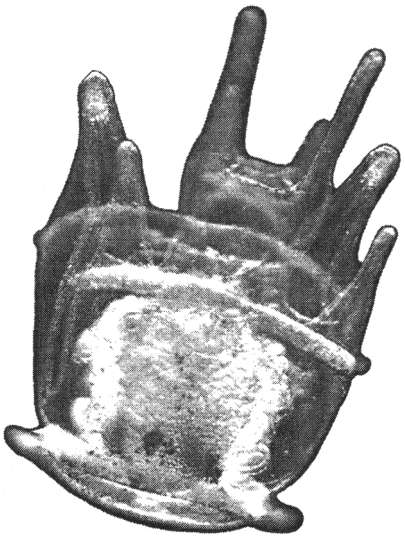


Рис. 5.2.1. Плутеус *Strongylocentrotus droebachiensis* (фото М.П. Расселл)

Выделяют три стадии плутеуса — I, II и III. У стронгилоцентротид все иглы скелета простые. При идентификации личинок Strongylocentrotidae систематическое значение имеет число рук; строение базальных игл, начинающихся от глотки и спускающихся к краю тела личинки; вторично базальных игл, идущих параллельно базальным и часто с ними соединяющихся, и наличие личиночных педицеллярий (табл. 5.2.1).

Таблица 5.2.1. Ключ для определения личинок двух видов — *S. intermedius* и *M. nudus* — на стадии плутеуса (по: Касьянов и др., 1983)

+1	Две пары рук
–1	Три-четыре пары рук 3
+2	Базальные иглы с выростами на дистальном конце ..... *M. nudus*, I стадия
–2	Базальные иглы булавовидной формы; на одной из них шип, на другой — выемка ..... *S. intermedius*, I стадия
+3	Три пары рук 4
–3	Четыре пары рук 5
+4	Вторично базальные иглы соединяются выше базальных ..... *M. nudus,* II стадия
–4	Вторично базальных игл нет ..... *S. intermedius*, II стадия
+5	На внутренних частях игл рук имеются три педицеллярий ..... *M. nudus,* III стадия
–5	На внутренних частях игл рук имеются перфорированные пластинки ..... *S. intermedius*, III стадия

Массовое оседание личинок происходит в середине августа (Яковлев, 1976; Касьянов и др., 1983).

Были определены оптимальные температуры для ранних стадий развития *S. intermedius* (Ярославцева и др., 1992). Допустимые температуры составляют для оплодотворения — 3–27 °С; развития 100 и 50% яиц до стадии бластулы — 7–24 и 5–24, соответственно; развития до стадии плутеуса — 7–23; роста личинок —10–23 °С. Оптимальные температуры для дробления яиц — 13,5–21,5 °С; развития до стадии бластулы — 18–20; развития от бластулы до гаструлы — 14,6–19,2; роста личинок — 17–22 °С. Тремя разными способами было проведено определение оптимальной температуры для раннего развития (Ярославцева, Сергеева, 1994). Показано, что наиболее адекватным является способ определения относительной асинхронности развития — выявление температуры, при которой переход на каждую следующую стадию совершается с наименьшим разрывом во времени, т. е. наименее асинхронно.

Некоторые аспекты репродуктивной и личиночной экологии морских ежей, такие как экология оплодотворения, механизм питания, фенотипическая пластичность, хорошо изучены (McEdward, Miner, 2001). Такие же аспекты биологии и экологии личинок как требования к питанию, устойчивость к внешним условиям и болезням, которые особенно важны для аквакультуры и коммерческого сбора, остаются мало известными.

5.2.2. Рост, продолжительность жизни

Исследования, основанные на анализе размерно-частотного распределения *S. intermedius* из зал. Восток Японского моря (Селин, 1993), показывают, что 2–6-летние особи здесь растут почти так же интенсивно, как у берегов Хоккайдо, и в природе, и в лабораторных условиях. Двухлетние особи имеют в среднем диаметр панциря 20–31 мм, трехлетние — 31–41, четырех- — 38–51, пяти- — 49–63, шести- — 59–71, а семилетние — 68–77 мм; масса тела в этом возрасте составляет, соответственно, 3,7–13,1; 13,0–29,2; 23,5–54,5; 48,6–99,7; 82,7–140,6 и 124,1–177,0 г. На мелководье Юго-Западного Сахалина продолжительность жизни *S. intermedius* немногим превышает пять лет, к этому времени диаметр панциря достигает 70 мм (Табунков, 1978).

Размер дальневосточных морских ежей в возрасте года значительно варьирует (табл. 5.2.2.1).

Прослеживается тенденция снижения темпов линейного роста и возрастного изменения массы тела при продвижении от кутовой части залива к входным мысам. Наиболее значительные размеры и масса тела животных характерны для районов с хорошо прогреваемой водой, где наблюдается массовое развитие крупных водорослей — ламинарии и костарии (Селин, 1993).

В лабораторных условиях показано, что в течение первого года жизни *S. intermedius* вырастают до 25,41±0,51 мм в диаметре панциря (Найденко, Дзюба, 1982а, б) или до 5 мм за три меся-

ца (октябрь–декабрь) после оседания (Tajima, Fukuchi, 1991). Исследована взаимозависимость интенсивности обмена и скорости роста этого вида (Брегман, 1971), причем в качестве исходных данных использована модель линейного роста (Fuji, 1967).

Показано также, что у япономорского побережья Хоккайдо *S. intermedius* растут медленнее, чем в условиях хорошо прогреваемого искусственного канала (Saito, Miyamoto, 1983).

По результатам многолетних исследований *S. intermedius y* южного побережья Хоккайдо был охарактеризован годовой баланс популяции в суммарной сухой массе и в массе азота (Fuji, Kawamura, 1970b). В приходной части этого баланса учитывались начальная биомасса, рост, иммиграция и пополнение молодью; в расходной — конечная биомасса, естественная смертность и выселение, вымет гамет и промысел. Исходя из количества выедаемых ежами макрофитов было рассчитано, что ростовой коэффициент, выраженный в сухом веществе, составляет около 10%, а полезная продукция — 4%. Годовое потребление пищи популяцией ежей составляет около половины годового прироста (продукции) популяции донных макрофитов — ламинарии и ульвы.

Сопоставление данных, полученных по размерно-частотным гистограммам и по зонам роста на пластинках скелета, позволило В.А. Брыкову (1974, 1975) установить, что максимальный возраст *M. nudus* в зал. Восток составляет 16 лет; большинство животных имеют возраст 4–7 лет, однако особи с возрастом более 10 лет встречаются довольно часто. Максимальный линейный прирост у *M. nudus* отмечен на первом году жизни, максимальный прирост массы тела — на третьем году. Темпы линейного роста и роста массы значительно снижаются после достижения половозрелости в возрасте трех лет, хотя увеличение линейных размеров происходит на протяжении всей жизни. Средний диаметр панциря 10-летних особей составляет 52,6±1,1 мм, средняя масса — 64,8±4.2 г (Брыков, 1979, 1981).

Продолжительность жизни разных видов морских ежей значительно различается (табл. 5.2.2.2); установлена общая ее обратная корреляция со скоростью роста. Этот показатель варьирует в очень значительных пределах — от около 1 года у *Tripneustes gratilla* до 10 и более лет у *S. franciscanus* (Lawrence, Bazhin, 1998). Подобная же продолжительность жизни вычислена для *S. droebachiensis* из зал. Мэйн, и установлено, что этот вид медленно растет и живет весьма долго (Russel et al., 1998). По данным японских исследователей (Agatsuma, Momma, 1988), продолжительность жизни морского ежа S. *intermedius* 10 лет.

Таблица 5.2.2.1. Размер (поперечник панциря, мм) морских ежей в возрасте 1 год (по: Lawrence, Bazhin, 1998)

Вид	Размер	Автор
S. droebachiensis	10–15	Miller, Mann, 1973
	15–20	Sivertsen, Hopkins, 1995
	5	Meidel, Scheibling, 1998
S. intermedius	15	Fuji, 1960
	<10	Kawamura, 1973
	18	Taki, 1986
M. nudus	30	Fuji, 1960
	16	Kawamura, 1966a

Таблица 5.2.2.2. Продолжительность жизни (годы) морских ежей (по: Lawrence, Bazhin, 1998)

Вид	Продолжительность жизни, лет	Автор
S. droebachiensis	8	Ргорр, 1977
	10–12	Sivertsen, Hopkins, 1995
	>50	Russel et al., 1998
S. intermedius	7–10	Taki, 1986
M. nudus	>10	Agatsuma, 1997

5.2.3. Действие химических и физических агентов

В последние годы отечественными и зарубежными специалистами был выполнен целый ряд исследований влияния различных физических полей и химических соединений на эмбриональное

и личиночное развитие морских ежей *M. nudus* и *S. intermedius*. В этом подразделе приведены лишь некоторые результаты, полученные специалистами институтов ДВО РАН.

Например, изучалось влияние лазерного и сверхвысокочастотного электромагнитного (СВЧ) излучений низкой интенсивности на эмбрионы и личинки указанных видов. Воздействие лазерного излучения было незначительным и проявлялось в сравнительно небольшом падении выживаемости и увеличении количества уродливых форм личинок по сравнению с контролем, однако выживание спермы после воздействия и подвижность сперматозоидов увеличивались в 1,5 раза. В отличие от лазерного, СВЧ-излучение оказывало на объекты заметное повреждающее воздействие. Причем проявляться этот эффект мог не сразу, а по мере развития личинок на последующих стадиях (Шкуратов и др., 1998).

На примере *S. intermedius* в процессе этих исследований было выявлено, что реакции эмбрионов и личинок разных стадий развития на СВЧ и лазерное излучение различны (Шкуратов, Дроздов, 1998). Наиболее чувствительными к воздействию СВЧ оказались зиготы в течение первых 15 мин. после оплодотворения, личинки на стадии средней бластулы, ранней гаструлы, раннего плутеуса. Это проявлялось в торможении развития, возникновении большого количества уродливых форм, значительной смертности. Самыми чувствительными оказались эмбрионы на стадии ранней гаструлы и личинки на стадии раннего плутеуса; наибольшую устойчивость показали эмбрионы на стадии средней-поздней гаструлы.

Было также изучено влияние ультравысокочастотных электромагнитных (УВЧ) излучений дециметрового диапазона на ранние стадии развития морских ежей *S. intermedius* (Колдаев и др., 1991; Koldayev, Shchepin, 1997). Одновременно изучалась модификация получаемых под воздействием УВЧ биологических эффектов с помощью химических веществ. Исследования показали, что при плотности потока энергии свыше 150–200 мВт/см^2 и длительности облучения более 13–15 мин. наблюдалось замедление или даже прекращение дальнейшего развития эмбрионов, а через 1–4 час. после облучения — гибель от 40 до 70% из них. Если перед аналогичным опытом испытуемые зародыши выдерживались в оксибутирате натрия (синтетический аналог метаболита мозга гамма-аминомасляной кислоты), то, по сравнению с контролем, количество эмбрионов, достигших стадии плутеуса, было в 1,4–1,6 раз больше, уменьшалась и их гибель.

Облучение на разных стадиях развития эмбрионов давало различный результат. Так, после воздействия на эмбрионы (300 мВт/ см^2, 15 мин.) на стадии оболочки, до стадии плутеуса доживало примерно 24%, а при облучении на стадии гаструлы и призмы — 62 и 68% эмбрионов. При этом в контроле за то же время достигало стадии плутеуса около 98% необлученных эмбрионов. Выполненные эксперименты показали, что эмбрионы морского ежа *S. intermedius* можно использовать как модель для первичного скрининга протекторов УВЧ-излучения (Колдаев и др., 1991; Koldayev, Shchepin, 1997; Колдаев, Щепин, 1998).

Магнитное поле также повреждающе действовало на эмбрионы морских ежей. Наиболее чувствительной оказались зигота (10–30 мин. после оплодотворения), ранняя гаструла и ранняя призма (Shkuratov et al., 1998). При экспозиции яйцеклеток и сперматозоидов перед оплодотворением магнитные поля влияют не на механизмы активации и оплодотворения, а на структуры, обеспечивающие протекание дробления зигот. Величина эффекта не зависит от времени обработки образца магнитным полем. Высокий процент аномалий дробления наблюдается уже при начальной экспозиции в постоянном магнитном поле; последующее применение комбинированных полей не вносит дополнительных изменений (Сафронова и др., 1992).

На примере *S. droebachiensis, S. purpuratus* и некоторых других видов была установлена фотопериодическая регуляция гаметогенеза (Кафанов, Павлючков, 2001). Продолжительные световые дни подавляют гаметогенез, и пик роста ежей в норме наблюдается летом. При одинаковом режиме питания экспериментальных и контрольных животных это дает основание предполагать существование зависимого от светового режима перераспределения энергетических ресурсов гонад в процессе продуцирования соматических и половых клеток (Pearse et al., 1986). При обильном кормлении и выдерживании молоди *S. droebachiensis* в условиях осеннего периода удавалось вырастить морских ежей с крупными гонадами, гаметогенез которых развивался значительно раньше, чем у контрольных особей. Эти результаты могут быть использованы при выращивании морских ежей в бассейнах, находящихся на суше (Walker et al., 1998).

Яйцеклетки морских ежей оказались чрезвычайно удобной модельной системой для изучения развития ранних зародышей под воздействием различных химических факторов. Икру и сперму для этого получали двумя способами: 1) в перивисцеральную полость инъецировали 0,5 Моль КС1, животных сажали на стаканчик с фильтрованной морской водой и собирали икру и сперму; 2) простым встряхиванием животных. Экспериментальный материал, полученный последним путем, оказался более жизнестойким (Жерелова и др., 1998). На оплодотворенных яйцеклетках было, например, показано, что опиатный антагонист налоксон уже со стадии двух бластомеров дозозависимо тормозит дробление и развитие зародышей морского ежа, а также вызывает появление различных морфологических аномалий, что указывает на возможное участие опиоидных пептидов в регуляции эмбриогенеза (Вараксин и др., 1990).

После введения эстрогенного гормона эстрадиола наблюдалось интенсивное включение предшественника белка 3Н-лейцина в половые клетки морского ежа *M. nudus* и увеличение синтеза белка в яичниках и семенниках, что свидетельствует о возможности искусственно повышать активность синтезирующего белок аппарата клеток (Вараксина, 1999; Вараксина, Вараксин, 2001).

Установлено, что при температурной стимуляции оогенеза морских ежей *M. nudus* адреномиметические вещества задерживают рост и созревание ооцитов. Холиномиметические вещества не влияют на их рост и созревание, но в период размножения индуцируют нерест (Хотимченко, 1982). Показано, что введение ингибиторов кальмодулина и блокаторов Ca^{2+}-каналов приводит к замедлению развития ранних зародышей морского ежа *S. intermedius* за счет снижения скорости деления клеток (Жерелова и др., 1998).

ГЛАВА 6. ПРОМЫСЕЛ И ВОСПРОИЗВОДСТВО ПРОМЫСЛОВОГО ЗАПАСА

6.1. Промысел

6.1.1. Краткая история промысла

История промысла морского ежа берет свое начало с незапамятных времен. Панцири морских ежей были извлечены археологами из мест захоронения пищевых отходов во время раскопок в Японии древних поселений периода неолита, датируемых еще периодом 8000 лет до н. э. – 200 лет н. э. Первое же упоминание о морских ежах или «gaze» [пристальный взгляд] в качестве пищевого продукта в японской литературе зафиксировано в 833 н. э. в «Ryonogike» — аннотации свода законов «Yoryo ritsuryo», принятого в 757 н. э. (Kawamura, 1969).

С античных времен морской еж был известен и в Европе. Как указывает А. Сойер (A. Soyer) в изданной им 150 лет назад книге «The Pantrophenon: or a history of food and its preparation in ancient times», античные греки знали рецепт деликатеса из гонад («икры») морского ежа. Они смешивали икру с уксусом, сладким подогретым вином, петрушкой и мятой. А у древних римлян, склонных к чревоугодию, в обиходе имелась закуска для понижения аппетита, включавшая фаршированных морских ежей, начиненных смесью масла, сладкого вина и специй, а затем приготовленных на медленном огне (Lawrence, 2001).

Гонады морского ежа являются деликатесным и профилактическим продуктом питания населения многих стран Юго-Восточной Азии, прежде всего Японии и Китая, Океании и некоторых европейских и американских стран. Они съедаются в сыром виде или превращаются в различным образом консервированные продукты. В то же время на мелководьях юга Индии и прибрежных вод Шри-Ланки потомственные рыбаки собирают морских ежей для использования их панцирей и игл в качестве украшений и для декоративных целей. Гонады и все содержимое ежей выбрасываются: здесь они не пользуются спросом (Ramachandran, Terushige, 1991).

Индустрия добычи и переработки морского ежа сильнее всего в настоящее время развита в Японии, где поддерживается многовековая традиция употребления его не только как деликатеса, но и ритуального пищевого продукта, обеспечивающего, по бытующему здесь поверью, здоровье и долголетие. Для этого необходимо приобрести живого морского ежа, вскрыть его панцирь, выпить полостную жидкость, съесть хотя бы кусочек икры — и ваш организм будет полностью омоложен. Морской еж здесь часто используется и качестве новогоднего подарка. Традиции вынуждают Японию дополнительно к добываемому в прибрежных водах морскому ежу закупать его и продукцию из него в разных странах.

Мировой промысел морских ежей сконцентрирован на ограниченном числе видов: *Strongylocentrotus pulcherrimus, S. intermedius, S. franciscanus, S. droebachiensis, Mesocentrotus nudus, Anthocidaris crassispina, Pseudocentrotus depressus, Tripneustes gratilla* и др. Основная продукция промысла — гонады обоих полов, обычно и называемые икрой. Кроме Японии, давние традиции потребления икры морских ежей есть во многих культурах стран Азии, в Полинезии, в Средиземноморье и в Чили. В последнее время наблюдается существенное активизирование промысла морских ежей в США, Канаде, Исландии, Чили, Перу. Наиболее крупными потребителями морских ежей является Франция и Япония, остальные страны производят добычу в основном с целью экспорта.

6.1.2. Промысел в России

До недавнего времени морские ежи в морской промысловой практике России рассматривались лишь в качестве нежелательного прилова при добыче донных рыб, так как зачастую забивали тралы и снюрреводы и отнимали у рыбаков много времени для очистки орудий лова. Интерес к морскому ежу как объекту промысла начал расти к концу 80-х годов (до 1982 г. вылов был минимальным и составлял менее 500 т), когда в Приморье, по примеру Японии, впервые начали

организовывать водолазную добычу этого ценного морского животного. Попытки изготовления по собственной технологии и продажи икры морских ежей на отечественном рынке не принесли дальневосточным производителям желаемого успеха, так как не пользовались спросом у населения не только из-за экзотичности самого продукта, но и из-за его неумелого приготовления. Интенсивность промысла морских ежей в дальневосточном регионе начала резко возрастать только после установления сотрудничества с японскими фирмами и организации массовых поставок живого ежа на рынки Японии, являющейся наиболее крупной страной по импорту морского ежа.

Наиболее интенсивное развитие промысла началось в районах Северного и Южного Приморья, Сахалина и Южных Курильских островов. Это объясняется, во-первых, большими запасами серого морского ежа, являющегося традиционным и излюбленным видом для потребительского рынка Японии, во-вторых географической близостью этих районов к японскому рынку сбыта, что сводило к минимуму проблемы с транспортировкой улова в живом виде. Оба этих фактора значительно облегчили вхождение приморских производителей в весьма «капризный» и требовательный восточный рынок.

По-видимому, именно успехи дальневосточников воодушевили и промысловиков Севера. Наличие вдоль юго-западного побережья Баренцева моря значительных запасов зеленого морского ежа, являющегося хорошо адаптированным на японском рынке и одним из самых дорогих видов, послужило толчком к организации промысловых работ. Однако трудности, связанные с удаленностью мурманского региона от основного рынка сбыта, заставили пойти промысловиков по другому пути реализации пойманного ежа. Основной упор они сделали на разработку собственных технологий по производству новых продуктов из икры морских ежей и, на основе массовой рекламной кампании, их внедрение в российский рынок.

Промысел морских ежей в России сосредоточен на Дальнем Востоке (в Японском и Охотском морях, у берегов Камчатки и Сахалина, на Курильских островах) и у побережья Кольского п-ва в Баренцевом море (Bazhin, 1998; Keesing, Hall, 1998). При оптовой цене от 8,40 до 58,79 долл. США за 1 кг (Коммерческий бюллетень…, 1997) и сравнительно невысоких затратах на доставку в соседнюю Японию икра морских ежей приобрела в последние годы важную роль в качестве составляющей российского экспорта морепродуктов Приморья и Сахалина.

Статистика ФАО для России по всем иглокожим неполна и считается некоторыми авторами ненадежной. Вылов Советского Союза был очень небольшим; в 1986 г. он подскочил до 6328 т, до 1992 г. уловы колебались между 5000 и 6000 т, после чего резко снизились. Перед распадом Советского Союза в 1992 г. уловы России упали более чем наполовину. Начиная с 1999 года, уловы резко возросли (рис. 6.1). Запасы морских ежей у материкового япономорского побережья России составляют при этом более 34% от запасов во всем Дальневосточном бассейне (Прогноз..., 2000).

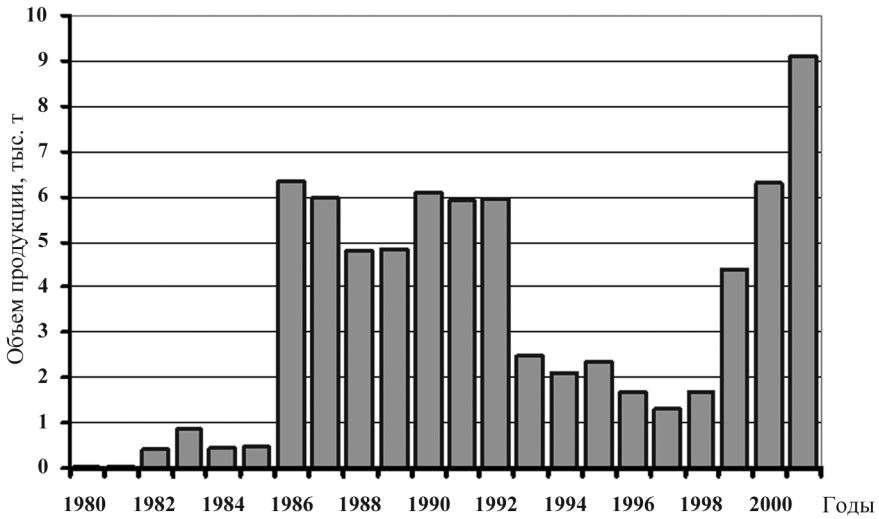


Рис. 6.1. Распределение уловов морских ежей в России с 1980 по 2001 гг. (Гоконаев, 2006)

Российский промысел в прибрежных водах Японского моря и у охотоморского побережья Сахалина преимущественно ограничен добычей *S. intermedius* и *M. nudus* (последний в относительно малых количествах). Дальше к северу, на Камчатке и от м. Лопатка до Командорских островов, добывают, в основном, морского ежа *S. polyacanthus,* массовый нерест которого происходит в сентябре–октябре. В результате исследований 1985–1988 гг. найдено, что средняя биомасса *S. polyacanthus* в районе Авачинского и Кроноцкого заливов варьирует от 170 до 303 г/м^2, *S. droebachiensis* — в среднем составляет 132 г/м^2, *S. pallidus* — 32 г/м^2. Многолетние наблюдения показали, что последние два вида нерестятся в июле–октябре и в мае–июне, соответственно. В Корфо-Карагинском заливе отмечена значительная биомасса глубоководных ежей, составляющая около 240 тыс. т (Бажин и др., 1990; Архипова, Яковлев, 1994; Архипова, 2000).

На Камчатке лов идет с 1992 г. Ежегодно вылавливают менее 90 т (более 6% общего легального вылова) *S. polyacanthus*. Лов уже вызвал изменения в структуре населения многих местообитаний, особенно на юго-востоке, но нет никаких признаков, что он значимо уменьшил запасы. Плотность поселения морских ежей на некоторых участках увеличилась, и есть данные, что крупные животные замещены здесь меньшими по размеру особями, мигрирующими в прибрежье с больших глубин, часто с участков с пониженной продуктивностью среды. Отдаленность промысловых районов, тяжелые льды и неразвитость береговой инфраструктуры препятствуют здесь развитию этого вида промысла.

У Курильских островов промышляют *S. intermedius*, и в 2000 г. Япония импортировала отсюда 3300 т морских ежей. Большая часть этого вылова была переработана на Хоккайдо (Y. Agatsuma, перс. сообщ.). Хотя *S. droebachiensis* и *S. pallidus* довольно многочисленны и рассматриваются как потенциальные объекты промысла, спрос на них пока мал и добыча невелика. Большинство морских ежей, выловленных в России, отправляют на Хоккайдо в живом виде.

Морские ежи у Кольского п-ова (основной вид *S. droebachiensis*) добываются в очень небольшом объеме. В 2001 г., например, добыто 30 т (промышленный лов производится аквалангистами всего одной рыболовецкой фирмы). После 2002 года объемы вылова не превышали 10 т, в 2008 году вылов составил 200 кг (из которых половина выловлена катерами ПИНРО), а в 2009 году вылов составил около 3 тонн. В продаже икры в Мурманске нет, попробовать ее можно только в некоторых ресторанах. Подается она в свежем виде прямо в половинке расколотого панциря ежа.

В начале 1990-х годов промысловый запас мест наибольшей концентрации был определен примерно в 7 тыс. т. Причем к изъятию на первом этапе здесь было рекомендовано не более 20% промыслового запаса (1,42 тыс. т) с последующей корректировкой по результатам оценки степени влияния промысла на популяцию. Промысловые скопления плотностью выше 10 экз./м^2 на глубине 1–16 м были обнаружены на участках с повышенной гидродинамикой, преимущественно с жестким валунно-галечным и скалистым грунтом. Многие участки обследованных заливов, губ и бухт с песчаными и заиленными грунтами имели значительно более низкую численность ежа и оказались не пригодными для промысла. Промысловым размером считается диаметр панцирей от 50 мм и более, с массой от 75 до 125 г. Наибольший диаметр панциря и массу морской еж имеет в январе–июне — от 45 до 80 мм при массе от 60 до 170 г, соответственно (Лебская и др., 1998). Общее представление о распределении изученных промысловых скоплений дает рисунок 6.1.2.2.

Резервом увеличения объема добычи на Кольском п-ове может стать освоение новых, еще детально не обследованных районов Мурманского побережья и воронки Белого моря. Анализ фондовых материалов позволяет оценить потенциальный запас морского ежа у берегов Кольского п-ова на уровне 20–25 тыс. т, что соответствует уровню ежегодной добычи 4–5 тыс. т (Сенников, Матюшкин, 1996).

По прогнозам ТИНРО-Центра, оптимальный допустимый улов (ОДУ) *M. nudus, S. intermedius* и *S. pallidus* у побережья Приморья в период с 1996 по 2000 гг. колебался в пределах 1,52–3,37 тыс. т (по годам это составляло: 1996 г. — 2,06; 1997 — 3,19; 1998 — 3,37; 1999 — 1,52 и 2000 г. — 2,42). Доля официально добытого ежа в 1996–1998 гг. здесь составила всего 30% от ОДУ.

В зал. Петра Великого началось освоение запасов *S. intermedius* и *M. nudus,* промысловой мерой для которых принят диаметр панциря 45 и 50 мм соответственно. Из-за более высоких товарных показателей гонад предпочтение отдается *S. intermedius*. В 1997 г., согласно официальной статистике, в среднем по заливу выловлено 68% от рекомендованного ОДУ. Промысел

M. nudus только начинает развиваться. В 1997 г. его добыча составила 38 т — лишь 8% ОДУ, хотя биомасса этого вида в местах расселения остается достаточно высокой для всей акватории залива — 200–500 г/м^2. К промысловому изъятию для обоих видов здесь предлагается 156 т (16%, среднее между максимально допустимым уровнем 23% и традиционным — 10%).

В Среднем и Северном Приморье (от мыса Поворотного до мыса Туманного) объем вылова *S. intermedius* предполагалось в 2000 г. поднять до 900 т. Перспективным объектом промысла здесь считается и *S. pallidus,* промысловый запас которого на глубинах 50–300 м примерно оценивается в 10 тыс. т при ОДУ 1000 т. С учетом отсутствия эффективных орудий лова и приманок для таких глубин, недоработанности тактики и стратегии промысла, вылов его предполагается только в режиме контрольного лова и вряд ли будет превосходить половину ОДУ. Промысловые запасы *M. nudus* в Северном Приморье незначительны (около 800 т), на 2000 г. ОДУ для него было определено в 80 т, из них 20 т — в режиме контрольного лова (Кафанов, Павлючков, 2001).

Промысел *S. intermedius* в настоящее время ведется далеко не повсеместно. Так, попытки организации добычи этого вида у берегов Северных Курил, южной оконечности Камчатки и у Шантарских островов до сих пор заканчивались на подготовительном этапе, доходя, в лучшем случае, до проведения неполной гидробиологической съемки. И хотя результаты ее подтверждали наличие интересующего промысловиков объекта в удовлетворительном для лова количестве и приемлемой для покупателей кондиции, однако ряд обстоятельств отпугивал потенциальных организаторов лова.

В основном это:

– сильные приливно-отливные течения в районах лова, что значительно сокращает периоды эффективной добычи в течение суток, по сравнению с более южными районами российского Дальнего Востока;

– удаленность районов промысла от портов оформления и портов назначения в Японии, что делает практически невозможной своевременную доставку в Японию кондиционного ежа традиционными средствами;

– отсутствие регулярного воздушного сообщения между российским побережьем и Японией, которое в принципе могло бы решить проблему транспортировки выловленного ежа и готовой продукции, т. е. икры.

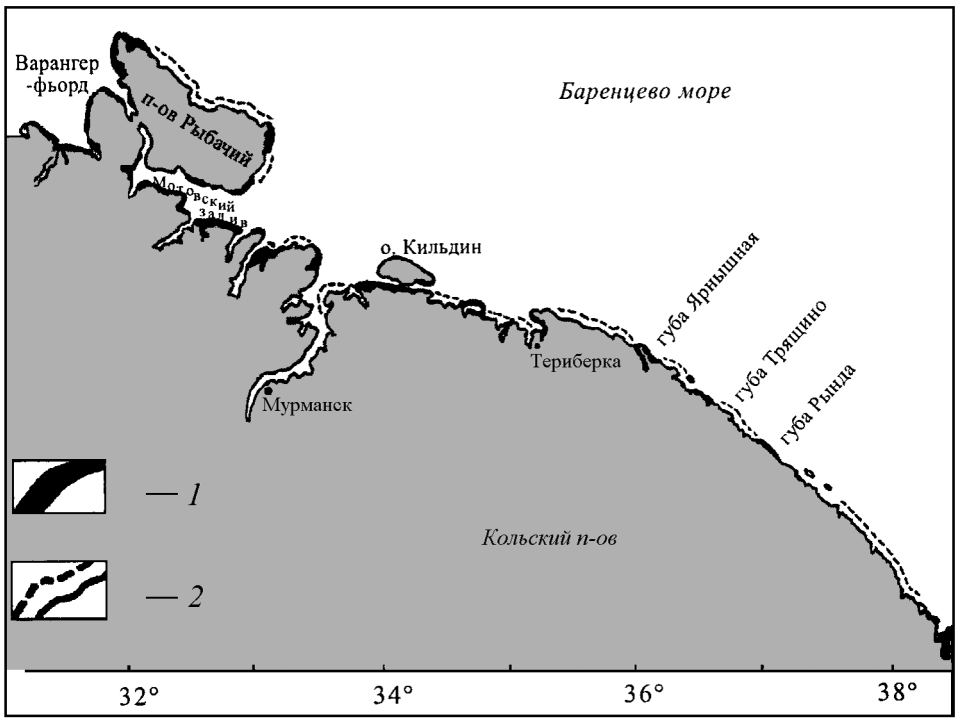


Рис. 6.1.2.2. Распределение промысловых скоплений *S. droebachiensis* у Мурманского побережья (по: Сенников, Матюшкин, 1996): 1 — районы исследований 1993–1995 гг., 2 — перспективные по геоморфологическим и гидрологическим условиям районы

Таким образом, пригодных для экспорта районов добычи серого ежа на российском Дальнем Востоке три: Приморский край, Сахалин и Южно-Курильские острова. Рассматривать Хабаровский край как район, в котором добывается *S. intermedius*, сейчас серьезно нельзя. Вот экспертное мнение приморского представителя в пров. Отару (цитируется по его отчету): «4–5 лет назад хабаровчане делали пробные поставки морских ежей в провинцию Отару, от которых японцы приходили в ужас. Их еж давал результат по гонадному индексу 2–3, максимум 4%. Еж был по преимуществу полупустой с темными тонкими гонадами. В последние два года качество хабаровского ежа заметно изменилось к лучшему. Но подвозимый хабаровчанами еж по своим характеристикам очень напоминает приморского ежа из района рыбозавода Светлая. Именно в этом районе неоднократно видели транспорт хабаровчан приморские добывающие бригады и в прошлом, и в этом году» (Скорик, 1999). Добываемый в небольших количествах на Камчатке еж практически целиком идет на внутренний рынок.

Промысел ежа в течение года в дальневосточных водах в типичном случае имеет два периода, плавно сменяющих друг друга. Они формируются за счет смены промысловой активности на Сахалине и Курилах, где добыча обычно ведется с ноября по май включительно, на промысел в Приморье, начинающийся в конце апреля, достигающий пика в июне–июле и затухающий в августе. Смена промысловой активности по районам связана с различными сроками созревания половых продуктов у большей части популяции.

Развитие рынка морского ежа и продуктов из него собственно в России пока находится в зачаточном состоянии. На отечественном рынке трудно найти даже соленую икру, не говоря уж о свежей. Вероятно, по мере развития системы профилактического питания и создания сети сушибаров, потребность в свежей и консервированной икре увеличится, а отечественный морской еж станет востребованным в стране пищевым продуктом. Кроме того, производители надеются на постоянно растущий интерес к биологически активным препаратам и пищевым добавкам из панциря и гонад морского ежа, что также со временем может интенсифицировать его промысел и даже разведение.

6.1.3. Краткая коммерческая характеристика видов

Зеленый морской еж *Strongylocentrotus droebachiensis* — традиционный промысловый вид морского ежа, в течение десятка лет импортируемого в Японию из США, Канады и Исландии. По своей стоимости и по качеству икры стоит на том же месте, что и традиционный **серый еж** *Strongylocentrotus intermedius*, распространенный на севере Японии, в Приморье и на Сахалине. **Многоиглый морской еж** *Strongylocentrotus polyacanthus* — новый объект на японском рынке и известен лишь в течение 2–3 лет с начала нерегулярных и малочисленных поставок (ряд которых из-за неопытности поставщиков был неудовлетворительного качества) с побережья Камчатки. По оценке японских специалистов, имеет высокие вкусовые качества, но не всегда отвечает высоким требованиям, предъявляемым к цветовым характеристикам икры. Встречающийся здесь темный цвет икры многоиглого ежа обусловлен отнюдь не его специфическими видовыми свойствами или неблагоприятными условиями вдоль побережья Восточной Камчатки, а отсутствием оптимального промыслового изъятия крупных и старых особей.

В качестве промыслового объекта **палевый морской еж** *Strongylocentrotus pallidus* известен в Японии, но, несмотря на высокие потребительские качества икры (цвет и наполняемость икры), в настоящее время, по-видимому, не имеет спроса на японском рынке. С точки зрения японских специалистов, вкус его икры отличается от такового традиционно используемых видов из-за высокой жирности. Согласно устному заявлению А.В. Шацкого (ФГУП ПИНРО), палевый морской еж в Баренцевом море резко отличается от зеленого качеством икры в худшую сторону. Цвет, за редким исключением, грязно-желтый, а то и просто черный.

В настоящее время в прикамчатских водах в качестве промысловых видов рассматриваются только многоиглый и зеленый морские ежи. Палевый еж, ввиду хрупкой скорлупы и отсутствия опыта промысла дистанционными орудиями лова (ловушками) на глубине 30–150 м, промыслом не охвачен. Однако существуют сведения, что на Аляске (США) данный вид добывается в больших количествах дистанционными орудиями лова.

6.1.4. Критерии для достижения оптимального вылова

Для промысловиков особое значение имеет знание календарных сроков зрелости гонад, количества и качества икры в особях морских ежей разного размера, получаемой от разных видов на различных участках дна.

Общее количество икры морских ежей, которое способен дать облавливаемый участок дна, зависит от его площади, плотности скоплений, возрастной структуры запаса, состояния кормовой базы и правильного выбора сезона добычи. Для районов, лишенных предпочтительных для морских ежей видов водорослей, характерен недостаточный выход или бледный цвет гонад, а оба эти показателя весьма важны для переработчиков (Kato, Schroeter, 1985).

По мере развития особей размер их панциря, объем и масса гонад увеличиваются не одинаково. Примерно пропорциональное увеличение происходит только до некоторого момента, наступающего вскоре после достижения репродуктивного возраста. Например, *S. franciscanus* на западном побережье США впервые нерестится в возрасте двух лет при диаметре панциря 50 мм. После этого относительный размер и масса гонад могут не только не увеличиваться, но даже падать. Поэтому размер морского ежа с некоторого момента перестает является критерием его продуктивности. На примере этого вида было показано, что отношение массы гонад к диаметру панциря увеличивается с ростом размера до тех пор, пока еж не достигнет 95 мм, после чего отношение несколько уменьшается (Bernard, 1977).

Подобный результат был получен и при изучении морского ежа *Lytechinus variegatus* на восточном побережье (Moore et al., 1963). Общий выход половых продуктов при нересте (рис. 6.1.4.1, а) был больше для крупных ежей (но не для самого крупноразмерного класса), однако более мелкие морские ежи были относительно более продуктивны (рис. 6.1.4.1, б). Таким образом, чтобы оценивать суммарный нерестовый потенциал популяции морского ежа, необходимо знать относительное содержание особей различного размера, равно как и количество половых продуктов, продуцируемых особями в отдельных градациях по размерам. Кроме того, по мере достижения «репродуктивной дряхлости» ухудшается и товарное качество гонад, снижающее рыночную стоимость крупных экземпляров (Kato, Schroeter, 1985).

С достижением половой зрелости связано еще одно обстоятельство. В течение репродуктивного периода условия обитания настолько сильно влияют на размер ежа, что само соотношение возраст–размер становится ненадежным и уже не может использоваться в качестве критерия оптимизации промысла. С учетом сказанного, для обеспечения оптимально долговременного выхода икры необходимо собирать урожай ежа начиная с некоторого размера после достижения зрелости и вступления в репродуктивный возраст до момента, предшествующего дряхлению. Соответствующие размеры для каждого региона и вида эксплуатируемой популяции различны и не поддаются точному ранжированию. Для оценки возможного получения икры важны и связанные с местами обитания локальные вариации в популяциях ежей. Различия отдельных мест по времени нереста, развитию пополнения, обеспеченности пищей, соматическому и гонадному росту будут приводить к различию в урожайности. Поэтому для более надежного определения потенциальной урожайности каждого района необходимо экспериментально определять соответствующие размерные ряды (Gordon, 1972).

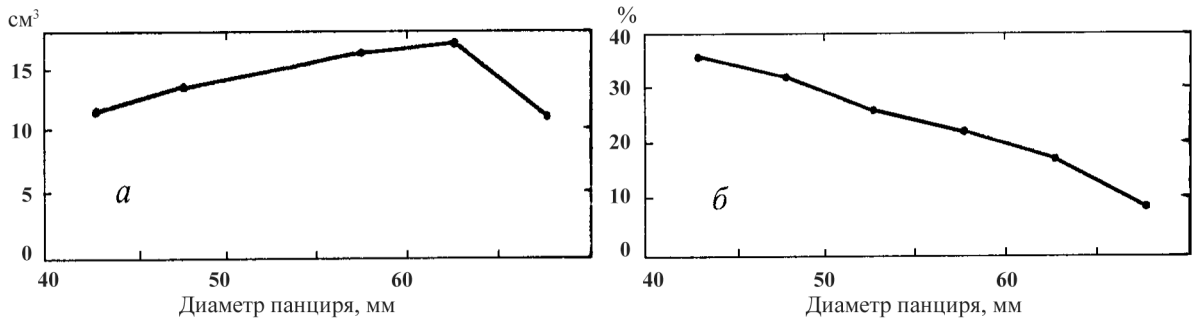


Рис. 6.1.4.1. Выход половых продуктов в зависимости от диаметра панциря для морского ежа *Lytechinus variegatus* (по: Moore et al., 1963): а — годовая продукция, см³; б — годовая продукция, проценты от объема панциря

Нужно также иметь в виду, что даже в сравнительно малоудаленных районах одного региона могут существенно изменяться такие промысловые параметры как плотность скоплений и сроки нереста. Если, например, у берегов Западного Мурмана (Варангер-фьорд, п-ов Рыбачий, Мотовский залив) средняя численность ежа в локальных скоплениях достигала 22 экз./м^2 при биомассе до 2 кг/м^2, то на Восточном Мурмане эти показатели были выше: до 30 экз./м^2 и 3,6 кг/м^2 соответственно (крайние точки районов разнесены примерно на 600 км). При этом коэффициент агрегированности (доля покрытия площади скоплениями) в первом случае достигал 0,4, а во втором — только 0,3. Несколько отличается здесь и размерный состав ежа (рис. 6.1.4.2).

Исследованные районы также существенно различались сроками нереста. Анализ материалов наблюдений предыдущих лет и сезонные наблюдения в Мотовском заливе в 1994–1995 гг. показали, что массовый нерест морского ежа по мере продвижения на восток смещается от февраля–апреля в западных районах к июню на границе с Белым морем. Поэтому, исходя из имеющихся данных по репродуктивной биологии вида, добыча *S. droebachiensis* рекомендуется с ноября – начала декабря (при гонадном индексе 10–11%) с постепенным смещением промысла в восточные районы побережья, где завершать его можно в июне – начале июля (Сенников, Матюшкин, 1996).

Для оценки развития гонад принято использовать гонадные индексы, так или иначе характеризующие выход гонад по отношению к массовым или размерным характеристикам самого ежа. Этот показатель используется в коммерческих операциях как один из основных критериев качества продукта. Разные авторы определяют размер гонад, используя различные соотношения для гонадных индексов (The fishery..., 1976):

Масса гонад / Диаметр панциря × 100;

Масса гонад / Полная масса тела × 100;

Объем гонад / Общая масса тела × 100.

Наиболее часто применяется второй вариант, которым проще всего воспользоваться в полевых условиях. Определение гонадного индекса — единственный способ оценки репродуктивного состояния морского ежа на макроуровне. При оценке степени наполнения ежей на данном участке побережья или в поставляемой партии производят выборку (статистически достоверное количество — не менее 30) особей промыслового размера и высчитывают средний гонадный индекс.

Резкая потеря гонадами объема (массы), подтверждающаяся снижением гонадного индекса, показывает, что имеет место нерест (Kato, Schroeter, 1985). Во время нереста, а также за 1–1,5 месяца до его начала в поселениях начинает увеличиваться количество морских ежей, икра которых приобретает качества, делающие ее непригодной для коммерческого использования. Она становится рыхлой, полужидкой консистенции, и на поверхности появляются выделения половых продуктов (белого у самцов и желтого у самок цвета, то есть «течет»).

Наиболее благоприятный период лова — в течение 2–4 месяцев до начала нерестового периода, в зависимости от климатических вариаций. Следует отметить, что разные поселения ежей отличаются по скорости созревания из-за температуры воды и обилия пищи, поэтому сроки добычи могут варьировать даже между поселениями в пределах одной бухты.

Очевидно, что большие величины индексов соответствуют более крупным гонадам. Однако сами по себе индексы дают ограниченную информацию о последних: для того, чтобы сделать какие-то выводы на основе анализа индексов, необходимо иметь последовательность измерений.

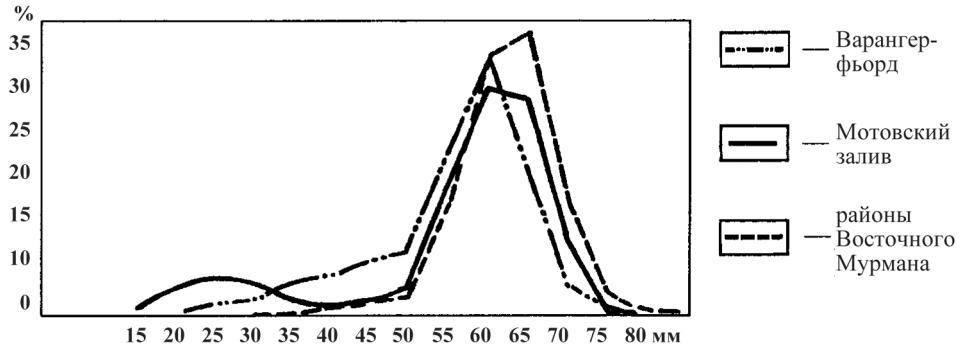


Рис. 6.1.4.2. Размерный состав морского ежа *S. droebachiensis* (по: Сенников, Матюшкин, 1996)

Так, оценка изменения индекса в зависимости от репродуктивной стадии позволяет выявить период развития, соответствующий максимуму продуктивности (рис. 6.1.4.3, а, б). Если одновременно определять содержание влаги в гонадах, то можно судить и об их качестве. Из графиков рисунка 6.1.4.3 (б) видно, что для женских особей ежей достижение максимума гонадного индекса соответствует зоне снижения качества вследствие наступающего обводнения гонад. Этот факт и то обстоятельство, что индексы не дают правильного представления для сравнения при переходе от одного годового класса к другому (индексы сначала резко увеличиваются с размером, а затем падают), создает некоторую неопределенность и позволяет утверждать, что пользоваться ими можно только для оценочной аппроксимации стадии зрелости или качества гонад.

Проведение соответствующих измерений необходимо для вновь включаемых в промысел популяций с целью определения начала нереста, после которого происходит быстрое падение индекса. При крупномасштабном промысле подобные измерения крайне полезны для мониторинга нереста с целью определения сроков начала и прекращения промысла, год от года варьирующих.

Помимо гонадного индекса, одними из важных критериев при оценке качества икры являются цвет и консистенция гонад.

После вскрытия панциря проводится визуальная сортировка икры по цвету:

1 сорт — желтая и красновато-желтая икра;

2 сорт — серая икра различных оттенков;

3 сорт — черная и коричневая икра, икра со следами выделения половых продуктов.

По консистенции более ценной считается плотная икра, сохраняющая форму ястычков после извлечения из панциря. При появлении на поверхности икры половых продуктов белого (у самцов) или желтого (у самок) цвета в значительных количествах икра считается бракованной.

Определяющими факторами, влияющими на состояние икры, являются:

а) обилие и состав пищи морских ежей — чем более обильна пища, состоящая из морских водорослей, тем больше гонадный индекс и оттенок приобретает более светлые тона;

б) возраст морских ежей — наиболее качественная во всех отношениях икра наблюдается у молодых и здоровых особей, по мере старения и приближения размеров к максимальному икра приобретает темные оттенки и уменьшается в размерах;

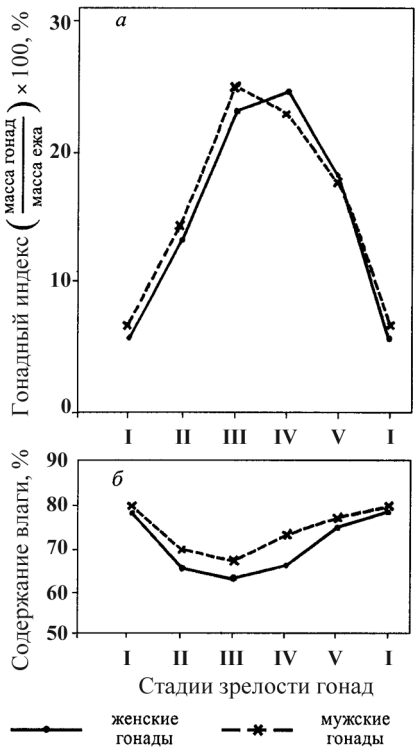


Рис. 6.1.4.3. Изменение массы (а) и насыщения жидкостью (б) гонад *S. intermedius* по мере их созревания (по: The fishery..., 1976)

в) степень благоприятности местообитания морских ежей — в оптимальных местообитаниях со скалистым грунтом, глубиной не более 10–15 м, умеренным или слабым прибоем, нормальной океанической соленостью (32–33‰) и отсутствием загрязняющего стока качество и количество икры, как правило, выше;

г) сезон вылова — наиболее плотная по консистенции и крупная икра начинает встречаться за 2–3 месяца до начала нереста и резко теряет в качестве после его начала.

На практике оценка предполагаемой стоимости икры в поставляемой с заданного морского участка партии морского ежа с учетом градаций по сортам может быть сделана с учетом приведенного к высшему сорту гонадного индекса. Для этого необходимо собрать репрезентативную случайную выборку (не менее 0,2% от общей массы ежей), взвесить и пронумеровать каждый образец, отобрать и взвесить икру, рассортировать ее по сортам, для которых покупателем устанавливается условная градация стоимости от 1 до 0, после чего определить гонадные индексы каждого сорта и просуммировать их, предварительно помножив на условную стоимость.

На примере работ зарубежных специалистов отметим еще раз некоторые особенности промысловой биологии морского ежа, которые полезно учитывать при ведении его промысла. Так, выход икры максимален перед нерестом, когда

он может достигать 10 и более процентов от общей массы тела животного. Однако в течение цикла репродуктивной активности насыщение гонад водой является причиной эксудации некоторого количества выделений гонадных субстанций, что снижает товарные качества гонад. Таким образом, икра имеет наилучшее качество незадолго до того, как зрелые гонады начнут активно абсорбировать воду, подготавливаясь к выбросу половых продуктов. После нереста гонады уменьшаются в размере, и выход икры становится слишком мал для экономически оправданного использования, снижаясь примерно в два и более раза по сравнению с максимальным (Kato, Schroeter, 1985).

Наиболее крупный промысел ежей, естественно, возможен в теплом климате, но и там он, в соответствии с гонадным циклом, является сезонным. Отнерестившиеся особи дают икру низкого качества, и лучше собирать урожай ежей с высококачественной икрой в течение периода быстрого роста гонад. Так, для *S. franciscanus* Северной Пацифики это лучше делать в осенне-зимний период (Sloan, 1986); у берегов Японии лов *M. nudus* ограничен июлем–августом, за исключением прол. Цугару, а в префектурах Аомори, Ивате и Мияги ловят с апреля по август.

Для *S. droebachiensis* в районе Кольского п-ова гонадные индексы самок и самцов бывают максимальными с января по июнь, что свидетельствует о прохождении нереста в этот период. Однако колебания гонадного индекса отражают значительную вариабельность сроков созревания даже отдельных особей. При взятии проб было отмечено также различие во времени созревания половых клеток в пределах одной половой железы. У самок масса гонад в преднерестовые периоды колебалась от 10 до 26%, в посленерестовый — от 2,7 до 5%. Наибольший выход икры (в среднем 12%) выявлен в марте–апреле, наименьший (7%) — в ноябре. Аналогичная картина наблюдалась и у самцов (Лебская и др., 1998).

Необходимым условием для обеспечения оптимального вылова является достаточно плотное поселение морских ежей промыслового размера (промысловыми считаются морские ежи с диаметром панциря не менее 50 мм). Наличие скоплений животных на дне обеспечивает эффективную работу водолазов и высокую производительность добывающей единицы.

Еще один важный для организации добычи морского ежа параметр — продолжительность периода, требующегося гонадам для восстановления их объема после нереста. Есть указания и на то, что возможны различные промежутки времени между нерестом и полным восстановлением. По полученным данным, для ежей, нерестившихся с декабря до конца января, период восстановления гонад оказался достаточно протяженным и длился с весны до начала лета (Kato, Schroeter, 1985). С другой стороны, в Британской Колумбии гонадный индекс *S. franciscanus* восстанавливался на 80% от максимального уровня уже к октябрю, т. е. всего через месяц после нереста, максимального же размера гонады достигали в мае (Bernard, 1977). Это различие также может быть следствием флуктуаций обилия пищи, оказывающейся доступной соответствующей популяции.

6.1.5. Разведка промыслового запаса

Для организации хорошо организованного и успешного промысла в условиях быстро меняющихся погодных условий и не всегда надежной предсказуемостью качества эксплуатируемых поселений морских ежей важно своевременно и адекватно оценивать ситуацию при добыче. Для этих целей целесообразно проводить оперативную разведку предполагаемого района добычи малыми группами. Обычно это выполняют водолаз и обеспечивающий его на быстроходной лодке помощник. Однако зачастую, чтобы обнаружить и оконтурить скопление, необходимо провести большое количество спусков, которое требует значительных усилий и затрат времени. Предлагается использовать несложное и эффективное устройство («швабра») для экспресс-анализа характера грунта, количества и качества морских ежей на дне (рис. 6.1.5.1, 6.1.5.2).

Отрезки капронового каната привязываются к металлической трубе таким образом, чтобы его свободные части свободно свисали, после чего они тщательно распушаются. На нижнюю часть груза после каждой пробы наносится слой солидола или подобной смазки для прилипания частиц грунта. После кратковременного опускания на поверхность дна и протаскивания по его поверхности швабра поднимается на борт плавсредства и проводятся осмотр нижней части груза и анализ количества и качества морских ежей, впутавшихся в волокнах каната. По маркам метража одновременно прослеживают глубину в месте взятия пробы. Применение устройства значительно снижает затраты времени и усилий по поискам перспективных для промысла точек.

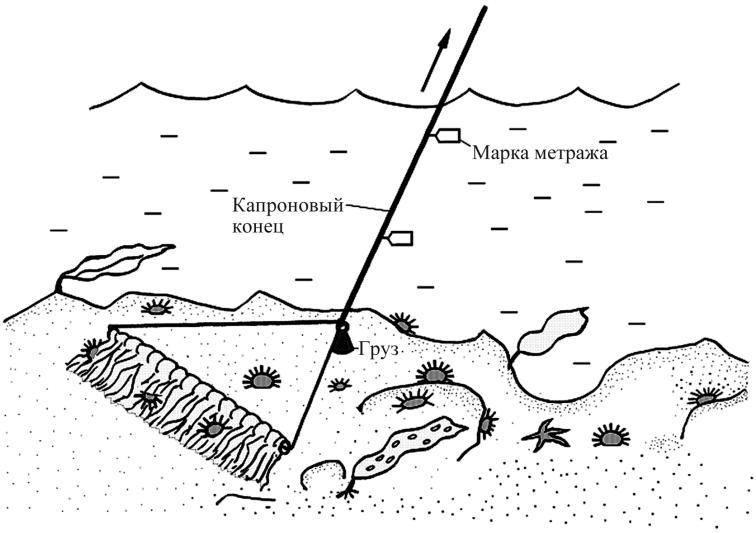


Рис. 6.1.5.1. Схема действия «швабры» при выполнении экспресс-анализа дна

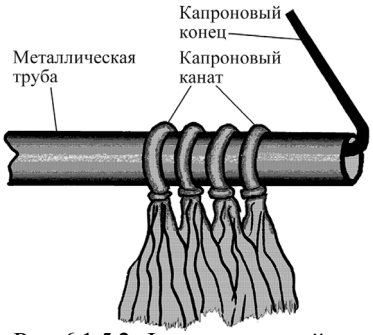


Рис. 6.1.5.2. Фрагмент устройства «швабры»

6.1.6. Способы и орудия лова

Способы добычи морского ежа в основном зависят от глубины, на которой обнаружены его скопления, рельефа дна и гидрологических условий (точнее, степени прибойности). Так, в приливно-отливной зоне или на отмелях для сбора ежей рыбаку достаточно вооружиться болотными сапогами, сачком или просто перчатками. На несколько более глубокой воде, работая уже в специальном комбинезоне, рыбаки используют скребки, грабли или небольшие рыболовные сети на длинной рукоятке, крючья и даже копья. Для лучшего обзора дна можно использовать ящик со стеклом или маску. Если глубина требует применения плавсредства, используется небольшая лодка, оснащенная в донной части застекленным смотровым ящиком. Наконец, при несколько больших глубинах ежей могут собирать аквалангисты или водолазы в шланговом снаряжении. Если глубины уже не позволяют или есть другие ограничения на использование водолазного труда (например, сильные течения, волнение, плохая видимость, сложный рельеф или сочетание различных факторов), используют различные драги, например гребешковые, донные тралы и ловушки (Kato, Schroeter, 1985; Левин, 1994). В.С. Левин (1994) приводит общий анализ современных орудий для лова донных беспозвоночных (рис. 6.1.6.1) и рассматривает некоторые его теоретические аспекты, в частности методы определения уловистости различных орудий, особенности водолаза как сверхселективного «орудия лова» и др.

Наиболее щадящий режим лова обеспечивают сборщики, ныряльщики и водолазы. В Японии, например, на мелководьях западного побережья Хонсю и Кюсю (глубины 3–5 м) ежей собирают женщины-ныряльщицы «ама». Время лова устанавливается с 8 утра до 15 ч, что служит консервативной мерой ограничения промыслового усилия. Один человек собирает примерно 5 кг гонад в день. В других регионах ежей добывают сетями, бимтралом и используя другие методы. На побережье п-ова Хидака (о. Хоккайдо) *S. intermedius* собирают от отливной зоны сетью для драгирования, которая запутывает морских ежей. В то же время в водах Хоккайдо развит водолазный промысел. Почти 90% морских ежей, собранных в Южной Корее (рис. 6.1.6.2), также добывают женщины-ныряльщицы (известны как «Хае-нуео», или «женщины моря»).

6.1.6.1. Водолазный промысел

В последние годы интенсифицировался лов с помощью водолазного снаряжения, который по объему уловов фактически приходит на смену традиционным методам. Работа проводится, как правило, водолазной группой из 3–5 человек на пластиковом боте. При больших объемах добычи количество водолазных групп может быть увеличено до трех. Большее увеличение групп, как показала практика, нецелесообразно. Один человек (при хорошем улове — два) стоит на приемке и перегрузке пойманного ежа и обеспечивает безопасность работающих под водой водолазов.

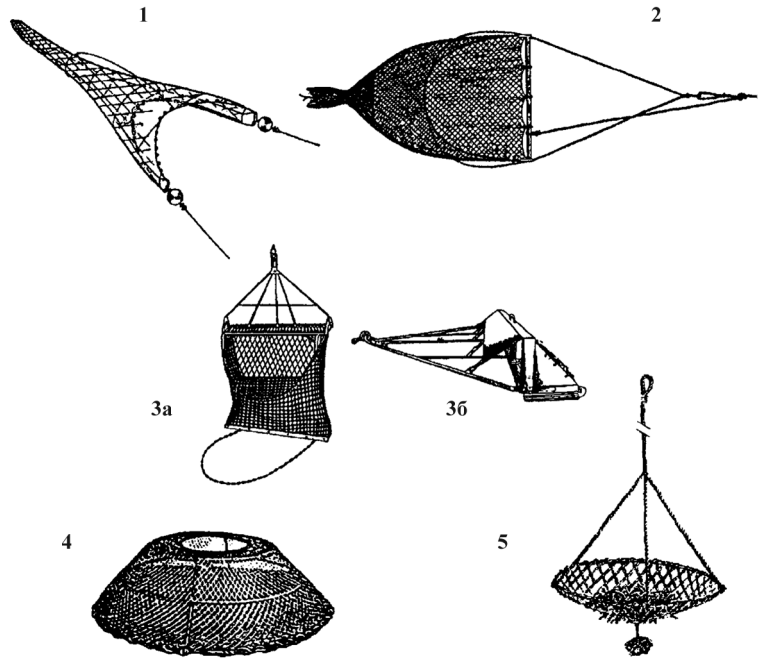


Рис. 6.1.6.1. Современные орудия, используемые для лова донных беспозвоночных и в том числе морского ежа (по: Левин, 1994): 1 — донный трал; 2 — бимтрал; 3 а, б — гребешковые драги; 4 — круглая коническая ловушка для лова трубача; 5 — традиционная японская ловушка



Рис. 6.1.6.2. Общий вылов морских ежей и улов на единицу промыслового усилия (CPUE) ныряльщиков и судов в Корее, т (по: Andrew et al., 2002)

Сбор ежа проводится в питомзу, которая представляет собой объемный сеточный мешок из грубой капроновой дели с входным отверстием, укрепленным рамкой с рукояткой из 5–10 мм стального прута. В нижней части сетного мешка имеется шворка для выгрузки улова. После заполнения питомзы водолаз передает ее на бот и продолжает сбор в следующую питомзу. При появлении водолаза на поверхности воды обеспечивающий метает ему выброску и подтягивает к борту бота в целях экономии времени разгрузки и сил водолаза. Пойманный еж ссыпается в накопители, привязанные к борту бота и находящиеся в полупритопленном положении. Накопители представляют собой стандартные конические трубачовые или крабовые ловушки, обшитые изнутри дополнительным слоем мелкой дели.

По мере наполнения ловушек, при необходимости отсрочки погрузки на транспортное судно, они транспортируются от берега и затапливаются на глубине не менее 12–15 м в малоприбойном месте с привязанными буями. В таком положении еж может храниться до погрузки на транспортное судно в течение 1–3 суток. Более низкая температура воды, пониженное солнечное излучение и отсутствие травмирующих механических воздействий обеспечивают хранение ежей без ухудшения их качества. В процессе промысла дежурный механик на борту суднаматки производит забивку аквалангов сжатым воздухом и транспортирует их на моторной лодке к месту промысла по мере расходования воздуха. Комплект фирменного водолазного снаряжения, включающего сухой костюм, ласты, маску, свинцовые груза, легочный аппарат, консоль с манометром, глубиномером и компасом, спинку для баллона и два баллона, стоит 1,5–2 тыс. американских долларов. Использование отечественной легководолазной техники значительно уменьшает затраты на покупку, однако снижает эффективность работы и увеличивает риск водолазных спусков.

Профессиональный водолаз может работать под водой на добыче 2–3 часа в день, для этого ему требуется от 2 до 3 свежезабитых баллонов с воздухом при работе на глубине 2–7 м. Для забивки баллонов используются судовые воздушные компрессоры, развивающие давление до 180–200 кг/см^2. Для очистки воздуха применяют специальные фильтры. Улов в день на одного водолаза может колебаться от 200 до 500 кг, в зависимости от погодных условий, плотности ежа и опытности сборщика. Положительная сторона водолазного промысла — высокая продуктивность и селективность сбора. Отрицательная сторона — большие затраты (оплата водолазам колеблется от 50 центов до 1 американского доллара за 1 кг пойманного ежа) и тяжесть работы для водолазов под водой.

6.1.6.2. Снюрреводы и драги

Менее щадящий способ добычи — драгирование. Недостаток его состоит в том, что при его использовании разрушается все морское сообщество, а кроме того, изымаются ежи, неподходящие по размеру и сезону промысла. Повреждения, происходящие во время траления, могут стать причиной гибели попутно вылавливаемых некондиционных ежей и других животных даже в том случае, если принимаются меры по их возврату в среду обитания. Разрушается также и водорослевый покров (The fishery..., 1976).

При данном способе добычи морские ежи получают механические повреждения, выражающиеся, главным образом, в «облысении», реже — в проломе панциря. В результате они становятся непригодны для хранения и транспортировки в живом охлажденном виде, и годятся только для немедленной переработки на борту судна.

Положительной стороной этого типа лова является высокая вероятность получения больших уловов при относительно небольших затратах, а также высокая безопасность работ.

Исследования, выполненные, например, в 1993–1995 гг. в Баренцевом море сотрудниками ПИНРО, показали, что уловы ежей различных типов драг с шириной захвата от 1 до 1,5 м в отдельных случаях доходили до 100–150 кг за 10 минут лова. Однако анализ размерного состава уловов (рис. 6.1.6.2.1) все же заставляет отдать предпочтение специализированной водолазной добыче, а в некоторых случаях и ловушечной. Кроме того, при выборе способа лова необходимо помнить, что на восстановление последствий траления часто требуются длительные промежутки времени, продолжительность которых зависит от географических особенностей районов и конструкций тралящих орудий лова (Сенников, Матюшкин, 1994, 1996; Левин, Коробков, 1998).

Во Франции, в Японии, на восточном (Атлантическом) побережье США (штат Мэн), в Канаде (провинция Нью-Брансуик) и Новой Зеландии драгированием добывают небольшую часть общего количества ежей. Используются разнообразные конструкции небольших драг, которые обеспечивают приблизительно 20% полного вылова. На востоке штата Мэн и в районах с сильными подводными течениями используется модифицированная гребешковая драга. Другие типы драг — «тру-

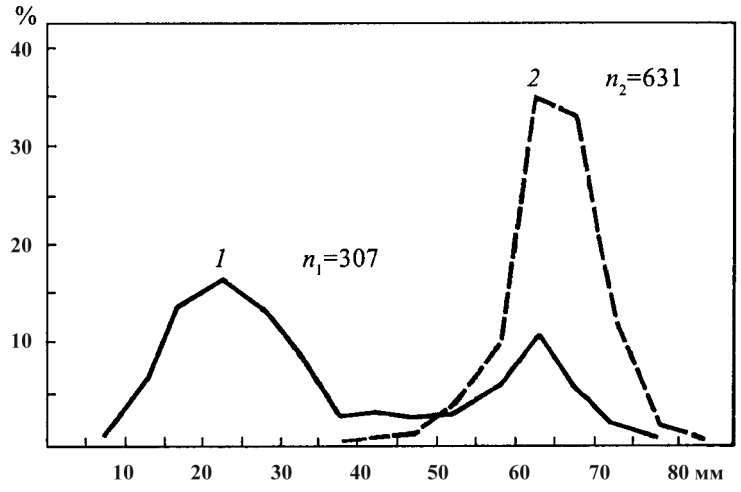


Рис. 6.1.6.2.1. Размерный состав морского ежа в уловах (по: Сенников, Матюшкин, 1996): *1* — драги различного типа (n_1); 2 — водолазы (n_2); n — число измеренных ежей, экз.

ба» и «рот кита» — были сконструированы специально для промысла морских ежей; они имеют более легкую конструкцию и сейчас становятся все более популярными (Creaser, Weeks, 1998; Wahle, 1999). Нижняя сторона такой драги затянута прямоугольной сеткой из цепей, и морские ежи «выдергиваются» этой сеткой. Колеса и трубы перед драгой предохраняют ее от повреждения валунами и другими препятствиями. Но все же большую часть ежей здесь собирают аквалангисты. Драгами ежей добывают там, где использование труда аквалангистов по разным причинам невозможно или нерентабельно (Sea urchins.., 1995).

6.1.6.3. Ловушки с приманками

Судя по литературным данным, ловушечная техника, несмотря на возможность использовать для лова ежа современные промышленные ловушки, подбирая подходящее по размерам ячеи сетное полотно, считается наименее совершенной и редко используется даже в Японии. В своей традиционной форме такой метод, по всей вероятности, не эффективен, но возможно, что его принципы в современном оформлении можно применять в некоторых наших прибрежных районах, так как ловушки позволяют работать в местах со сложным скалистым рельефом, часто изобилующих морским ежом. В Японии, на побережье преф. Аомори при глубинах более 7 м для промысла *M. nudus* до сих пор используют небольшие примитивные плетеные ловушки различной формы, обвязываемые морскими водорослями и снабженные грузами (рис. 6.1.6.1, 5). Их опускают между скал и маркируют буйками. Уже через час после постановки они могут быть усеяны активно кормящимися животными. Если водоросли хорошо прилегают к поверхности ловушек, то ежи не отпадают, а с помощью сачка их вместе с ловушками поднимают в лодку. Для надежности лова обычная бурая водоросль (в Японии это *Ecklonia cava*), перед тем как ее использовать в качестве приманки, должна быть слегка подсушена на воздухе для удаления слизи; в противном случае ежам трудно крепко удерживаться за них с помощью своих амбулакральных ножек (The fishery..., 1976).

Сейчас чаще применяются ловушки, которые состоят из металлического обруча диаметром 40–70 см, обшитого сетным полотном с шагом ячеи около 8 см, с прикрепленными к нему четырьмя поводцами. К центру ловушки крепится приманка. В качестве приманки можно использовать бурые водоросли (ламинария) либо рыбу. Ловушки связывают в порядки по 200–300 штук и устанавливают на глубине 15–30 м на участках с ройным дном с незначительным водорослевым покрытием. Проверяют ловушки дважды в день, утром и вечером. По опыту работы в Приморье, на таких глубинах и грунтах гонады морских ежей имеют низкие товарные качества, поэтому этот дешевый, по сравнению с водолазным, метод добычи лучше применять для сбора ежей и пересадки в места с более благоприятными для нагула условиями (Атлас промысловых..., 2001).

Перспективы использования ловушечного лова исследовались и в России, в частности, Л.М. Царевой (1988) в губах побережья Кольского п-ова. Чтобы повысить изначально низкую концентрацию морского ежа на бедных пищей субстратах, с помощью различных растительных и животных приманок создавались искусственные концентрации животных, которые за 1–1,5 сут. достигали плотности 20–30 экз./м^2, что существенно повышало эффективность применения ловушек. В ТИНРО был успешно опробован аналог предельно упрощенной конической ловушки (Царева, 1990).

В настоящее время наиболее эффективным в мире считается водолазный промысел морского ежа. На западном (тихоокеанском) побережье США, например, этим способом ведется в основном коммерческая добыча трех видов морского ежа — *S. franciscanus, S. intermedius* и *S. pulcherrimus.* Основные районы промысла — в прибрежных водах штатов Аляска, Вашингтон, Орегон и Калифорния. Используется шланговое снаряжение, воздух для которого подается с борта обеспечивающего судна от компрессора низкого давления (рис. 6.1.6.3.1).

Типичные промысловые суда на таком промысле имеют длину 8–12 м и способны поднимать 1–3 т морского ежа; обслуживают их от одного до трех водолазов. Добыча ведется на глубинах от 1,5 до 30 м, наибольшее количество погружений производится на глубинах 6–18 м. Водолазы поднимают ежа со дна вручную или с помощью простейших приспособлений типа грабель из проволоки или крючков, позволяющих им расширить зону поиска и защититься от травм, наносимых

через перчатки длинными иглами, например *M. nudus*. Улов собирают в большие сетчатые питомзы [wire basket] или в сетчатые корзины с обручем в горловине [hook-net bag], к которым прикреплены пенопластовые катушки-буйки с намотанным на них буйрепом. На плотных скоплениях морского ежа питомзы и корзины по мере наполнения оставляют на дне, их местонахождение обозначают буйками. Обычно водолаз берет под воду несколько вложенных друг в друга питомз или корзин. По другой методике водолазы наполняют ежами установленный на дне и помеченный буем большой садок-накопитель (например, из крупной краболовной ловушки, обтянутой мелкой делью). Средняя производительность сбора составляет около 400 кг/сут. на водолаза. В удаленных от порта или береговой базы районах для доставки продукции на переработку используют более крупные суда-перегрузчики, принимающие добычу от нескольких добывающих судов, работающих на промысле (Parker, Kalvass, 1992; Атлас промысловых..., 2001). Для наиболее важного для США коммерческого вида — *S. franciscanus* — наиболее продуктивными считаются глубины 5–10 м. В районах с хорошей подводной видимостью и безопасными условиями использование водолазов достаточно эффективно. Более того, при таком методе нет излишнего истребления как облавливаемого вида, так и сопутствующих. Нет и угрозы уничтожения морских сообществ, не представляющих коммерческой ценности. В районах с высокой плотностью ежей два водолаза с небольшими граблями с короткими ручками могут за день собирать по 2–2,5 тыс. животных. Ежа собирают в большие сетки и по мере необходимости поднимают на борт баркаса. Однако надежда только на водолазов означает, что много качественных популяций ежей могут быть занесены в разряд не приспособленных для сбора урожая. Поэтому от драг отказываться пока никто не собирается (The fishery..., 1976).

Опыт показывает, что для получения 1 т ежей в день (соответственно, около 100 кг икры) достаточно одного баркаса с пятью водолазами. Для предварительной переработки же этого количества ежей требуется еще 20–25 человек, которые могут вести подготовительные операции прямо на берегу под тентом. Для более глубокой переработки и выпуска готовой продукции в полевых условиях необходимо уже иметь временный павильон площадью 200–300 м^2 с электрическим освещением и холодильным оборудованием. Для получения 500 кг икры в день требуется примерно 50 человек.

Добыча морских ежей в России ведется исключительно водолазным способом в прибрежных водах на глубинах, редко превышающих 15–18 м. Водолазы объединены в бригады, обычно состоящие из 5–15 человек, в зависимости от размера судна, с которого ведется лов. Для этого

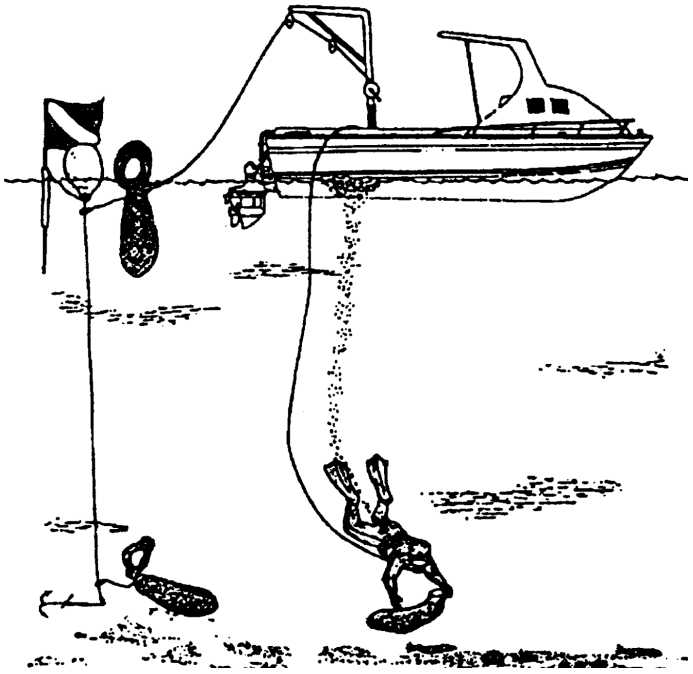


Рис. 6.1.6.3.1. Водолазный промысел морских ежей с использованием надувной плавучести для подачи улова на поверхность (по: Левин, 1994)

используются суда самых разнообразных типов — от мелких ботиков до судов типа СРТМ. Первые обычно дислоцируются в закрытых бухтах, выходят на промысел с утра и к вечеру вновь возвращаются в укрытия. Водолазы работают непосредственно с их палубы. Эти суда обеспечивают только добычу ежа в присутствии судов-перегрузчиков, на которые немедленно сдают продукцию, поскольку хранить ее на борту им не позволяют размеры судна и отсутствие охлаждаемых трюмов.

В Приморье промысел ведется в течение примерно трех месяцев, обычно с мая по июль, в достаточно теплой воде, до начала нереста ежей. Водолазы используют, как правило, сухие неопреновые костюмы и акваланги с баллонами различной емкости (чаще объемом 14 литров и давлением воздуха 200 атмосфер), позволяющими находиться на глубинах промысла в среднем в пределах 1 часа.

Основной сезон для сбора морского ежа на Шетландских островах должен начинаться самое позднее с декабря и длиться по конец февраля, когда обычно начинается нерест. Но этим периодом промысловики часто не ограничиваются, так как сбор может быть достаточно успешным и в течение октября–ноября. Как обычно, в качестве критерия эффективности промысла принимают средний гонадный индекс, который не должен быть ниже 10%. Сбор в основном производится водолазами, которые собирают ежей в сетчатые корзины для последующего подъема на поверхность. Средняя скорость сбора составляет здесь примерно 250 кг сырого ежа в час на водолаза (Penfold et al., 1996). Суда с большим водоизмещением, как правило, оснащенные оборудованными трюмами, могут длительно находиться в районе промысла, будучи в меньшей степени зависимыми от погоды. Водолазы дислоцируются на них, а к месту лова доставляются судовыми ботами или небольшими лодками с подносными моторами. После выхода водолазов на поверхность, лодки подбирают их и добытого ежа и доставляют на борт базового судна, где происходит сортировка продукции, загрузка ее в трюм, отдых водолазов и забивка аквалангов воздухом. При организации промысла с таких судов возможны варианты:

– постоянное нахождение судна в районе лова и использование его исключительно как промысловой базы с периодическими передачами собранного ежа на подходящие перегрузчики, обеспечивающие транспортировку продукции в пункт назначения (например, в Японию);

– периодическая смена режима лова на режим транспортировки, т. е. промысел и доставка осуществляется одним и тем же судном;

– комбинированный вариант, при котором большая часть уловов отправляется перегрузчиками, но время от времени (чаще в заключительные фазы промысла) транспортировка ежа производится непосредственно судном, с борта которого ведется промысел.

На Кольском полуострове промысел *S. droebachiensis* ведется только водолазным способом, в основном на глубине до 7–9 м, хотя известны простые орудия сбора морских ежей с малых глубин (Серебров, 1997), в том числе ловушки, которые могут быть использованы и для промысла глубоководного *S. pallidus* (Царева, 1988). Однако согласно устному заявлению А.В. Шацкого (ФГУП ПИНРО), Л.И. Серебров проводил свои исследования в идеальных условиях: плоская пологая плита, по которой можно протащить трал и поставить ловушку. Основная же масса ежа сконцентрирована на сложно-пересеченном рельефе, где использование этих орудий лова невозможно.

Оценки, выполненные на основании результатов первых экспериментов, показали, что используя около 20 ловушек и один трал-сачок, рыбак может за рабочий день при средней плотности скоплений ежа промысловых размеров 5,5 экз./м^2 обеспечить вылов примерно 70 кг, или около 640 экз., что сравнимо с часовой производительностью водолаза (около 100 кг/ч).

Положительной стороной ловушечного типа лова является экологическая чистота, возможность неограниченного увеличения количества ловушек, что повышает вероятность получения больших уловов, отсутствие повреждающего воздействия на улов и отсутствие приловов.

6.1.6.4. Другие способы лова

Во многих, особенно открытых, районах побережья полуострова для лова ежа *S. droebachiensis* использование водолазного труда обусловливает высокие затраты на добычу сырца и сдерживает развитие промысла из-за высокой стоимости подводных работ. Зачастую оно делает добычу про-

сто невозможной из-за сложности организации погружений в зимний период в связи с погодными условиями, хотя гонады ежа в это время достигают максимальной зрелости (*S. droebachiensis* в восточной части Кольского побережья нерестится в январе–феврале). Для этих районов специалистами ПИНРО были предложены оригинальные модификации традиционных драг и ловушек, оказывающие минимальное повреждающее воздействие на донные сообщества.

Так, трал-сачок (рис. 6.1.6.4.1) имеет массу всего 4 кг при горизонтальном раскрытии 50 см и вертикальном — 23 см. Жесткая верхняя рама с распорным бимом, мягкий цепной грунтроп, рукоятка и стабилизатор позволяют буксировать эту миниатюрную конструкцию с помощью капронового конца гребной шлюпкой типа «Фиорд» со скоростью до 0,7 узла при усилии на конце 20 Н (2 кг).

Л.И. Серебровым был разработан способ лова морского ежа, основанный на его способности «стряхивать» иглами со своего игольчатого покрова инородные предметы. В природе таковыми являются обрывки водорослей, которые служат пищей для ежей. С использованием этой поведенческой реакции ежа была сделана ловушка в виде кольца и свободно висящей на нем сетки или в виде дорожки (полосы сетного полотна). Экспериментальная ловушка «кружок» (рис. 6.1.6.4.2) состояла из обруча диаметром 120 см, обтянутого двумя слоями капроновой дели. Нижняя имела шаг ячеи 65 мм и свободно провисала, образуя достаточно вместительный сетный мешок, верхняя — 40 мм и была не сильно натянутой, для того чтобы ежи не могли уходить из ловушки или быть смытыми при подъеме. Площадь ловушки — 0,95 м^2 при массе 2,8 кг. При накрытии ежей делью действительно наблюдалось постепенное «стряхивание» ими прядей с игольного покрова за счет движения игл. Еж, таким образом, проходил сквозь ячею и оказывался между двумя слоями сетного полотна.

На рисунке 6.1.6.4.3 сопоставлены расчетные зависимости уловистости трала КУ=C / (p × S) и эффективной площади ловушки $S_{эфф}$=C/p в зависимости от диаметра панциря. В этих выражениях C — величина улова, кг; p — плотность облавливаемого скопления кг/м^2; S — облавливаемая площадь, м^2. Как видно из графиков, уловистость и эффективная площадь орудий с ростом размера ежей до какого-то размера повышается, а величина $S_{эфф}$ даже для ловушек без приманки оказалась больше единицы, что свидетельствует об облове существенно большей площади, нежели площадь ловушки. Последнее показывает, что по отношению к ловушечному лову ежей, аналогично ловушечному лову краба, необходимо определять оптимальное время застоя ловушки, которое будет существенно зависеть от микрорельефа дна. Использование же приманки из фукусовых водорослей повышает уловы ловушек примерно в четыре раза.

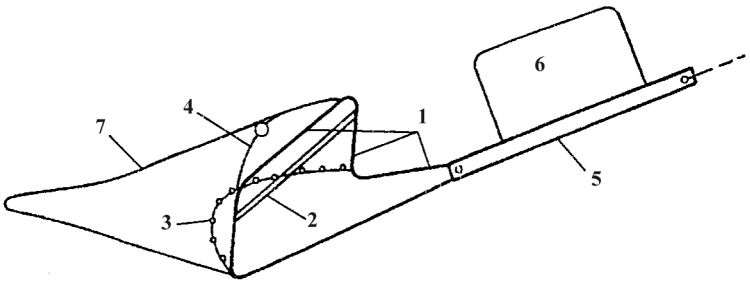


Рис. 6.1.6.4.1. Схема устройства трала-сачка (по: Серебров, Тарасова, 1998): 1 — рама, 2 — бим, 3 — грунтроп, 4 — верхняя подбора с поплавком, 5 — рукоятка, 6 — стабилизатор, 7 — сетный мешок

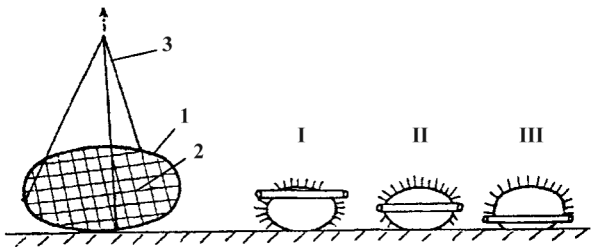


Рис. 6.1.6.4.2. Схема плоской ловушки (по: Серебров, Тарасова, 1998): 1 — обруч, 2 — сетная часть, 3 — стропы; I, II, III — фазы прохождения ежа через сетную ячею

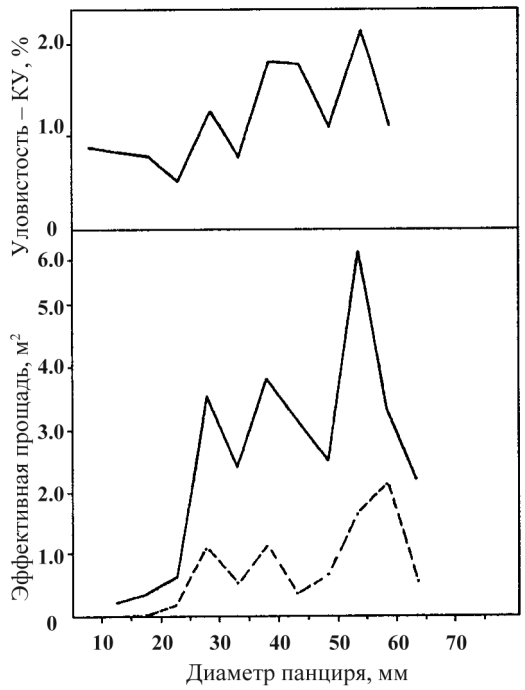


Рис. 6.1.6.4.3. Уловистость трала-сачка (вверху) и эффективная площадь ловушек в зависимости от размеров морского ежа (внизу). Пунктир соответствует ловушке без приманки (по: Серебров, Тарасова, 1998)

Оценки, выполненные на основании результатов первых экспериментов, показали, что используя около 20 ловушек и один трал-сачок, рыбак может за рабочий день при средней плотности скоплений ежа промысловых размеров 5,5 экз./м^2 обеспечить вылов примерно 70 кг, или около 640 экз., что сравнимо с часовой производительностью водолаза (около 100 кг/ч). Подобные орудия лова могли бы, наверное, найти применение в небольших прибрежных хозяйствах или для снаряжения рыбаков, занимающихся индивидуальным промыслом. Но для этого необходимо их дальнейшее усовершенствование с целью существенного повышения показателей уловистости и налаживание промышленного выпуска.

В последнее время появились сообщения о возможности применения специализированных судов, оснащенных погружаемым рабочим органом с телекамерой, позволяющей оператору на борту вести сбор ежа с помощью всасывающего устройства. Такой подход позволяет отказаться от использования водолазного труда, но имеет ограничения по глубинам, погодным условиям и стоимости используемого оборудования. Вероятно, подобное судно может найти применение в хозяйствах по выращиванию (подращиванию) морского ежа со специально подготовленным дном акватории, отличающейся небольшими перепадами глубин.

При промысле морского ежа в тех случаях, когда уловы велики, а производственные мощности не позволяют их сразу перерабатывать, живого ежа можно достаточно долго держать под водой в сетках для сбора, заякорив их недалеко от берега, или выпуская в более просторные подъемные садки, где еж мог бы еще и подкармливаться. Особенно это удобно в случае неустойчивой погоды, когда часто приходится приостанавливать добычу. Улов в этом случае лучше отбуксировать в безопасную бухту. Если температура воздуха достаточно низка или есть возможность охлаждать улов, то ежей можно не менее нескольких суток продержать и на суше, периодически увлажняя морской водой.

6.1.7. Транспортировка живых ежей

Транспортировка ежей проводится в живом виде. Перегрузка ведется с максимальной скоростью при минимальной экспозиции солнечному свету и высокой температуре воздуха; попадание пресной воды на ежей исключается. Даже при незначительной задержке в солнечный день пойманные ежи в ловушках или в кучах на палубе судна накрываются брезентом, смоченным морской водой.

Процесс выбраковки сводится к удалению поврежденных особей, особей со следами половых выделений на панцире (нерест) и особей непромыслового размера (менее 50 мм в диаметре панциря для многоиглого и черного ежа, менее 40 мм — для зеленого и менее 45 мм — для серого). После выбраковки они тарируются в стандартные пластиковые ящики для рыбы с отверстиями в дне для вытекания воды и металлическими ручками. Вес ежа в одном ящике — около 25 кг. Наиболее подходящее судно для транспортировки — рефрижератор типа ПТР. Ящики складываются в рефтрюме стопками при соблюдении условия — не менее 40 см от стенок для успешной вентиляции и равномерного охлаждения транспортируемого живого ежа.

Покрытие верхнего слоя морских ежей в ящике бумагой (газетами) дает положительный эффект, способствуя более равномерному распределению температуры в таре. При постоянной температуре в пределах от 0° до –2 °С еж может транспортироваться в течение четырех, макси-

мум пяти суток. Однако качество ежа неуклонно снижается, особенно по истечении трех суток хранения. При хранении ежа в течение одних суток потери веса, за счет фильтрации полостной жидкости из панциря, достигают до 2%. При более длительном хранении потери веса увеличиваются. Минимальная рентабельная поставка — 9–10 т.

6.1.8. Экологические эффекты промысла

Известны многочисленные случаи крупномасштабных биоценотических изменений в пределах промысловых участков, происходящих в результате сбора урожая экологически важных видов — морских ежей, рыб и хищных брюхоногих моллюсков. Примеры можно найти в различных регионах, например в Средиземноморье, на северо-востоке Тихого океана, в прибрежных водах штата Мэн и Чили. Независимо от направления вектора этих изменений, многотоннажный коммерческий промысел морских ежей способен приводить к сложным экологическим эффектам, иногда даже непропорциональным количеству удаленных животных (Andrew, Underwood, 1993).

Морские ежи часто оказываются доминирующей растительноядной группой на мелководье, и их удаление может очень сильно изменять структуру сообществ. С другой стороны, косвенно на увеличение численности популяции морских ежей могут сильно воздействовать изменения в окружающей среде, например через вспышки болезней. Такие эпизодические события могут иметь глубокие последствия: перед лицом быстрых крупномасштабных изменений в составе и обилии сообщества определение экологически обоснованного объема вылова становится проблематичным.

Большая часть морских ежей в мире собирается водолазами (ныряльщиками) или рыбаками без особого снаряжения прямо на литорали. В таком промысле эффект его воздействия на локальные популяции сравнительно легко устанавливается непосредственно по изменениям, происходящим в биотопах (Tegner, Dayton, 2000). Много видов морских ежей играет важную роль в экологии моря, что подтверждается данными последних публикаций (Edible sea..., 2001). Эксперименты неоднократно демонстрировали эффекты удаления морских ежей, но выводы о косвенных эффектах были обычно основаны на мелкомасштабных воздействиях или катастрофических крупномасштабных сокращениях обилия морских ежей. Результаты радикального воздействия на биоту за счет удаления многих тысяч тонн морских ежей в течение достаточно короткого промежутка времени на больших площадях обычно проявляются в быстром развитии крупных бурых водорослей и последовательных изменениях относительного обилия рыб и донных беспозвоночных. Последнее, в свою очередь, может затруднить естественное восстановление поголовья ежей в течение длительного промежутка времени.

Возможны и более сложные для понимания случаи взаимного влияния промысловых групп морских организмов. В качестве примера приведем изменения численности омара *Homarus americanus,* морского ежа *S. droebachiensis* и ламинарии в биоценозах прибрежных вод атлантического побережья Канады. Долгопериодные колебания вылова омара здесь коррелируют со снижением обилия ламинарии, которое, в свою очередь, является следствием периодического выедания ее морским ежом. Наиболее вероятная причина этого явления — конкуренция между омарами и ежами за убежища, т. е. не трофические факторы, а пространственные. В таком случае промысел ежа должен благоприятно сказываться на состоянии популяции омаров.

В свою очередь, некоторые альтернативные виды промысла, воздействующие на обилие морских ежей, могут воздействовать и на экологию прибрежных участков. Особенно влияет на обилие ежей промысел омаров в водах Новой Шотландии (Канада), штатов Мэн и Калифорния (США), рыбы в Северо-Западном Средиземноморье, омаров и рыбы в Новой Зеландии. Во всех этих случаях устранение хищников неоднократно предлагалось в качестве способа управления величиной запаса морских ежей и структурой сообществ, связанных с высокой плотностью поселений этих животных.

Взаимосвязь видов в экосистеме и возможность отрицательных последствий снижения обилия и/или площади распространения одного вида на другие необходимо обязательно учитывать при оценке промысловых ресурсов акватории. Это весьма важно в отношении фонообразующих видов, в особенности морских растений. Недостаточно обоснованный в биоценотическом отношении промысел водорослей и морских трав может нанести ущерб воспроизводству беспозво-

ночных, включая морского ежа, и рыб, которые откладывают в зарослях икру. Там же происходит нагул молоди (Левин, Коробков, 1998).

Существенную угрозу промыслам морских ежей на Аляске, в Британской Колумбии, штатах Вашингтон, Орегон и Калифорния в настоящее время представляет увеличивающееся изобилие и расширение географии местообитания каланов *Enhydra lutris*. Каланы были когда-то широко распространены по северной окраине Тихого океана, от Северной Японии до Калифорнии. Интенсивная охота на них в XVIII и XIX столетиях имела разрушительные последствия для популяции и сократила местообитание каланов до нескольких поселений. Плотность скоплений морских ежей в районах, которые ранее поддерживали численность каланов, увеличилась.

Для спасения каланов была проделана большая работа по увеличению их численности. Результат воздействия на популяции ежей немедленно проявился. Например, в 1965–1969 гг. на юго-восток Алеутских островов было переселено 402 калана. Теперь их в регионе более 10 тыс., и эффект их влияния на поселения морских ежей отмечается даже около Ситхи. Оценки, выполненные в 1993 г., показали общее снижение численности морских ежей по сравнению с предшествующими годами на 64% (D. Woodby, неопублик. данные). Промысел же калана практически повсеместно прекращен из-за отсутствия спроса на его мех.

В России каланы самую большую угрозу зарождающемуся промыслу морских ежей представляют на Камчатке, где они так же эффективно уничтожают крупных ежей. Каланы сейчас обитают на южной оконечности и вдоль тихоокеанского побережья полуострова. В результате работ по увеличению их поголовья, проводившихся между 1985 и 1988 гг., предел распространения каланов вдоль восточного побережья переместился более чем на 80 км к северу. Плотность же морских ежей на глубине до 10 м в зонах охоты каланов значительно снизилась, а максимальный размер уменьшился вдвое. В связи со снижением плотности морских ежей возникли целые подводные «леса» водоросли *Alaria fistulosa*. Появление каланов в бухтах Лиственичная и Русская в 1995 г. вскоре вызвало уменьшение плотности поселений морских ежей здесь с 1,21 до 0,19 кг/м^2.

Многие экологические проблемы связаны непосредственно с биологией самих ежей. На нескольких видах, например, было показано, что уровень оплодотворения незначителен, когда нерестящиеся особи находятся на расстоянии более 4 м друг от друга (Styan, 1997). Морские ежи часто агрегированы, особенно виды рода *Strongylocentrotus* (Scheibling et al., 1999). Несмотря на неоднородное и скученное распределение, такое поведение не увеличивает численность, поскольку меньшее количество пятен и уменьшение их размера могут ограничивать успех оплодотворения. Можно предположить, что поселения ежей при очень низкой плотности скоплений более уязвимы к коллапсу, но определению критической плотности для успешного оплодотворения мешают океанографические условия, степень неустойчивости скоплений и др. Ранее изучение эффективности оплодотворения было основано только на нескольких экспериментах и принимало пороговое расстояние, вне которого успех оплодотворения очень низок. Кроме того, так как большинство видов эксплуатируемых популяций морских ежей имеет относительно большую продолжительность спаривания (14–40 сут.), то имеется значительный потенциал для смешивания среди субпопуляций в пределах промысла, что нарушает структуру запаса.

На численность потомства сильно влияют и внешние факторы. Увеличение, например, численности популяции *M. nudus* по южному побережью Хоккайдо коррелировало со средней температурой воды в сентябре года, предшествовавшего наблюдениям. Высокая температура воды в это время способствовала увеличению обилия молоди за счет сокращения личиночного периода (Agatsuma et al., 1998). Некоторое понижение температуры воды также может положительно влиять на промысел, содействуя росту крупных бурых водорослей *Laminaria religiosa* и *Eisenia bicyclis* на глубине (Taniguchi, 1991), а обилие пищи, в свою очередь, ускоряет рост *M. nudus* (Agatsuma et al., 1994; Sano et al., 1998).

Существует много гипотез относительно процессов, определяющих осаждение и последующее выживание личинок, но экспериментальных работ в этих направлениях еще явно недостаточно. Из приведенных выше примеров пока только ясно, что вторжение в динамику вод путем создания гидротехнических сооружений, способных изменить температурную стратификацию, перенос пляжного материала и самих личинок, может стать как фактором улучшения управления местным промыслом, так и его коллапса. Сказанное, конечно, не относится к сооружениям, пред-

назначенным для улучшения структуры мест обитания самого морского ежа, как правило не вносящих существенного вклада в динамику вод.

История эксплуатации морского ежа в большинстве стран имеет одинаковый драматический рост, ведущий к перелову, а за ним — коллапсу и запасов, и самой добывающей промышленности (Penfold et al., 1996). Поэтому там, где промысел только начинает развиваться, основной заботой должно стать обеспечение оптимизации вылова, учитывающей, что производство икры в популяциях ежа тесно связано со спецификой районов его обитания. Требуется комплекс экологических исследований и, в частности, аттестация питания ежа, роста, гонадного цикла и периода восстановления здоровья после нереста в соответствии с особенностями районов обитания. Усовершенствование оценок соотношения «ежи–водоросли» и будет в конечном счете вести к предотвращению утраты региональной продуктивности икры и таким образом поможет менеджерам определять приемлемый уровень сбора урожая (Conand, Sloan, 1989).

В качестве примера попытки подхода к организации промысловой эксплуатации отдельных промысловых участков, населенных морскими ежами, можно рассмотреть схему, используемую в Авачинском заливе (Восточная Камчатка). Здесь обитают три вида ежей, представляющих промысловый интерес: *S. droebachiensis, S. polyacanthus* и *S. pallidus*. Учитывая, что популяции этих животных легко уязвимы и чрезвычайно чувствительны к перепромыслу, на каждый промысловый участок до выдачи разрешений на лов составляется паспорт с детальной характеристикой промыслового запаса и условий обитания ежей (глубины, грунты, степень прибойности, охранные зоны других видов), позволяющий отслеживать состояние эксплуатируемой популяции. В процессе промысла оцениваются реальные изменения локального запаса и дается прогноз на последующие годы, позволяющий устанавливать будущий оптимальный вылов.

Правда, опыт развития промысла в других регионах показывает, что для обеспечения условий длительной эксплуатации такого описания участков уже недостаточно. Их паспортизация перед закреплением за конкретным потребителем ресурсов должна включать обобщенную оценку запасов основных малоподвижных и прикрепляемых форм в его пределах, в противном случае многие виды, не представляющие прямого интереса для потребителя конкретного ресурса, могут быть в результате неправильного хозяйствования просто утрачены. В конечном итоге это может привести к уничтожению пищевой базы самого объекта промысла. Последнее особенно важно, когда речь идет о многовидовом промысле (например, морской еж – ламинариевые). В этом случае квоты, сроки и методы изъятия обоих ресурсов должны четко оговариваться.

Комплексный подход при оценке промысловых участков необходим и при проработке экономической эффективности многовидового промысла. Например, можно оценивать районы с подходящей для промысла плотностью локальных скоплений ежа коммерческого качества и размера в зонах традиционного промысла гребешка с учетом возможной скорости сбора ежа и его гонадного индекса для коммерческой оценки выхода икры. Сравнение доходов от добычи традиционных видов с потенциальным доходом от лова ежа дает возможность оценить не только реальность промышленной переработки последнего, но и указывает направление развития промысла в целом, позволяя сделать обоснованный вывод в пользу того или иного ресурса или их совместной эксплуатации, если это экономически оправдано (Conand, Sloan, 1989).

Все это заставляет совершенно по-новому ставить вопрос о научном сопровождении промысла и охране запасов. Если до последнего времени эти функции были разделены, то в случае закрепления промысловых участков на долговременной основе за конкретными промысловыми организациями установившуюся практику необходимо пересмотреть. В идеале, никто кроме самого пользователя ресурса не может лучше заботиться о своем благополучии, но в этом ему нужна грамотная помощь, какую может оказать только специалист-биолог. К сожалению, ни для кого не секрет, из кого в настоящее время формируется основная масса инспекторов всех уровней надзора. Для такой перестройки нужно существенно усовершенствовать и нормативную базу.

6.1.9. Управление промыслом

6.1.9.1. Методы управления

Управление промыслом морского ежа базируется на общих принципах и рекомендациях, выработанных к настоящему времени для промысла рыбы (см. например, Хилборн, Уолтерс, 2001)

и беспозвоночных (Jamieson, Caddy, 1986; Jamieson, 1993; Левин, Коробков, 1998). Традиционные приемы регулирования включают введение минимальной промысловой меры (МПМ), снижение мощности промыслового флота и величины улова, ограничение количества единиц промыслового флота, контроль промысловой активности, ограничение промысла во времени (сезонность) и в пространстве (районирование). Каждый прием имеет свои достоинства и ограничения; выбор приемов и их комбинаций зависит от конкретных условий, учитывается даже подход к управлению в условиях несанкционированного (браконьерского) промысла.

Как показывают многочисленные наблюдения, наиболее успешным может считаться такой подход к организации промысла, при котором запас облавливаемой популяции морского ежа будет поддерживаться на оптимальном уровне. Авторы (The fishery..., 1976) отмечают, что уникальная роль, играемая морскими ежами в экологии регионов, приводит к тому, что как сверхизъятие, так и недоиспользование запаса оказывают сильный эффект на состояние всего сообщества. Они предостерегают от попыток такого управления, которое добивается обеспечения постоянного максимума дохода (т. е. вылова ежа), способного в конце концов привести к его исчезновению и замене какими-нибудь другими организмами, например водорослями. Основным надо считать обеспечение качества продукции (в данном случае, качества гонад). Правда, здесь можно оговориться. Например, во вновь осваиваемых районах промысла, учитывая соотношение между возрастными группами ежей, есть смысл поступиться этим принципом и начинать лов с удаления наиболее крупных особей, отличающихся более низким качеством гонад.

Морской еж — типичный объект местного промысла, которому, в силу его биологических особенностей, не свойственны протяженные миграции. Поэтому его добыча скорее напоминает сбор урожая, нежели охоту, что делает сам объект предметом особого к нему отношения и создает предпосылки к использованию определенных агротехнических приемов для поддержания промысла на оптимальном уровне. В районах интенсивного лова (Япония, Чили) в силу этого морской еж давно уже стал объектом марикультуры.

Эта особенность заставила, например, правительство Японии законодательно закрепить часть полномочий по управлению промыслом морского ежа за местными (региональными) рыболовецкими организациями. Побудительных причин к этому было несколько. Прежде всего, Япония — страна, где сохранились традиции пользования землей и охотничьими угодьями. Далее, японским государственным учреждениям приходится распределять слишком мало запасов морского ежа среди слишком большого количества рыбаков. Кроме того, так как промышленный лов здесь ведется в течение многих лет, то в результате девственные места обитания морского ежа уже наперечет. Тем более не приходится рассчитывать на введение в промысел новых районов (экстенсивный промысел невозможен).

В связи с этим важным фактором повышения эффективности добычи морского ежа и стало привлечение к управлению промысловой деятельностью и воспроизводством запасов самих рыбаков. При этом за государством фактически остались перспективное и макроэкономическое планирование, разработка нормативов, обеспечение исследований, контроль за состоянием ресурсов и их воспроизводством. Последнее для Японии — важное условие существования промысла, поскольку там, в отличие, например, от России или США, нет возможности рассчитывать на необлавливаемые популяции в качестве доноров личинок для районов с подорванным запасом.

Принципы управления прибрежным промыслом Японии заложены законами Ассоциации рыболовства 1948 г. и «О рыболовстве» 1949 г. Эти законы исправили и расширили Устав 1901 г., обеспечивавший исключительные права на осуществление промысла, полученные сообществом гильдий прибрежных деревень на основании прав и привилегий, подаренных еще феодальными землевладельцами. Закон о рыболовстве уступает право собственности на участки морского дна Кооперативным ассоциациям рыболовства (FCA), которые, в свою очередь, распределяют права рыболовства между пользователями, определяют размеры вылова, выбор времени и продолжительность лова. Права рыболовства могут быть унаследованы или переданы другими способами, хотя из-за сложностей местных обычаев и законов трудно как-то обобщить соответствующие процедуры.

Правительство Японии участвует в управлении прибрежным промыслом, обеспечивая субсидии для повышения и развития инфраструктуры и полностью отвечая за координирование дея-

тельности ассоциаций. Посредником между правительством и ассоциациями являются региональные Комиссии регулирования рыболовства морских районов (SAFAC), включающие представителей Кооперативных ассоциаций рыболовства в пределах одной префектуры и двух уровней правительств — муниципального и префектурального.

Для каждой префектуры устанавливается план лова в пределах отдельного «морского района», включающий принципы управления запасом через установление минимальных промысловых размеров, сезонов лова, закрытие для лова отдельных районов. На Хоккайдо, например, предписанный минимальный промысловый размер для *M. nudus* и *S. intermedius* был увеличен Кооперативными ассоциациями рыболовства с 40 и 50 мм на 49 и 25%, соответственно. Около половины ассоциаций здесь налагают ограничения на ежедневный улов участников сбора *S. intermedius*, а 44% — ограничивают ежедневный вылов *M. nudus*. Большинство ассоциаций устанавливают время ежедневного лова в течение 2–5 ч. Здесь же отметим, что в Южной Корее промысел ныряльщиков на глубинах менее 10 м также управляется исключительно местными рыбацкими кооперативами (деревнями). Ловом занимаются только женщины, живущие в данной деревне.

Стабильность общих результатов промысла морских ежей Японии при существующем режиме управления в течение более пятидесяти лет свидетельствует о долговечности ресурса и эффективности управления. Правда, за последние 20 лет в нескольких важных префектурах производство снизилось. Для удовлетворения своего огромного спроса Японии все более и более приходится компенсировать это импортом. Многое в сокращении общих уловов происходит из-за снижения добычи *S. intermedius* в губернаторстве Хоккайдо и *M. nudus* в преф. Мияги. К сожалению, несмотря на достаточно давно проявляющиеся признаки снижения уловов, никаких формальных оценок состояния запасов по префектурам в научной литературе не приводится.

Результативность промысла морских ежей снизилась не только на крупных промыслах в Японии, но и в штатах Мэн, Вашингтон и Калифорния (США), в Южной Корее и на нескольких меньших по масштабу промыслах в Ирландии, Франции и Филиппинах. Причины этого, вероятно, разнообразны, а отсутствие оценок запаса затрудняет их идентификацию. Управление осуществляется *ad hoc* и/или неэффективно во многих промысловых районах. Общим для соответствующих промыслов является истощение отдельных промысловых районов и включение в них зон (областей) с низкой биопродуктивностью, дающих морских ежей с некачественной икрой. В отсутствие конкретных оценок трудно определить, результат ли это прошлых переловов или простое уменьшение накопленной биомассы.

Часто такое снижение — следствие именно масштаба управляемого как единое целое промысла. Во многих странах (США, Канада, Россия) промысел ежей в основном управляется по региональной шкале с характерными линейными размерами промысловой зоны от 100 до 1000 км. Последствием этого крупномасштабного управления становится то, что рыболовецкий флот может передвигаться для максимизирования улова на значительные расстояния. Опыт мелкомасштабного управления (например, в пределах промыслового участка протяженностью менее 10 км) осуществлен в Японии, Мексике и Южной Корее, а также на части промыслов Чили и Новой Шотландии (Канада). Чтобы максимизировать величину сбора морских ежей при сохранении перспективы долгосрочной устойчивости запаса, необходимо переходить от крупномасштабного промысла к мелкомасштабному, обеспечивающему более интенсивное управление. Ранее выполненные исследования пространственных подходов к управлению указывали на их потенциальные перспективы, но они опирались обычно на ряд неизвестных параметров (Andrew et al., 2002).

Постоянная пространственная структура запасов часто связана с крупномасштабным или неэффективным управлением и чрезмерным промысловым усилием подвижного флота. К этому добавляются большие трудности для исследователей и менеджеров вследствие сложности управления в условиях, когда собираемая икра одновременно нужна и для воспроизводства, и на пищевые нужды, а размер и качество гонад изменяется и в зависимости от репродуктивного цикла, и как вид продовольственного товара. Как следствие, ценность икры только частично известна во время сбора. Эти взаимодействующие процессы обеспечивают мелкомасштабную гетерогенность, превышающую отмеченную в других таксонах.

Динамика промысла морских ежей показывает, что, как и для многих видов беспозвоночных (Botsford et al., 1997; Orensanz, Jamieson, 1998), наилучшая перспектива долговременной устойчи-

вости лежит именно в мелкомасштабном управлении. Кроме того, некоторая форма исключительности доступа к конкретному ресурсу продвигает понимание специфики сбора урожая для максимизации ценности икры. Независимые же от промысла институты управления, способные быстро реагировать на изменения в обилии животных, по-видимому, обеспечивают лучшее преодоление различных неопределенностей (Хилборн, Уолтерс, 2001).

Чрезмерная промысловая нагрузка, в том числе браконьерская, на популяции *M. nudus* и *S. intermedius*, значительная продолжительность их жизни, низкие величины пополнения, а также уменьшение запасов ламинарии из-за нерационального ее промысла и использование травмирующих средств добычи (Krupnova, 1996) — все это настоятельно требует совершенствования методов квотирования вылова и расчета оптимальных промысловых нагрузок на популяции. Именно на них строится искусственное регулирование среднестатистических величин уловов в зависимости от промыслового усилия (Брегман, Седова, 1995; Малкин, 1995; Раков, 1996; Низяев, Букин, 1999).

Морские ежи — одни из лучших кандидатов на многовидовое или экосистемное управление: они играют ясную и часто доминирующую роль в прибрежной экологии, их промысел происходит на мелководье, он может наблюдаться и управляться непосредственно; ежи взаимодействуют с другими высокоценными видами, и снижение их уловов безусловно свидетельствует о необходимости изменения самого подхода к управлению. Однако, за исключением Японии и Южной Кореи, всемирный промысел морских ежей управляется на одновидовом основании. В указанных же странах вылов ежей управляется как часть общего прибрежного промысла иглокожих, ракообразных, моллюсков, водорослей и рыб, и воздействие на среду обитания используется для увеличения запаса всех видов.

Широко распространенные перелов и падение запасов морского ежа в странах, сравнительно недавно приступивших к его добыче, подтверждают, что это весьма уязвимый источник сырья. Японцы в особенности осознали это, и поэтому используют различные приемы увеличения запаса уже в течение не менее 100 лет. В Японии перелов контролируется комплексной системой мер регулирования, ограничивающих количество ловцов (промысловое усилие) и районов, открытых для лова, устанавливаемой правительством и рыболовными кооперативами.

Известны многочисленные приемы такого увеличения плодородия: 1) строительство искусственных рифов для расселения пищевых водорослей и создания защищенных мест обитания для ежа; 2) увеличение продуктивности пищевой базы ежей за счет использования техники разведения келпа в местообитаниях ежей; 3) установка коллекторов для личинок ежа, культивирование молоди, охрана подрастающего поколения; 4) переселение взрослых животных на места с обильной пищей для интенсификации роста гонад; 5) удаление крупных особей, дающих относительно низкий выход гонад, из локальных популяций (Conand, Sloan, 1989).

Подход к регулируемому промыслу морского ежа чрезвычайно сильно зависит от местных условий и поэтому различается от одного района к другому, часто заставляя использовать специфические методы. Наибольший опыт в этом отношении накоплен специалистами Японии.

Рыболовный сезон. Так как отдельные виды морского ежа, как и ранее, имеют определенный сезон нереста, для районов распространения различных видов приходится устанавливать свои периоды закрытия промысла, охватывающие эти сезоны. За счет этого обеспечивается защита хода нереста и, что не менее важно, ежи не утилизируются, пока их гонады имеют низкое качество. Так как возможны вариации срока нереста от района к району и от года к году, то соответствующие даты могут нуждаться в установлении путем выборочного контроля качества гонад.

В некоторых районах Японии прекращение лова длится более года, и лов ограничивается несколькими месяцами, когда гонады находятся на пике качества. Такое удлинение закрытого сезона связано как с нерестом, так и со следующим за ним периодом ускоренного восстановления гонад, когда они еще относительно малы.

Минимальная промысловая мера (МПМ). В большинстве районов вводится ограничение минимального размера отлавливаемых животных. Такое регулирование выполняет несколько функций. Прежде всего, от вылова защищается молодой еж со слишком малыми гонадами. Размер гонад значительно увеличивается за несколько первых лет жизни, и если небольших ежей несколько лет не вылавливать, их гонады могут вырасти в 1,5–2 раза. Кроме того, каждый год

находящиеся под защитой ежи идут на нерест, обеспечивая поддержание запаса. Это может быть особенно важным в районах, где количество перекрутов мало. Очевидно, что минимальная промысловая мера устанавливается в зависимости от видовой принадлежности и географических факторов.

Минимальные размеры устанавливаются на всех основных промыслах морских ежей, за исключением южнокорейских и новозеландских, и даже на сравнительно менее значимых промыслах Исландии, Ирландии, Филиппин, Испании и Тасмании. Предельные размеры традиционно используются для того, чтобы позволить индивидуумам отнереститься несколько раз. Но при промысле морских ежей эта цель усложнена, так как (в отличие от многих других промысловых видов) индивидуумы промежуточного размера у ежей как раз наиболее коммерчески ценны. Ограничения максимальных предельных размеров использовались только в штатах Мэн, Вашингтон и в Британской Колумбии (для *S. franciscanus*). Во всех остальных случаях максимальный допустимый размер использовался в сочетании с минимальным.

Ограничения на методы лова. Эта мера позволяет управлять промысловым усилием, т. е. эффективностью лова. Как уже упоминалось, на большинстве участков лова ежей в Японии существует опасность перелова из-за слишком большого количества рыбаков. Следовательно, необходимо ограничивать промысловое усилие. В этой связи только в нескольких районах разрешен лов с помощью акваланга или шлангового снаряжения. Это преимущественно районы, где лов ведется недавно, и нет достаточного количества опытных ловцов. В большинстве районов Северной Японии, где эти ограничения есть и лов ведется только с помощью «средств малой механизации», средний вылов на человека в день составляет около 50 кг. В то же время в районах, где разрешено вести промысел на больших глубинах с использованием водолазного снаряжения, эта величина доходит от 100 до 800 кг в день на человека.

Запретные для лова районы. Введение таковых на постоянной основе может быть особенно удачным, если защищаемое молодое поколение, войдя в промысловый возраст, будет мигрировать в облавливаемые районы. Некоторые районы могут быть закрыты для лова вследствие снижения плотности промысловых скоплений. Это позволяет в течение года–двух защитить молодь, дав ей возможность адекватного развития, и восстановить локальную популяцию. Другие районы постоянно используются для лова по трехлетнему циклу (именно столько времени нужно морскому ежу для достижения промыслового размера). В течение первого года цикла в пределах такого района облавливаются ежи промыслового размера. Это позволяет в последующие два года восстановить водорослевое покрытие, обеспечить корм для личинок и молоди. В результате отсутствия пищевой конкуренции со взрослыми особями молодые ежи растут значительно быстрее. Их облавливают в начале следующего трехлетнего цикла. Естественно, что выбор способа поддержания запаса таким способом целиком зависит от конкретных условий промысла.

В заключение этого раздела еще раз вернемся к анализу двух основных подходов к управлению промысла морского ежа в зависимости от права собственности на ресурсы (Conand, Sloan, 1989).

1. Ресурсы общественного пользования. Запас является одинаково доступным для всех участников промысла, имеющих лицензии центрального правительственного органа; так это делается, например, в Северной Пацифике при лове *S. franciscanus* (обзор: Sloan, 1985). Из-за общественной природы собственности на местные запасы ежей рыбаки не имеют большой побудительной причины для осуществления увеличения запаса. Однако возможна масса вариаций в пределах подобного управленческого подхода. Например, вылов ежей в Северной Калифорнии длительное время был фактически нерегулируемым, контроль осуществлялся только рынком. В результате местного снижения цен представители промышленности вынуждены были потребовать регулирования. Рыболовство Британской Колумбии, напротив, давно управляется правительственными учреждениями: набором мер типа закрытия районов, сезонного закрытия промысла, введения местных порайонных квот, ограничения размера. Однако надзор и принуждение или регулирование затруднены из-за того, что сборщики чрезвычайно мобильны в пределах протяженных прибрежных районов.

2. Ресурсы частного пользования. Оценка запаса и управление — не государственные; промыслы ведут региональные кооперативы с доступом только их членов, такие как на промысле морского ежа в Японии. Местные кооперативы имеют закрепленные законом имущественные права

на их местный запас ежей и ведут собственное регулирование, направленное на введение ограничений районов лова или сезонного их закрытия, ограничение вылавливаемого размера, увеличение запаса. Японский менеджмент морского ежа — смесь режимов государственного и местного регулирования, надзор и принуждение представителей последнего может обеспечить действенный контроль в условиях хорошо известных районов лова и ограниченной мобильности сборщиков.

Впрочем, как отмечалось еще в обзоре, подготовленном департаментом рыболовства штата Вашингтон (The fishery..., 1976), поскольку в американском и японском рыболовстве существует ряд различий, применяемые в Японии методы не могут быть прямо использованы в США. В частности, только небольшое количество видов американских прибрежных морских ежей вылавливается; многие крупные популяции эксплуатируются незначительно из-за недоступности для водолазов и удаленности перерабатывающих предприятий и международных аэропортов. Как следствие, в нескольких небольших, но удачно расположенных районах наблюдается перелов, в то время как большинство не облавливается вовсе. Подобная ситуация совершенно незнакома для Японии, где серьезный (промышленный) лов ведется в течение многих лет и где есть всего несколько девственных мест обитания морского ежа. Этих мест уже недостаточно для обеспечения естественного воспроизводства.

Еще одно отличие между японским и американским прибрежным промыслом состоит в методах регулирования рыболовства. В США стратегию управления вырабатывают правительственные учреждения, а они главной целью ставят снижение изъятия ресурсов. Правительственное регулирование также важно и для Японии, но в прибрежной зоне некоторая часть управляющих функций передана местным рыболовецким кооперативам, а они главной целью считают оптимизацию вылова.

Относительно целей отечественных управленцев промыслом морских беспозвоночных, в частности морского ежа, можно только догадываться. По всей вероятности, нам также нужно ориентироваться на комплексное управление и вести его в зависимости от конкретных условий регионов, понимая, что подход к управлению промыслом морского ежа на шельфе, например Камчатки, будет существенно отличаться от такового для Южных Курил, Приморья, Сахалина и Кольского п-ова. Но большинство специалистов, изучающих промысел морского ежа, сходятся на том, что будущее управления промыслом стоит за совершенствованием организации промысловой деятельности, методов сохранения природного запаса и его увеличения (т.е. за марикультурой).

6.1.9.2. Проблемы незаконного вылова

Для решения вопросов о реальном объеме добычи морских ежей в дальневосточном регионе России существенными являются географические параметры — расстояние до ближайших Японских портов, в которых может быть сдана продукция; расстояние до ближайших российских портов, в которых производится таможенное оформление груза; степень и качество контроля над промысловыми судами и судами-перегрузчиками со стороны пограничников и других государственных организаций, охраняющих морские ресурсы — Региональная инспекция охраны морских биологических ресурсов, Спецморинспекция, Рыбвод и др. (Лебедев, 2000).

Все промысловые районы можно расположить в ряд по возрастанию степени привлекательности их для нелегального промысла морского ежа: Приморье – Сахалин – Южные Курилы. Возможны несколько сценариев функционирования нелегального промысла. Как показывает практика, ни один из них не является чисто теоретическим, по вероятности реализации в различных географических районах и на различных этапах существования промысла, они, безусловно, различны:

– морской еж добывается и без оформления в российском порту сразу транспортируется в Японию;

– добытый еж оформляется в российском порту и легально отправляется в Японию, но объем поставки при оформлении занижается;

– добытый еж полностью по всем правилам проходит оформление в российской таможне, но судно после оформления идет в Японию не сразу, а выходит на дополнительный уже нелегальный промысел и лишь после этого отправляется в японский порт.

Разновидность последнего сценария: еж добывается весь сразу, но часть его нелегально берется перегрузчиком на борт в море, а после оформления в российском порту уже легально заби-

раются остатки улова. Вполне вероятно, что существуют и другие модификации всех приведенных сценариев.

Осуществление нелегального вывоза продукции, добытой у берегов Приморья, возможно по всем представленным схемам. Описание их можно встретить в рассказах водолазов, относящихся к первой половине 90-х годов. Однако более чем 8-летний ряд личных наблюдений указывает на то, что вероятность их реализации в Приморье крайне невелика, а именно — зарегистрирована лишь однажды за весь период наблюдений. Из общего количества (около 1000 аквалангов) за 8 лет лишь один был зафиксирован как использовавшийся в режиме нелегального промысла. Отсюда величина вероятности подобного события невелика — около 0,1%, т. е. браконьерского вылова морского ежа в Приморье практически нет.

Совсем иное положение с браконьерским выловом морского ежа у берегов Сахалина и Курильских островов. Теоретически здесь возможно существование всех сценариев, однако первый вариант, при котором промысел осуществляется полностью нелегально — пусть и наиболее рискованный, но экономически максимально привлекательный, доминирует, если не сказать, что в условиях этих районов — единственный. Очень прозрачным формальным прикрытием почти двухмесячного присутствия промысловых судов в районах добычи служат официальные квоты размером в 10–15 т, которые реально, при учете минимальных расстояний транспортировки даже при неблагоприятных погодных условиях, могут быть выбраны максимум за десяток дней. К этому неоднократно привлекала внимание пресса, но мизерные квоты продолжают выдаваться.

По данным Дальневосточного таможенного управления, в 1999 г. в Японию было вывезено ежа серого — 889 т, ежа черного — 152,3 т, и «просто» морского ежа — 395,2 т. Таким образом, всего в 1999 г. было вывезено 1436,5 т ежей, в то время как официальный вылов по трем районам составил 996,5 т.

К сожалению, таможенное управление смогло предоставить только общие данные по региону без разбивки их на вывоз из Приморья, Сахалина и Курильских островов, мотивируя это тем, что в базе данных управления такая разбивка отсутствует. Ввоз ежа хабаровскими предприятиями, по данным нашего представителя в провинции Отару, в 1999 г. ориентировочно составляет всего около 20 т (Скорик, 1999). Таким образом, остается предположить, что разница в 420 т между общим вывозом в Японию и выловом по Приморью и Хабаровскому краю составляет вылов и вывоз по Сахалину и Курильским островам. Однако в публикации А.М. Левашева (2000) есть указание на то, что размер выделенных квот в 1999 г. по этому району составил 120 т, из которых промысловики отчитались только за 35. Таким образом, разница между выловом и вывозом оказывается равной 385 т, а доля нелегально добытого ежа по отношению к общему объему уловов, рассчитанная этим способом по всему дальневосточному региону, составляет 26,8%.

Все попытки получить официальную информацию из Японии об объемах ввозимого морского ежа были безуспешными. В качестве иллюстрации — ответ на наш запрос из Дальневосточного таможенного управления: «Информацией не располагаем по причине отсутствия соответствующего соглашения с японской стороной». Выход из положения дает возможность получать сведения из отчетов представителя «Координационного совета по организации промысла морских ежей в Приморье» в Японии (Скорик, 1999). По его данным, приморскими экспортерами было доставлено в Японию около 900 т *S. intermedius*. Из них 800 т — согласно предоставленным фирмами-экспортерами документам, плюс 12 поставок, осуществленных без предоставления документов представителю — что, согласно его экспертной оценке, составляет еще около 80–90 т.

По полученным данным, в весенне-летний период промыслом и экспортом *M. nudus* в 1999 г. занималась приморская компания, которая поставила на японский рынок 20,26 т.

Эта цифра совершенно не согласуется с данными таможенного управления о вывозе в Японию в 1999 г. как минимум 153,2 т ежа этого вида. И в этом случае приходится делать заключение, что информация о ввозе ежа в Японию, собранная представителем координационного совета, неполная. Видимо, вне поля его зрения оказался еж, поставленный осенью 1999 г. Основанием для подобного заключения служат следующие строки из его отчета: «После 20 августа, когда квота *S. intermedius* в Приморье была практически выбрана, японцы подтвердили готовность работы на *M. nudus*. Но проверка *M. nudus* в районе промысла не дала возможность приморским

компаниям начать их экспорт с августа месяца. Ни наполнение, ни цветность гонад не соответствовали контрактным условиям в этот период времени».

Способ оценки вылова ежей, возможно, несколько менее точный, но более легкий и доступный — это оценка уровня добычи, опирающаяся на данные о числе добывающих судов, находящихся в конкретных районах промысла, и продолжительности их пребывания там. Эта информация вполне доступна: определение среднего количества морского ежа, выводимого судном за один рейс; численность обеспечивающих добычу водолазов, средняя производительность их труда; эмпирически рассчитанное время загрузки одного судна и потраченное на транспортировку продукции и возврат к месту промысла.

В зависимости от уровня организации промысла, плотности промысловых скоплений, качества гонад и состояния погоды, объемы добываемого одним водолазом ежа могут колебаться в довольно значительных пределах. Но средняя производительность водолазного труда на промысле *S. intermedius* у берегов Приморья, по нашим наблюдениям, в 1998–1999 гг. составила 307 кг (колебания от 164 до 460 кг) на одного водолаза за промысловый день (табл. 6.1.9.2.1).

По данным промысла на Южном Сахалине за 1992 г., бригада в 15 водолазов за два дня добывала около 6–7 т ежа. Работа велась как с ботов, так и с берега. Производительность труда водолаза на добыче ежа составляла от 215 до 250 кг (средняя около 230 кг) в день. Более низкие показатели по отношению к Приморью сами участники промысла объясняют низкой квалификацией большинства промысловиков в бригаде и особенностями организации промысла. Тем не менее, за один рабочий месяц в этом районе Сахалина было выловлено около 60 т *S. intermedius*. В Приморье, при более высокой производительности водолазного труда, средний вылов за месяц составил близкую цифру — 64 т. Таким образом, более низкая производительность труда водолазов компенсировалась уменьшением потерь времени на транспортировку.

На Южных Курильских островах осенью–зимой 1999 г. на промысле находились суда различного водоизмещения — от СРТМ до ПТР. Промысел велся бригадами численностью от 8 до 12, в среднем 10 водолазов. За это время одно промыслово-транспортное судно совершило до 10 рейсов в Японию. Среднее количество морского ежа, вывозимого за один рейс, составляло около 6 т. Таким образом, общий сезонный вылов одной бригады составлял около 60 т.

По данным управления федеральной службы налоговой полиции РФ по Сахалинской области (Левашев, 2000), транспортировку *S. intermedius* из этого района в Японию в 1999 г. осуществляли 13 предприятий. Интенсивность работы судов-перегрузчиков, работающих в одном и том же промысловом районе, примерно одинакова и зависит преимущественно от погоды, поскольку расстояние до порта сдачи продукции и время на транспортировку тоже близки. Таким образом, есть все основания, увеличив пропорционально упомянутые 60 т, принять общий объем ежа, перевезенного в ноябре–декабре 1999 г. 13-ю перегрузчиками, ориентировочно равным 780 т.

Данные, полученные таким простым подсчетом, ни в коей мере не завышают результативность промысла, поскольку многие из находившихся на промысле судов занимались только промыслом, не тратя время на транспортировку продукции в порты Японии, а значит и перегрузчики, работавшие в таком промысловом режиме, сами не тратили время на добычу и поэтому могли совершить более 10 рейсов с продукцией. Известно (информация от японцев и сахалинцев — из отчета Приморского представителя в провинции Отару), что промысел *S. intermedius* на Курилах в 1999 г. шел с февраля по середину мая, когда большинство сахалинских компаний прекратили работу, но некоторые фирмы осуществляли поставки вплоть до 10 июля. По информации японцев, в порты северо-востока Хоккайдо в этот период по два раза в неделю заходили 7 российских судов с грузом ежа по 4–5 т.

Таблица 6.19.2.1. Производительность труда на промысле *S. intermedius* в Приморье

Год	1998	1999
Аппаратов на водолаза, шт.	7,25	7,0
Водолазов, чел.	14	13,6
Суммарный вылов, кг	8273	9075
Вылов на водолаза в день, кг	295	313,3

Нетрудно подсчитать, что только за один месяц ими было поставлено до 250 т *S. intermedius*. Часть сахалинских компаний в 5-кратном размере превысили объемы поставок, оговоренные в контрактах с японцами. Если довериться приведенной в публикации А.М. Левашева (2000) величине общего объема выданных квот, равной 120 т, то общий уровень вылова составил примерно 600 т. Однако, по-видимому, и эта величина не окончательна, поскольку, как следует из того же отчета, по сообщению японской стороны только за апрель–май сахалинцами было поставлено в Японию более 800 т ежа. Суммируя эти цифры, можно прийти к выводу, что общий годовой вылов *S. intermedius* по этому району составил не менее 2000 т.

Способ оценки, опирающийся на величину средних индивидуальных сезонных выловов водолазов, составивших, по нашим данным, около 6 т (размах от 5,9 до 6,4 т на человека) и общее число водолазов на промысле, ориентировочно равное 130 (по 10 водолазов, обеспечивающих морским ежом каждый перегрузчик), дает величину вылова всего за два месяца (ноябрь–декабрь) те же 780 т. Поскольку путина в этом районе продолжалась в 1999 г. с февраля по май включительно, и после летне-осеннего перерыва — вновь, с конца октября по конец декабря, т. е. в общей сложности не менее 5 месяцев, можно сделать заключение, что за год в этом районе вылавливается до 2 тыс. т *S. intermedius*.

Анализ добычи морских ежей, проведенный Управлением федеральной службы налоговой полиции РФ по Сахалинской области в 1999 г., показал, что по данным наших добывающих организаций, в этом районе ими было выловлено только 35 т из выделенных к вылову 120 т, в то время как, по данным японской стороны, сахалинскими промысловиками было ввезено в Японию около 400 т (Левашев, 2000). Процент нелегальной добычи в этом случае превышает 90% от всего выловленного *S. intermedius*. По данным опроса водолазов, объем нелегально добытого ежа одним из судов, находившихся на промысле в этом районе в 1999 г., во всяком случае превышал 75% от всего объема добычи.

Подобная методика подсчета реальных уловов была бы более надежна при условии точного определения количества судов и продолжительности их пребывания в данном промысловом районе. Очевидно, что в условиях Южных Курил промысловики вероятнее всего будут вести добычу наиболее прибыльного биоресурса, оттягивая момент окончательной реализации квоты по разрешенному виду, позволяющей им находится в данном районе.

Как показывает практика, получить желаемую информацию значительно легче у занятых на промысле водолазов, чем у организаций, призванных им управлять и его контролировать. Например, в Управление налоговой полиции по Сахалинской области на запрос о данных по вывозу промысловых беспозвоночных в Японию пришел ответ, что подобная информация отсутствует, хотя, как совершенно очевидно следует из публикации в «Рыбаке Сахалина» от 18–24.02.2000, подобными данными там располагали и их анализировали.

Цифры браконьерски выловленного морского ежа очень высоки. По данным японской газеты «Суйсан симбун» («Морские биоресурсы») от 16.04.2001, в первом квартале 2001 г. общий допустимый улов морского ежа составлял всего 50 т (Комаров, 2002); при этом, судя по официальным российским документам, его промысел не проводился. Но в порты на Хоккайдо (Отару, Вакканай, Момбецу, Абасири, Ханасаки, Немуро) за те же три месяца морской еж поступил в количестве 757 т — превышение общего допустимого улова в 15,1 раз. За эти три месяца морского ежа попало в Японию на 541 млн иен (более 4,6 млн долл. США). Среди портов по теневому обороту «ежовых долларов» лидирует Немуро: поступило 676 т на сумму 499 млн иен. Контрабанда шла и по воздуху: например, в аэропорты г. Титосе (о. Хоккайдо, юго-восточнее г. Саппоро) была доставлена из России 1 т икры морского ежа. Согласно утверждениям авторов аналитической записки, содержащей эти сведения, «указанный объем может быть пересчитан на объем сырца с учетом среднего показателя выхода готовой продукции около 10%. Следовательно, 1 т икры могла быть получена из 10 т сырца».

Уже после того, как был подготовлен к печати этот материал, появилось сообщение, что наконец решен вопрос о недопущении незаконной сдачи морепродуктов в портах Японии. Если ранее российские суда могли свободно заходить в японские порты, то теперь каждое судно должно иметь таможенную декларацию, подтверждающую происхождение находящейся на борту продукции. Незаконный промысел немедленно откликнулся: с 1 апреля 2002 г. не зафиксировано ни

одного захода в порт Вакканай на Хоккайдо (ближайший к Сахалину) судов с нелегальной продукцией (в то время как раньше их насчитывали до 30 единиц в одном порту ежедневно). Почти одновременно был запрещен выход на промысел судов, не имеющих оборудования для автоматической передачи сведений о координатах и уловах.

Все это, как отрапортовали средства массовой информации, уже сократило браконьерский вылов на 40%. Но на самом деле радоваться пока особенно нечему: пресечен только самый простой по данной выше классификации способ браконьерства, два других остались. И это подтверждает августовский номер газеты «Совершенно секретно» (№ 7, 2002), где приводятся данные о том, что с 1 апреля по 17 мая 2002 г. только в порты Ханасаки и Кусиро на Хоккайдо было доставлено 1900 т морского ежа (при ОДУ 1006 т).

До тех пор, пока браконьерство кому-то выгодно, рыбаки-неформалы будут искать все новые и новые способы переправки незаконно добытых морепродуктов в сопредельные страны. Насколько серьезна ситуация в дальневосточном регионе, свидетельствует, например, недавний (май 2002 г.) террористический акт в отношении начальника Южно-Сахалинского территориального отдела ТОРУ ФПС России генерал-майора В.И. Гамова, принимавшего непосредственное участие в борьбе с браконьерством — в том числе и с браконьерством на промысле морского ежа.

Судя по всему, данный материал имеет уже скорее историческое, чем практическое значение. Используя механизм совместных предприятий и четко отлаженный российско-японский нелегальный бизнес, в который втянуты и контролирующие органы обеих стран, браконьеры научились юридически выводить незаконно добытую продукцию из-под контроля инспекторов уже в момент подъема улова на борт. Поэтому вполне вероятно, что морского ежа на Южных Курилах и Сахалине ждет та же участь, что и дальневосточного трепанга, незаконный вылов которого просто подошел к естественному концу, достигнув порога экономической эффективности даже в акваториях Дальневосточного морского заповедника.

Кроме того, не стоит забывать, что в регионе есть еще и быстро развивающийся внутренний рынок браконьерских морепродуктов. По своим потребностям в недалеком времени он может стать весьма притягательным.

6.2. Воспроизводство промыслового запаса

6.2.1. Принципы воспроизводства

6.2.1.1. Сохранение генофонда

Основные причины изменений качества генофонда кроются в естественных и вносимых в среду антропогенных загрязнениях, рассматриваемых в широком смысле и включающих физические, химические и биологические составляющие. Кроме того, важен фактор неразумно ведущегося промысла, выбивающего, как правило, наиболее сильных и продуктивных производителей. Изменения в генофонде могут также возникнуть на этапе искусственного разведения за счет угнетения животных в результате длительного нарушения водного обмена или развития паразитофауны и эпизоотий.

Наибольшие надежды на сохранение генофонда исследователи связывают с криоконсервацией половых продуктов и личинок. Одновременно ведутся работы по исследованию снижения воздействия пресса загрязнений на генетическую структуру диких популяций и самих культивируемых объектов, однако последние меры ограничены пока выявлением патогенов и регуляторов генетической основы организмов, созданием генетических банков как диких, так и культивируемых животных (Душкина, 1996).

Теорией и практикой криоконсервации занимается криобиология. Сейчас криоконсервация зародышевых клеток и эмбрионов — одно из перспективных направлений сохранения генофонда как промысловых, так и редких (исчезающих) видов животных и растений (последнее необходимо для сохранения в природе биоразнообразия). Способ сохранения генофонда посредством создания низкотемпературных генетических коллекций (криобанков) позволяет за счет использования метода глубокого замораживания половых продуктов десятки лет сохранять генетический материал и затем использовать его для оплодотворения. Проблема криоконсервации привлекает

внимание российских и зарубежных специалистов как при выполнении фундаментальных исследований, так и для практического использования замороженного эмбрионального материала в медицине, сельском хозяйстве и марикультуре.

Однако при работе с половыми продуктами морского ежа оказалось, что если сперма и зародыши его, начиная со стадий морулы-бластулы, выдерживают низкотемпературное замораживание в присутствии криопротекторов без значительной потери жизнеспособности, то яйцеклетки и зиготы заморозить в жидком азоте пока не удается. В опыты по замораживанию отбирали эмбрионы *S. intermedius* на стадии средней бластулы, поздней гаструлы, призмы и раннего плутеуса (Гахова и др., 1988). Доля жизнеспособных зародышей после оттаивания была очень мала (Naidenko et al., 1991). Требовался подбор специального криопротектора, который должен был быть нетоксичным, хорошо растворимым в воде, эффективно снижать количество вымораживаемой воды, предотвращать кристаллизацию и поддерживать в растворенном состоянии соли и белки (Одинцова, 2001).

Использование в качестве такового диметилсульфоксида (ДМСО) — наиболее распространенного криопротектора с ярко выраженными криозащитными свойствами для различных соматических и половых клеток — здесь не помогло. Было выяснено, что ДМСО нельзя использовать при замораживании яйцеклеток морских ежей, поскольку сам он вызывает различные нарушения внешнего слоя цитоплазмы. Возможно, именно поэтому функционально более зрелые и метаболически активные зародыши поздних стадий развития морского ежа (бластулы — плутеусы) не повреждаются при действии ДМСО и выдерживают замораживание в жидком азоте (Межевикина и др., 1995; Одинцова, 2001).

Существенное улучшение результатов удалось получить за счет использования в качестве криоконсерванта пигмента морского ежа эхинохрома А. Эксперименты, совместно выполнявшиеся сотрудниками Института биологии моря (ИБМ) и Тихоокеанского института биоорганической химии (ТИБОХ) ДВО РАН, показали, что предварительное введение эхинохрома А в культуру личинок *M. nudus* до начала замораживания обеспечивает большую их выживаемость после оттаивания. Было показано, что личинки морского ежа в присутствии эхинохрома А на стадиях поздней гаструлы и раннего плутеуса переносят процедуру замораживания-оттаивания лучше, чем на стадии бластулы и призмы. Оказалось, что эхинохром А оказывает комплексное позитивное действие на выживаемость личинок благодаря защите липидов клеточных мембран в процессе криоконсервации и бактерицидным свойствам. Было также сделано предположение о том, что повышение уровня эндогенного эхинохрома А способствует усилению репарационных процессов в клетках личинок морского ежа и восстановлению поврежденных в ходе замораживания-оттаивания клеточных структур (Koltsova et al., 1981; Найденко, Кольцова, 1998).

Основные работы в этом направлении пошли по пути именно криоконсервации зародышей или личинок на разных стадиях развития. Последние, как оказалось, не только лучше переносят криоконсервацию, но и несут более полную генетическую информацию. В результате этих работ, проводившихся у нас в стране с 1986 г. по программе «Низкотемпературный генетический банк промысловых и редких видов рыб и беспозвоночных», были разработаны методы криоконсервации личинок морских ежей и других видов беспозвоночных. Заложенные в криобанк Института биофизики клетки РАН (г. Пущино Московской обл.) личинки дальневосточных морских ежей сохраняются уже около 20 лет, причем после оттаивания около 90% из них восстанавливают свои функциональные свойства. По методике, разработанной в ИБМ ДВО РАН (г. Владивосток), после культивирования криоконсервированных личинок уже были получены взрослые особи морских ежей и показано, что личинки второго поколения развиваются без отклонения от нормы (Ананьев и др., 1997).

6.2.1.2. Принципы марикультуры

Под марикультурой (синонимы: аквакультура, морская аквакультура) обычно понимают выращивание морских гидробионтов с целью воспроизводства запаса. Это понятие включает: 1) культивирование растений или животных в пресной, солоноватой или морской воде, включающее их искусственное воспроизводство и товарное выращивание; 2) промышленное выращивание гидробионтов по определенной технологической схеме с полным контролем над всеми основ-

ными звеньями процесса; 3) хозяйствование на водоемах с целью повышения их продуктивности (аналогичное сельскому хозяйству на суше). Таким образом, марикультура в широком смысле — это активное вмешательство в управление биологическими процессами в морской среде, включающее разнообразные формы биологической мелиорации, акклиматизации и трансплантации промысловых и кормовых организмов, создание новых гибридных форм, уменьшение с использованием технических и биологических методов количества вредных животных и др.

В марикультуре определились два основных подхода: многоцелевое использование и стратегия «расчленения», т. е. создание монокультурных хозяйств. В первом случае мы имеем дело с ситуацией, более приближающейся к естественной среде, во втором — среде с искусственно поддерживаемым видом, дающим максимальный доход. К такому разделению в конце концов пришло наземное сельское хозяйство. Цена его — необходимость использования пестицидов, инсектицидов, фунгицидов и пр. для защиты культурных растений от сорняков, вредителей, вирусов и микроорганизмов, а также массовых вакцинаций для предотвращения эпизоотии животных.

Можно выделить три основных типа водных систем для марикультуры: открытые, замкнутые и полузамкнутые. В открытых системах продукцию получают в естественном водоеме, и вмешательство человека в основном идет по линии повышения его продуктивности. В полузамкнутых системах вода из природного водоема поступает в систему после предварительной обработки (или без таковой) и после прохождения через систему возвращается в водоем. В замкнутую систему вода подается один раз и далее не заменяется или заменяется через значительные промежутки времени. Здесь речь уже идет о возможности реализации полного цикла — от личиночной стадии до получения продукции (Левин, Коробков, 1998).

Поскольку и легальный, и нелегальный промыслы морского ежа повсеместно снижают его запасы, требуются альтернативные меры как для обеспечения рынка, так и для поддержки природных популяций этих животных. Ввиду важности проблемы марикультура морских ежей постепенно становится специализированной отраслью, рассматривающейся сейчас не только как альтернатива промыслу, но и как дополнение к нему. Для искусственного культивирования морских ежей уже есть и собственное название — эхиникультура (в отличие от марикультуры иглокожих вообще — эхинокультуры).

Первой страной, начавшей заниматься увеличением численности морских ежей, была Япония. Применяемые методы включают улучшение среды обитания (в т. ч. строительство искусственных рифов), создание системы искусственного питания, перемещение популяций в более продуктивные районы и строительство инкубационных устройств, продуцирующих миллионы молоди в год, которую затем переносят в море. Такие устройства могут быть решением задач воспроизводства при подходящих географических условиях, например при наличии достаточно крупных приливно-отливных ванн, дающих достаточную защиту осаждаемой молоди. Использование при этом подходящих искусственных кормов дает возможность добиться увеличения размера гонад. Таким образом, особенности биологии морского ежа применительно к товарной марикультуре позволяют говорить не только об увеличении численности, но и степени развития гонад.

Повышения уровня добычи морских ежей можно достичь за счет улучшения среды обитания, путем их разведения или трансплантации. Разведение включает искусственное получение молоди, выпуск ее в море для нагула и увеличения численности естественного пополнения или в искусственную (модифицированную) среду для контролируемого доращивания. Для обозначения процесса нагула молоди в естественной среде в зарубежной литературе обычно используется термин «ранчирование» (от англ. ranch — фермерство, скотоводство), но в нашей литературе под этим термином обычно понимается выращивание рыбы в пресноводных водоемах.

Само ранчирование может вестись в нескольких вариантах, отличающихся масштабами ограничения распространения животных и воздействия человека на среду. В свою очередь, повышение производства икры может достигаться как переселением ежей из среды обитания с низким темпом роста массы тела и гонад в более богатые пищей районы, так и переводом их на искусственную подкормку. Более того, взрослые морские ежи могут также пересаживаться в районы с подходящими условиями, где их ранее практически не было. Это уже относится к технологиям трансплантации, после осуществления первого этапа которой речь, практически, снова идет о вариантах ранчирования. Причем, подходящие условия могут быть созданы искусственно.

Все эти пересекающиеся взаимодополняющие друг друга технологии и объединяются термином «марикультура». Последняя стала сейчас активно развивающейся областью деятельности. Конечным шагом в управлении получением продукции морских ежей принципиально может стать полная независимость от естественных ресурсов, когда контролируются все жизненные циклы животного в культуре — от нереста до развития гонад (Grosjean, 2001). Однако методология данного направления марикультуры, с одной стороны, еще не доведена до коммерческого использования, а с другой, не подтверждена экономическими расчетами (Imamura, 1999).

6.2.1.3. Улучшение среды обитания

Методы улучшения условий обитания морских ежей включают устранение источников загрязнения морской среды, формирование пищевой базы, модификацию субстрата и гидрофизических условий, устранение или контроль хищников. Под устранением источников загрязнения подразумеваются отвод промышленных и бытовых стоков за пределы зоны воздействия на участки будущей марикультуры, установка защитных санитарных рифов на пути распространения выбросов, применение мер управления естественным транспортом наносов.

Выше были сформулированы условия, определяющие возможность эффективного роста молоди ежей. В большой степени их выполнение обеспечивает и воспроизводство водорослей. Поэтому цель программ улучшения среды обычно состоит в том, чтобы расширить области обитания одновременно и морских ежей, и пищевых водорослей (Morikawa, 1999). Для этого применяют методы изменения структуры грунта на более подходящую для ежей и водорослей, а также защиты участков побережья от прямого воздействия волн и ограничения транспорта наносов.

В Японии, например, многие рыбацкие кооперативы привлекаются к участию в соответствующих проектах. В районах с плоским подводным ландшафтом простое добавление валунов позволяет им увеличить урожайность многих морских видов. Являясь субстратом для развития водорослей, камни обеспечивают как пищу, так и убежище морским ежам. Некоторые районы приспосабливаются специально для молоди, тогда как примыкающие — для взрослых обитателей, что обеспечивает всем соответствующие условия развития. Районы мелководий, например, покрываются привлекающей молодь галькой. Во множестве префектур для улучшения среды обитания и обеспечения большого количества убежищ используются простые наброски из камня и/или крупных бетонных блоков (Agatsuma, 1991). Но кроме этого кооперативные объединения рыбаков во многих районах строят и достаточно сложные искусственные рифы (Ramachandran, Terushige, 1991).

Более 200 лет японцы применяют такие рифы, позволяющие более эффективно использовать водное пространство за счет концентрации организмов, их более рационального размещения, защиты от хищников. Кроме того, в сочетании с волнозащитными сооружениями искусственные рифы дают возможность создавать защищенные от природных катаклизмов фермы у открытых берегов. Акватории с искусственными рифами занимают в японских прибрежных водах около 10% от общей площади. Объем выполняемых работ очень велик: только в период с 1976 по 1984 гг. на работы по сооружению искусственных рифов здесь было выделено более 4 млрд долл. США (Vick, 1984).

Не отстает от Японии в этом отношении и Южная Корея, где с 1971 г. было установлено 7,6 км^3 искусственных рифов. Это главным образом крупные бетонные структуры, составленные из модулей объемом 8 м^3 каждый. Рифы устанавливались на всех побережьях, особенно на восточных и южных. С 1990 г. искусственные рифы используются для оборудования мелководных (до 10 м глубиной) участков, предназначенных для халиотисов, водорослей и морских ежей. К сожалению, несмотря на 30-летнюю историю этого предприятия, эффект воздействия на прибрежный промысел и экосистемы еще не был детально проанализирован.

В России по программам сохранения запасов также ведутся работы по созданию искусственных рифов, но носят они пока в основном исследовательский характер. Обобщение опыта использования рифов в Приморье показало, что устанавливавшиеся в южной части Амурского залива конструкции, выполненные из отработавших свой срок автопокрышек, действительно демонстрировали высокие результаты по увеличению площади естественных нерестилищ и твердых субстратов (Явнов, 1990). Правда, настораживает тот факт, что в указанной работе отсутствуют сведения о морских ежах. Последнее может быть связано как с недостаточной чистотой

для эхиникультуры вод даже в этой части залива, так и фактором выделения в среду характерных для непищевых резин дитиокарбаматов, являющихся фунгицидами, избирательно влияющими на зародыши разных видов. Возможно, пророческим оказалось предупреждение К.М. Хайлова о том, что массовое затопление автопокрышек может войти в противоречие с задачами охраны моря (Хайлов и др., 1987).

Решающую же роль в развитии техники марикультуры вообще и эхиникультуры в частности для нашей страны, по всей вероятности, будут играть не только и не столько технические приемы, но преобразование структуры управления отраслью. Опыт наших восточных и западных соседей показывает, что передача части властных полномочий в области управления ресурсами кооперативам приводит к тому, что как только рыбаки чувствуют прирост дохода от увеличения запаса их собственных промысловых участков, они начинают активно вкладывать время и средства в поддержание этого увеличения. У американских и российских рыбаков, которые не имеют соответствующих прав, не возникает и побудительных мотивов для приложения усилий в подобной практике улучшения субстрата и т. п.

6.2.2. Практика воспроизводства

6.2.2.1. Корма для марикультуры

Коммерческая марикультура ежей зависит от наличия легко доступного недорогого корма. Опыт показывает, что ежи потребляют и хорошо растут на гранулированных кормовых смесях при определенных консистенции, размерах и форме гранул. При этом абсорбция питательных веществ из корма — сои, зерновых, креветок, мяса рыбы и т. п., приготовленного на связующих веществах или прессованием, обычно достаточно высока. Эффективность абсорбции пищевых веществ, входящих в корм, составляет по органическим веществам — 20–60%, по белку — 61–84%, по углеводам — 34–68% и по липидам — 42–47%. Когда крупные особи питаются таким кормом, они не существенно увеличиваются по размеру и массе, но при длительном потреблении (1–3 мес.) различных видов корма кишечный и гонадный индексы животных достигают экологического максимума. Особенно примечателен тот факт, что такие корма способствуют достижению максимальной продукции гонад даже за пределами репродуктивного сезона и быстрому росту молоди морских ежей (Klinger et al., 1998).

В России первые опыты по практической оценке возможностей создания системы искусственного питания для морских ежей были начаты в 1985 г. (Левин и др., 1987; Левин, Найденко, 1987). Цикл экспериментов, позволивших оценить потребление морским ежом *S. intermedius* различных видов корма, был проведен в аквариальной Опытной морской базы в б. Витязь (ОМБ «Витязь»). Использовались водоросли *Laminaria cichorioides, L. japonica, Ulva fenestrata, Ahnfeltia tobu-chiensis, Rhodymenia pertusa,* морская трава *Zostera marina,* мягкие ткани мидии Грея и рыбы, а также смесь на связующем, состоявшая из агар-агара, сухого молока и воды (2,5:20:100).

Наиболее интенсивно морские ежи потребляли мидию, ламинарию и агаровую смесь, несколько медленнее — рыбу, ульву и анфельцию, наименее интенсивно поедалась зостера. Родимению морские ежи не ели. *L. japonica* поедалась почти в два раза интенсивнее, чем *L. cichorioides* (табл. 6.2.2.1.1).

Таблица 6.2.2.1.1. Скорость потребления *S. intermedius* различных видов корма, 10^{-2} г × г$^{-1}$ × сут.$^{-1}$

Корм	X±s
Laminaria cichorioides	2,1±1,0
L. japonica	4,4±2,3
Ulva fenestrata	1,0±0,6
Ahnfeltia tobuchiensis	2,2
Rhodymenia pertusa	не потребляли
Zostera marina	0,6±0,4
Crenomytilus grayanus	2,2±2,4
Рыба	1,4±0,8
Искусственный корм	1,8±1,0

Скорость потребления контролировалась по выделению экскрементов. Выяснилось, например, что фекалии анфельции не образуют оформленных агрегатов и сходны с измельченным пищевым материалом. Неусвоенные компоненты рыбы представляют собой мелкие шарики желтоватого цвета. Фекалии, выделяемые после поедания мидии, не образуют агрегатов, но имеют характерную темно-бурую окраску. Типичные оформленные экскременты *S. intermedius* выделяют после кормления ульвой (светло-зеленые), агаровой смесью (белые), ламинарией и зостерой (зеленые разного оттенка). Время от начала кормления разными типами пищи до выделения фекалий значительно варьирует (табл. 6.2.2.1.2).

Различия в окраске экскрементов, образованных несколькими видами корма, достаточны, чтобы использовать их для установления времени прохождения конкретного вида пищи через кишечник. Наиболее удобными для использования в качестве метки оказались агаровая смесь (перед ламинарией, ульвой и анфельцией) и ламинария (перед рыбой и агаровой смесью).

На основе предварительных исследований была отработана методика содержания морских ежей *S. intermedius* с использованием кормовых смесей на основе агар-агара с пищевыми добавками различного состава. Кормовые смеси промерялись в опытах продолжительностью 27–43 сут. в разные сезоны в проточной установке из 8 идентичных по конструкции блоков, состоящих из винипластовых ванн с установленными в них кассетами, разделенными на 25 индивидуальных ячеек размером 10×10×17 (высота) см.

В качестве натурального корма использовали листья *Zostera marina* и слоевища *L. cichorioides,* а также мясо камбал, отделенное от костей. Для приготовления муки из *L. japonica* отбирали здоровые однолетние слоевища, промывали, сушили при 50 °С, измельчали на шаровой мельнице. Состав опробованных в опытах кормовых смесей приведен в табл. 6.2.2.1.3.

В процессе опытов отмечалась высокая скорость потребления ежами корма с добавкой сгущенного молока (до 5,8–3,4 × 10^{-2} г × $г^{-1}$сут.$^{-1}$); скорость потребления корма с мукой из высушеной *L. japonica* была сравнимой с таковой для свежей ламинарии. Максимальная скорость роста гонад была отмечена при использовании корма, включавшего яичный порошок и рыбную муку. Гонады ежей, питавшихся только сгущенным молоком, не увеличивались, хотя скорость потребления этого корма в несколько раз выше, чем для кормов, вызывающих интенсивный рост гонад.

В результате экспериментов было показано, что пищевые добавки в искусственный корм в виде обладающих приемлемой стойкостью в воде брикетов, содержащие: яичный порошок — 4%, рыбную и ламинариевую муку, а также сгущенное молоко — по 5% и агар — не более 4%, сбалансированно обеспечивают пищевые потребности морских ежей.

Позднее приведенные выше результаты были неоднократно подтверждены. Например, авторами работы (Fernandez, Boudouresque, 1998), использовавшими три типа корма: «растительный» (низкий уровень содержания белка, высокий — углеводов), «смешанный» (средний уровень животного и растительного белка, углеводов) и «животный» (высокий уровень белка, низкий — углеводов), было показано, что степень усвоения отрицательно коррелировала с поглощением и уровнем содержания углеводов в корме. Самый высокий уровень потребления корма получен при использовании овощной диеты; наивысший уровень усвоения получен при употреблении животного корма, самый низкий — овощного.

Корм, приготовленный на связующих веществах — обычно комбинация из сухих гранул, овощей и животного мяса, которые включаются в матриксе из агара, желатина или различных клеющих веществ. Несмотря на различия в составе, есть элементы, обычные для большинства кор-

Таблица 6.2.2.1.2. Время от начала кормления *S. intermedius* до выделения фекалий, сут.

Корм	Появление	Массовое выделение	Следы
Laminaria cichorioides	1	2	не менее 8
Ulva fenestrata	1	3	не менее 6
Ahnfeltia tobuchiensis	1	4	не менее 6
Zostera marina	1	3	–
Crenomytilus grayanus	2	5	–
Рыба	1	4	–
Искусственный корм	1	3	5

мов, включающих, как и показано выше, в качестве главного компонента мясо рыб. Корма также почти всегда содержат зерно в качестве легко доступного источника углеводов; в некоторые включены и зерно, и водоросли *(Laminaria spp*.). Более вариабельные составные части корма, такие как соя, креветки, дрожжи, дают альтернативный источник белка. Второстепенные компоненты, такие как минералы и витамины, также варьируют.

Альтернативный способ приготовления корма — прессование давлением с минимальным включением клеющих веществ. Прессование позволяет вводить в корм меньше непищевых компонентов. Такие корма подобны по составу приготовленным на связующих веществах — в их состав входят соя, зерновые (кукуруза, пшеница), мясо рыб и различные добавки (табл. 6.2.2.1.4). Применение этих кормов имеет свои ограничения. Чтобы приниматься ежами, корм должен иметь мягкую консистенцию и, следовательно, быть насыщенным водой. Эта насыщенность — уязвимое место для его сохранности.

Успехи по внедрению прессованного корма начались после того, как братья Джон и Адисон Лоренсы (John и Addison Lawrence) совместно с фирмой Wenger начали его промышленное производство. В 1990 г. в Техническом центре Wenger был организован выпуск корма с использованием нескольких модификаций обычного промышленного метода шнековой экструзии, применяющегося в кулинарии. Установка включает питающую систему с бункером и шнеком, подающим сухие кормовые компоненты в барабан-смеситель. Туда же подаются жидкие компоненты корма. После тщательного перемешивания масса поступает на валки экструдера, где окончательно готовится корм. По завершении процесса обработки корм продавливается через отверстие, получая требуемую форму цилиндрических гранул (в некоторых работах такой вид корма называют пеллетезированным).

Для избежания порчи корма влагосодержащие компоненты требуют специальных мер контроля водной активности. В частности, для поддержания в норме количества влаги в корм добавляют гигроскопичный пропиленгликоль, а для снижения pH с целью не допустить повышения кислотности — фосфорную кислоту. Для подавления плесневых грибков обычно используют сорбат калия. При охлаждении горячего влажного продукта используется нержавеющая сталь, специальные конструкционные меры принимают и для устранения конденсирования влаги внутри охладителя.

Таблица 6.2.2.1.3. Компоненты кормовых смесей для морских ежей *S. intermedius,* % от общей массы

№ смеси	Компонент	Содержание*
1	Мука из *L. japonica*	1; 10
	Молоко сгущенное	1; 3; 10; 35
	Яичный порошок	10
	Сахароза	1; 5; 10; 25
	Глюкоза	1; 2,5; 10
	Рыбная мука	10; 20
	Дрожжи	25
2	Рыбная мука	20
	Молоко сгущенное	3,5
3	Рыбная мука	20
	Сахароза	5
4	Рыбная мука	20
	Сахароза	5
	Растительное масло	1
5	Рыбная мука	8
	Мука из *L. japonica*	1
	Молоко сгущенное	1
6	Рыбная мука	7
	Мука из *L. japonica*	1
	Молоко сгущенное	1
	Растительное масло	1

* Все корма включали агар-агар (3% по массе) и пресную воду (дополнительно до 100%)

Более детально с историей создания продуктов из кормовых смесей и технологией их приготовления можно ознакомиться в работах зарубежных авторов (Lawrence et al., 2001; Kearns et al., 2001).

Надо отметить, что в настоящее время применение продуктов из кормовых смесей, включающих специальные кормовые добавки, уже стало необходимым элементом марикультуры, без которого невозможно обеспечить нормальный пищевой режим выращивания животных в условиях морской среды. Важны стабильность таких продуктов, сравнительно невысокие цены, возможность включения в их состав различных биологически активных веществ, позволяющих как управлять качеством продукции, так и создавать разновидности кормов, необходимые для питания ежей на различных стадиях зрелости гонад и роста. Последнее немаловажно, так как эксперименты подтверждают, что для эффективного выращивания ежей в различные возрастные периоды необходимы отличающиеся по составу корма.

Например, при оценке скорости роста молоди на стандартном гранулированном корме фирмы Wenger, предназначенном для подращивания взрослых животных, был получен неудовлетворительный результат. Было проведено сравнение роста молодых морских ежей *S. droebachiensis* при кормлении их наиболее известным натуральным кормом из *Laminaria saccharina* с добавкой из мшанки *Membranipora membranacea* и гранулированным кормом. Диаметр панциря морских ежей в течение первых двух месяцев увеличивался быстрее при питании искусственным кормом, однако после третьего месяца кормления скорость роста на естественном корме стала выше. Кроме того, ежи на гранулированном корме имели более бледную окраску панциря и более короткие иглы, чем на естественном. Различия в окраске и в длине игл возникали, по-видимому, из-за недостатка в корме некоторых питательных веществ, необходимых для ювенильных особей (Williams et al., 1998).

Как отмечают проф. Дж. Лоренс и его коллеги, крупномасштабное использование приготовленного корма для выращивания очень небольших по размеру особей морского ежа представляет ряд технических проблем. Одна состоит в увеличении отношения поверхность / объем для очень мелких частиц корма. Это увеличивает потерю органического вещества частицами, изменяющую качество корма, увеличивает возможность эвтрофирования и снижения качества воды. Другая проблема — удаление несъеденного корма и подача свежего. Здесь, по всей вероятности, применимы разработанные в марикультуре других водных животных технологии управления интенсивностью и временем питания, посредством регулирования общего количества выданного корма и числа кормлений в сутки. Значительное увеличение скорости роста на приготовленном корме, обуславливающее снижение времени для достижения рыночного размера, показывает, что

Таблица 6.2.2.1.4. Типичные составы искусственных кормов, приготовленных с использованием связующих веществ и прессованием, % сухой массы (Klinger et al., 1998)

С использованием связующих веществ			Прессованием		
Состав	Соя, рыба, пшеница	Соя, пшеница	Состав	Зерновые, соя	Зерновые, соя, келп
Рыба	28,6	–	Кукуруза	36,5	32,0
Пшеница	27,5	25,9	Пшеница	36,4	27,3
Соя	23,2	44,5	Соя	11,1	11,1
Лецитин	0,9	0,9	Водоросли	–	14,0
Витамины	2,6	2,6	Рыба	10,0	12,0
Минералы	9,1	15,3	Карбонат кальция	1,7	–
Холестерин	0,5	0,5	Дифосфат натрия	1,1	<0,1
Рыбий жир	–	2,4	Дифосфат калия	–	1,3
Целлюлоза	5,9	5,9	Фосфолипиды	1,0	1,0
			Рыбий жир	0,7	0,2
			Хлорид натрия	0,6	–
5% муку готовят в 3% агаре как связующее вещество			Холестерин	0,3	0,3
			Витамины	0,2	0,2
			Антиоксидант	0,2	0,2
			Витамин С	0,1	0,1

усилия, затраченные на решение этой проблемы, сулят определенные результаты (Lawrence et al., 2001).

Другая проблема связана с окраской гонад, являющейся одним из основных критериев их рыночного спроса. Гонады, продуцированные с использованием существующих кормовых смесей, обычно не имеют желаемого цвета. Возможно, окраску гонад морских ежей удастся надежно регулировать, изменяя каротиноидный состав диеты, как это делается для мяса других культивируемых видов (Lawrence et al., 2001; Matsuno, Tsushima, 2001).

Эксперименты в этом направлении сейчас ведутся. Например, проводились испытания влияния каротиноидов на цвет икры ежа *Evechinus chloroticus*. Животных кормили экспериментальной пищей — соевым порошком с добавлением каротиноидных пигментов. Каротиноидные добавки влияли на окраску гонад. Добавка астаксантина придавала им столь популярный желто-оранжевый цвет. Однако морские ежи из естественной среды, питавшиеся водорослями, имели значительно более крупные гонады и меньший кишечный индекс, чем ежи, содержавшиеся на искусственной диете.

В то же время морские ежи, взятые из природной среды, даже с одного участка, показывают чрезвычайную вариабельность цвета гонад. Это создает проблему при коммерческом промысле, поскольку большая доля животных отбраковывается. Астаксантиновая диета продуцирует окраску гонад почти так же хорошо, как и водорослевая, но дает более стойкий результат. Это подтверждает возможности астаксантина в качестве специальной пищевой добавки (Goebel, Barker, 1998). Правда, как предупреждают Дж. Лоренс и др. (Lawrence et al., 2001), при развитии технологии приготовления кормов необходимо обратить внимание на роль каротиноидов в биологии морских ежей, а не только их влияние на окраску гонад.

Коммерческое развитие марикультуры морских ежей серьезно задержалось по сравнению с другими видами животных из-за длительности выращивания и высокой цены продуцируемых особей коммерческого размера. Теперь уже стало ясно, что применение кормовых смесей уменьшает время достижения продажного размера ежей и увеличивает продукцию гонад. Кроме того, как уже говорилось выше, промышленный корм создает потенциал для оптимизации продуцирования и управления качеством питательных клеток в икре. Необходимо обратить внимание еще на одно обстоятельство: сейчас марикультура морских ежей ориентирована только на продукцию икры для потребления, однако она не менее привлекательна и важна в научных целях. В этом случае требования к корму существенно усложняются, так как возникает необходимость учета сложных взаимоотношений между ростом питательных клеток и гамет, что представляет интересную проблему для промышленности (Lawrence et al., 2001).

Морские ежи долгое время применяются как модели в биологии развития. Ж. Гиудице (Giudice), автор одного из руководств по этой проблеме, назвал их «драгоценным камнем» экспериментальной эмбриологии. Использование морских ежей было ограничено преимущественно прибрежными лабораториями из-за отсутствия искусственного корма. Поскольку качество естественной пищи, такой как водоросли, очень сильно варьирует, продукты из кормовых смесей дают возможность получения качественных стандартных гамет и использования морских ежей для изучения развития даже в удаленных от моря лабораториях. Хотя этот специфический рынок для гонад морских ежей не так велик в сравнении с использованием гонад для еды, стоимость корма, пригодного для этих целей, будет более высокой. Возможно, что достаточно высокая цена корма для «лабораторных» морских ежей сделает его рентабельным для промышленного выпуска (Lawrence et al., 2001).

Очевидно, что оптимальный промышленный корм для экспериментальных морских ежей должен удовлетворять целому ряду требований. Прежде всего, такой корм должен обеспечивать нормальное протекание физиологических процессов в организме животного в течение длительного времени; во-вторых, содержать доступные компоненты и обладать относительно стабильным химическим составом; в-третьих, технология приготовления должна обеспечивать возможность его производства в любое время года или/и длительное хранение; и, наконец, в-четвертых, стандартными должны быть форма и физиологические свойства его гранул (Левин и др., 1987).

Впервые приготовленный для морских ежей корм был сделан с использованием связывающих веществ, но применяли его исключительно для исследовательских целей. Такой корм ока-

зался непрактичным для крупномасштабного применения, поэтому основное внимание было уделено разработке влагосодержащего (влажного) корма, приготовленного экструзией. Однако работы по созданию технологически более дешевых кормов с применением различных связующих продолжаются. Так, по сообщениям из Норвегии, основу разработанного там корма для ежей составляют рыбные отходы, включающие кожу и различные (не публикуемые) добавки, по всей вероятности, регулирующие содержание различных аминокислот. Наличие желатинообразных веществ делает этот корм достаточно плохо растворимым и способным находиться в морской воде до 12 сут. Выпускается он в виде плиток, но планируется выпуск и в виде кубиков. За два месяца получения такого корма животные увеличивают гонадный индекс с 8 до 19%; на производство 1 кг икры затрачивается всего 3 кг корма. Качество получаемой икры по цвету, вкусу и консистенции удовлетворяет требованиям японского рынка (Luktrat..., 1999; Vokser..., 1999).

6.2.2.2. Разведение

Теоретически повышение запаса морских ежей при разведении основано на представлении о том, что пополнение популяции ограничено процессами, действующими на личинки до стадии метаморфоза, т. е. в период до их оседания на субстрат и приобретения промыслового размера (Doherty, 1999). Чтобы процесс разведения имел смысл, смертность молоди должна быть относительно независима от плотности. В противном случае высаживаемые животные (повторно отобранные морские ежи) просто «заменили бы» животных в естественной популяции.

Половые продукты, выметанные морскими ежами, уязвимы для хищников. Некоторые виды в природе защищены от этого за счет снижения вкусовых качеств яиц и спермы выработкой вторичных метаболитов. Однако просто несъедобность недостаточна, если не достигается некоторый уровень непригодности. Кроме того, необходимо, чтобы хищник мог узнавать несъедобную пищу.

Например, в странах Средиземноморья морского ежа *Arbacia lixula* едят только местами, тогда как *Paracentrotus lividus* широко используется в пищу. При этом первый вид рассматривается как «отцовский еж», а второй — как «материнский еж». Но почему икра *A. lixula* имеет не только плохой вкус, но темно-фиолетовый цвет в противоположность обычно желтой или оранжевой окраске икры коммерческих видов, таких как *P. lividus* и стронгилоцентротиды? Необычный цвет может быть апосематическим (предупреждающим) сигналом потенциальному хищнику (а человек в данном случае рассматривается как таковой) о несъедобности или токсичности предполагаемой жертвы (Lawrence, Bazhin, 1998).

Повышение численности морских ежей разведением достигло самого большого распространения в Японии, где оно стало главным инструментом управления запасом (Saito, 1992; Imamura, 1999). Число выращенных морских ежей резко увеличилось и конце 1980-х годов и вышло на плато в 1994 г. (рис. 6.2.2.2.1). Так, в 1996 г. было выращено 78 464 млн экз. Из них *S. intermedius* составляет 84%, причем большинство было выпущено в водах Хоккайдо. Культивировались и другие виды: *M. nudus, Pseudocentrotus depressus, Hemicentrotus pulcherrimus, Anthocidaris crassispina, Tripneustes gratilla*.

В Южной Корее разведение ежей началось совсем недавно. Сейчас 700 тыс. молоди *A. crassispina* и *S. intermedius* размером около 10 мм производят ежегодно в принадлежащих государству инкубационных установках и выпускают в воды восточного побережья (National fisheries..., 2000). Публикаций об эффективности этой программы пока нет.

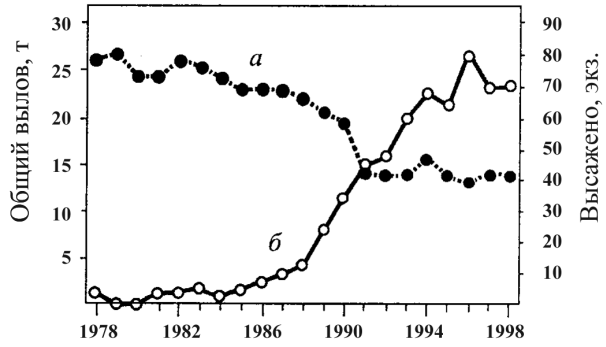


Рис. 6.2.2.2.1. Общий вылов (а) и количество морских ежей (б), высаженных в Японии, в период с 1978 по 1998 гг. (по: Saito, 1992; Imamura, 1999)

Выращивание молоди. Как уже упоминалось, принципиально морских ежей можно выращивать из яиц до зрелости. Однако хотя и возможно на период нагула после инкубирования приспособить некоторые районы специально для молоди, вряд ли в ближайшие годы будет выгодным повсеместно подращивать ее до взрослого состояния — для этого, прежде всего, необходимо оптимизировать сами методы выращивания. Последнее связано с тем, что преобразование пищи морским ежом весьма неэффективно. Допустим, что один еж съедает ежедневно пищу, составляющую 4% от массы своего тела, тогда в предположении о линейной скорости роста и урожае гонад 15% потребуется 4 года для достижения им массы 400 г (речь идет о наиболее крупных видах). За это время еж должен будет съесть около 12 кг пищи, а продуцирует он примерно 60 г гонад. Таким образом, показатель преобразования пищи (естественные корма) составляет не менее 200:1.

Успешное решение этого вопроса как раз и связано с созданием специальных искусственных кормов и с климатическими условиями районов предполагаемого культивирования (The fishery..., 1976).

Одна из проблем массового культивирования личинок — правильный выбор подходящих для этого видов морских ежей. Анализ жизненных стратегий ряда видов показывает, что наиболее подходящие для марикультуры должны отличаться быстрым ростом, высокой плодовитостью, интенсивным метаболизмом, низкими расходами на содержание, непродолжительным жизненным циклом (Lawrence, Bazhin, 1998). Другая проблема — необходимость значительных инвестиций в параллельное культивирование фитопланктона для питания морских ежей. По масштабам и энерговооружению сооружения для промышленного выращивания личинок практически не отличаются от сооружений для производства фитопланктона. В Японии уже имеется береговая система для выращивания ежей диаметром до 20 мм в больших емкостях с последующим выпуском их для доращивания на промысловые участки (Harris, 2000). Основное препятствие дальнейшему развитию соответствующих систем культивирования — высокая стоимость оборудования и затрат труда на поддержание водорослевых культур и самих ежей. В то же время, если выращивание личинок морских ежей — хорошо отлаженный процесс, а водоросли *Isochrysis* и *Rhodomonas* служат прекрасной пищей для продуцирования здоровых личинок, способных к метаморфозу, то подращивание миллионов молодых особей до размера, при котором они имеют большую вероятность выживания — одна из потенциальных трудностей для организации воспроизводства в промышленном масштабе.

Часто природа сама подсказывает способы повышения устойчивости зародышей. Это, например, подтверждают исследования влияния водорастворимых полисахаридов бурых водорослей *Fucus evanescent* на развивающиеся эмбрионы морского ежа *S. intermedius*. Выделенные фракции фукоиданов добавляли к яйцеклеткам морских ежей в двух вариантах — сразу после оплодотворения и после вылупления (поздняя бластула). Было показано, что почти все испытанные фукоиданы стимулируют развитие эмбрионов морского ежа. Обнаружено, что предварительная обработка оплодотворенных яйцеклеток некоторыми из них предохраняет развивающиеся эмбрионы от ингибирующего действия известных цитостатиков (Киселева и др., 1998; Киселева, Звягинцева, 2001).

В установках для подращивания молоди необходимо постоянно следить за параметрами среды. Например, молодь очень чувствительна к концентрации растворенных в воде карбонатов, необходимых для скелетогенеза, и поглощению CO_2 в полузамкнутой системе выращивания. Необходимо учитывать изменение потребности в кислороде при возникновении температурных перепадов. Так, скорость потребления кислорода *S. intermedius*, акклимированным к определенным температурам в диапазоне 5–20 °С, с увеличением температуры закономерно возрастает в среднем в 1,9 раза при ее повышении на 10 °С (Седова, 2000). Кроме того, нужно постоянно поддерживать соленость в пределах 24–28‰, pH в пределах 6,8–7,4 и периодически контролировать состояние микробиологического фона.

Исследования показали, что пища и движение воды могут сильно влиять на скорость роста молоди и что наблюдаются большие вариации в росте животных даже при сходных условиях выращивания. При этом водорослевая пленка из донных диатомовых водорослей весьма подходит для выращивания молодых ежей диаметром до 10 мм (Harris, 2000).

Правда, существует альтернативный вариант: начинать выращивание ежа сразу после метаморфоза, переводя, например, оседающие личинки, полученные естественным путем, на искусственную подкормку. Это позволяет избежать чрезмерных затрат времени и труда, тем более что способы управления процессом оседания известны. Исследователями замечено, что корралиновые водоросли, например *Bossiella cretacea* и *Corallina pilulifera,* образующие известковые корки и членистые разветвленные побеги длиной до 9 см, являются притягательным субстратом для осаждения личинок ежа в период метаморфоза. Оказалось, что связано это с хорошо распространяющимся в воде («летучим») дибромметаном CH_2Br_2, в избытке секретируемым в среду этими водорослями, и не только индуцирующим оседание молоди, но и сам метаморфоз.

Необходимости транспортировать искусственно выведенную молодь из одного региона в другой также содействует химия. Выяснено, например, что бромфенолы, выделенные из метанольного экстракта красной водоросли *Odonthalia corymbifera*, дают возможность искусственно продуцируемой молоди продолжать нормально развиваться в процессе переселения с побережья Тихого океана в воды Хоккайдо (Kurata et al., 1997).

К настоящему времени для культивирования на уровне выпуска товарной продукции появились новые возможности. Так, успехи в понимании процессов гаметогенеза сделали возможным использование отдельных его стадий для управления развитием гонад (Walker et al., 2001).

На этапе интергаметогенеза и активного поглощения питательных фагоцитов при выдерживании ежей в береговых бассейнах под длительным воздействием интенсивного освещения можно получать высокопродуктивных полиплоидных (тетраплоидных) особей со сверхкрупными гонадами.

На стадии прегаметогенеза и восстановления питательных фагоцитов сразу же после нереста возможно стимулирование роста усиленным кормлением ежей естественной или искусственной пищей. Рост питательных фагоцитов может быть инициирован как в нормальный период гаметогенеза, так и значительно раньше. В первом случае возможно продуцировать необычно крупные гонады к обычному для нереста времени, во втором — получать второй урожай особей, содержащих гонады с не по сезону крупными фагоцитами.

Отмечаемые на стадии гаметогенеза и утилизации питательных фагоцитов различия во вкусовых (для человека) качествах мужских и женских гонад морских ежей могут быть результатом различий в метаболизме питательных веществ, мобилизованных из питательных фагоцитов самцами и самками. Можно предотвращать различия во вкусе яичников и семенников, подавляя гаметогенез у обоих полов манипуляциями с длительностью освещенности и плоидностью. В результате неограниченного кормления ежей можно стимулировать накопление питательных веществ в фагоцитах, даже если они частично мобилизуются для гаметогенеза.

Окончание гаметогенеза, расходование питательных фагоцитов и нерест негативно сказываются на качестве гонад морских ежей; это особенно заметно в конце его, когда гонады становятся очень непрочными и содержат преимущественно гаметы. Грубые манипуляции с ежами в это время приводят к разрушению гонад и преждевременному освобождению половых продуктов. В Японии для увеличения природного запаса и для целей марикультуры применяют регулирование температуры воды, позволяющее управлять нерестом.

Могут найти практическое применение и другие способы управления нерестом перед сбором морских ежей и подготовкой гонад к переработке, обсуждавшиеся ранее.

Ранчирование. В простейшем случае, как по практикуется в Норвегии (Raa, 1995) и в России (Krupnova, Pavlyuchkov, 1999), предлагается просто собирать и подращивать молодь морских ежей: при хорошем кормлении гонадный индекс может при этом увеличиться с обычных 10–15% до 35%.

Ранчирование ведут в защищенных от штормов бухтах и заливах или в полузакрытых бухтах, куда вода поступает только во время приливов. При этом оптимальным способом увеличения выхода продукции и улучшения ее коммерческих свойств считается создание моно- или поликультурных хозяйств. Биотехнология соответствующих процессов достаточно хорошо разработана в Японии (Department of mariculture..., 1984; Otaki et al., 1984; и др.), в Канаде (Bedard, 1973) и в США (Shaw, 1987).

В случае подращивания в садках как для моно-, так и для поликультуры разрушение их штормами — серьезная проблема. Естественно, что необходимо выбирать наиболее спокойные уча-

стки побережья. Количество же таких участков в странах с высокой плотностью населения ограничено, и часто наблюдается серьезная конкуренция за пространство с другими видами марикультуры, например, разведением лососевых или мидий. Морские ежи в процессе питания сами могут разрушать сетку садка, что увеличивает стоимость содержания. Им в этом «помогают» крабы, для которых ежи — обычная пища. Для защиты от хищных рыб используют пузырьковые завесы, а от морских звезд японские специалисты, например, в свое время предложили прокладывать по дну микроперфорированные виниловые трубки с минеральногелевой смесью, содержащей 40% сульфата меди, губительно действующей на переползающих через трубки звезд.

Другая проблема — аутозагрязнения, возникающие вследствие неполной переработки пищевых веществ, потребляемых животными с кормом. Одним из способов предотвращения аутозагрязнений как раз и является выращивание гидробионтов в поликультуре, подобранной так, чтобы реализовать замкнутую трофическую цепь. Например, В.В. Евдокимовым на примере моделирования поликультуры (грацилярия, морской еж и гребешок) показано, что продукционные возможности у гидробионтов, выращиваемых в сообществе, повышаются. Так, в контролируемых условиях за время опыта у беспозвоночных наблюдалось увеличение массы гонад, а у водоросли — таллома: у морского ежа масса гонады в монокультуре составляла 18 г, а в и поликультуре 21 г; у грацилярии масса таллома в монокультуре достигала 28 г, а в поликультуре — 40 г. Плодовитость же у гидробионтов в поликультуре увеличивалась по сравнению с монокультурой в среднем на 10%. Выживаемость же в ходе раннего онтогенеза у морского ежа увеличивалась на 10%, а у грацилярии — на 15%.

При доращивании в садках с использованием технологии поликультуры происходило заметное увеличение темпов роста и выживаемости ежей. Так, на втором году жизни если диаметр панциря морского ежа в монокультуре составлял 2,8 см, то в поликультуре 3,2; выживаемость же его увеличилась на 10% и в поликультре достигла 98% (Евдокимов, 1996).

Рост искусственно выращенной молоди *S. intermedius* сильно зависит от температуры воды. Зимой она заметно растет при температуре ниже 5 °С. Продолжительность роста также зависит от средних величин температур. Отмечено, например, что на тихоокеанском побережье Восточного Хоккайдо *S. intermedius* постоянно растет до 8 лет, тогда как ежи Японского моря у берегов Северного Хоккайдо растут только до 3 лет, после чего рост прекращается.

В естественных условиях основная пища для *M. nudus* диаметром менее 10 мм — детрит, прикрепленные диатомовые, мелкие водоросли, корковые известковые водоросли; особи диаметром более 1 см уже поедают крупные водоросли. В районах с низкой биомассой водоросли в их кишечниках находят песок, раковины, корковые кораллиновые водоросли. Этот еж также потребляет донных животных — *Mytilus edulis, Balanus* sp., *Celleporina* sp. Пищевая селективность по отношению к различным водорослям определяется плотностью их распределения, видовым составом и плотностью распределения самих морских ежей (Agatsuma, 2001b).

Именно водоросли оказываются наилучшей пищей для ежей. Вкусовые качества гонад, прямо влияющие на их коммерческую ценность, определяются наличием свободных аминокислот глицина, аланина и валина, причем первые две придают гонадам сладковатый вкус, а третья — горьковатый. Преобладание того или иного компоненты вкуса, в свою очередь, связано с особенностями питания морского ежа. Так, при «рыбной» диете гонады хорошо развиваются, но имеют горьковатый вкус, обусловленный преобладанием валина. При «ламинариевой» — содержание глицина и глутамина относительно валина в гонадах всегда выше, и вкус у них сладковатый. Цвет икры при этой диете оказывается ярко-желтым или лимонным, а это — один из основных визуальных показателей хороших товарных качеств (Hoshikawa et al., 1998; Крупнова, Павлючков, 2000). Поэтому японские фермеры для выращивания морских ежей и создают специальные ламинариевые плантации, а для повышения качества гонад «диких» особей их трансплантируют в окультуренные заросли ламинарии. Отметим также, что в культуре морские ежи едят и наземные растения, например *Reynoutria sachalinensis*, и прикрепленных животных — съедобную мидию, баланусов (Kittaka, Imamura, 1981).

Следующие условия оптимальны для эффективного роста молоди: сравнительно слабые течения и низкая прибойность («низкая» гидродинамика); наличие камней с поперечником около 30 см с прикрепленными водорослями (пленка диатомовых, макрофиты) или аккумулированным на поверхности детритом; отсутствие песка или ила; постоянная циркуляция воды, препятствующая

существенному подъему температуры летом и промерзанию зимой, а также обеспечивающая снабжение животных кислородом; отсутствие хищников — морских звезд, крабов и др. (Agatsuma, 1998).

Таким образом, при ранчировании температурный и гидродинамический факторы с учетом обилия и качества пищи оказываются определяющими. Существует также мнение, что наилучшие условия для развития искусственно выращенной молоди могут дать только районы, где обитали родители, и поэтому ее надо возвращать именно в эти районы (Hoshikawa, Agatsuma, 1999). Правда, такой подход может серьезно усложнить выращивание ежей и проще говорить о какомто приемлемом уровне соответствия условий обитания оптимальным.

Оценка успешности разведения морских ежей в естественной среде затруднена, поскольку, в отличие от моллюсков халиотисов и других искусственно выращиваемых видов, у морских ежей не наблюдается заметных различий между повторно отобранными и дикими особями. Для идентификации может применяться и мечение при условии, что оно не приводит к существенному увеличению смертности и задержке роста (Ebert, 2001). Было показано, что возможный путь такого безопасного для ежей мечения — использование химических, например тетрациклиновых и кальцеиновых (металлофлуоресцентных), индикаторов (Hagen, 1998).

Необходимость оптимизации процесса разведения но всем показателям заставляет выбирать между созданием наиболее подходящих для животных экофизиологических условий и удовлетворением экономических требований. Важно правильно выбрать саму стратегию разведения и установить, до каких товарных показателей (размер и возраст) вести подращивание животных, должны ли медленно растущие животные исключаться из процесса выращивания и др.

Интерес к социальным, экономическим и техническим аспектам управления предприятиями эхиникультуры проявляют специалисты самых разных стран (Devin, 2002; Balsamo, 2002; Halvorson and Quezada, 2002).

С увеличением рыночного размера гонад стоимость их растет почти экспоненциально, но с какого-то возраста этот размер оказывается отнюдь не пропорциональным размеру ежа. Чем больше средств затрачивается на получение товарных животных, тем, с некоторого момента, меньше получаемая прибыль. Поэтому выбор оптимального размера, до которого необходимо выращивать ежа, должен определяться не максимумом возможной рыночной цены продукции, а уровнем рентабельности (Grosjean, 2001). Выявлением взаимосвязей между ростом гонад и успешным развитием марикультуры морских ежей занимаются специалисты Национального исследовательского института аквакультуры Японии (Unuma, 2002).

Приморье, Сахалин, Южные Курилы обладают высоким потенциалом для развития эхиникультуры. В настоящее время активно обсуждаются проекты создания здесь специализированных хозяйств по воспроизводству и выращиванию морских ежей на природных и искусственно созданных кормовых полях (Павлючков, Крупнова, 1999, 2000; Крупнова и др., 2000). Однако для того, чтобы перейти от экспериментов к реализации проектов, требуется решить задачу передачи подходящих морских угодий в ту или иную форму владения ими.

6.2.2.3. Трансплантация

Некоторые японские кооперативы ежегодно переселяют морских ежей из бедных пищей районов в районы, обильные подходящими водорослями. Обычно это делается для увеличения урожая гонад высокого качества только в начальной стадии их быстрого роста. Уже через несколько месяцев пребывания этих ежей в новом районе их гонады развиваются практически до тех же размеров, что и у местных. По массе гонад переселенцы могут в 4–5 раз обгонять их собратьев, оставленных в бедных пищей районах. Другую цель преследует переселение ежей в защищенные заливы с тем, чтобы легко было вновь их собрать позднее, невзирая на непогоду.

Повышения качества икры обычно достигают, пересаживая взрослых морских ежей в места с обильными поселениями водорослей. Например, так уже несколько лет поступают рыбаки на западном побережье Ирландии для увеличения размера гонад и повышения доходности промысла. В большинстве других промысловых районов, например, Мексики и Калифорнии, эта работа остается пока в рамках научного поиска и еще не поставлена на коммерческую основу. Опыты показывают, что гонады морского ежа увеличиваются в размере за 3–4 мес. в любое время года

(Andrew; 1986; Klinger et al., 1997; Vadas et al., 2000), но наиболее эффективно это происходит в месяцы, когда питательные вещества начинают мобилизоваться для гаметогенеза.

В Японии рост тела и развитие гонад наиболее коммерчески важных видов — *S. intermedius* и *M. nudus* — были заметно улучшены пересадкой взрослых морских ежей из глубоководной или бедной среды обитания на богатые кормом мелководья (Kawamura, 1965, 1966a; Yano et al., 1994; Kawamata, 1998). Эксперименты подтверждают возможность увеличивать массу гонад до 18% от массы тела (коммерческий минимум) за два месяца в аквариумах или за три — в море с обилием пищи (Agatsuma, 1999). Таким образом, морское выращивание (фактически – это ранчирование) дает худшие результаты, чем искусственная среда. Кроме того, к достоинствам последней относятся преимущества, даваемые экономией кормов и упрощением сбора урожая.

Скорость роста популяции после трансплантации в другие районы существенно отличается от таковой в исходном районе. Например, молодь с диаметром панциря 15 мм, перенесенная в Японское море на юго-западе Хоккайдо, вырастала до 40 мм за один год и 8 месяцев, а иногда за два года; молодь диаметром 20 мм, перенесенная в Сангарский пролив и зал. Функа, достигала 40 мм через год, а 50 мм — через два года после трансплантации (Agatsuma, 1998).

Трансплантация морских ежей, требующая менее крупных капитальных вложений, на современном этапе может заменить их культивирование. Это вполне жизнеспособная альтернатива более дорогостоящей технике инкубирования молоди при культивации. Участки моря с плохо развитой кормовой базой часто не дают возможности морским ежам достигать рыночных размеров или требуемого качества гонад, но они вполне могут обеспечивать поставку животных для трансплантации. Требуется учесть и возможность проявления в местах трансплантации неблагоприятных результатов выедания переселенцами растительности и увеличения падежа ежей в процессе их перемещения из бедных пищей районов, где они фактически защищены и от промысла, и от природных врагов. Дело в том, что в зарослях бурых водорослей, куда молодых ежей обычно переселяют, они не только находят пищу, но и встречают, например, укрывающихся там же молодых крабов. Это может привести к полному уничтожению пополнения. При высокой изменчивости в пополнении, связанной с различными факторами, важно повторять трансплантацию в коммерческом масштабе с тем, чтобы определить затраты и выгоды ее осуществления в течение периодов с низким относительно среднего уровнем пополнения запаса (Dixon et al., 1999).

С трансплантацией связан целый ряд нерешенных вопросов, острота которых при переходе от одного района к другому не одинакова. Прежде всего, перед ее проведением необходимо убедиться, что здоровье предполагаемых переселенцев находится на должном уровне, и отсутствует возможность переноса заболеваний ежей из одних районов в другие. Далее, до сих пор не известно, приводит ли сам процесс трансплантации к серьезным стрессам, вызывающим фатальные болезни перемещенного пополнения, и при каких условиях риск таковых минимален. Для различных районов нет точных данных об оптимальных сезонах трансплантации и о том, каким образом необходимо подготавливать дно для приема переселенцев. В частности, нужно ли удалять часть водорослей для создания «плацдарма для наступления» ежей на заросли водорослей, какими по величине должны быть освобождаемые участки, как быстро они будут расширяться вследствие выедания, с какой периодичностью можно повторять заселение для того, чтобы водорослевое покрытие успевало бы восстановиться (DMR research.., 2001).

6.2.2.4. Анализ типов жизненных стратегий морских ежей как метод оценки перспективности их использования в аквакультуре

Несмотря на большое количество видов морских ежей, обитающих в прибрежных водах разных стран, в качестве промысловых употребляются лишь некоторые. На первый взгляд не всегда очевидно, какие критерии использовались потребителями при выборе видов. В частности, при доступности и большом обилии прибрежного морского ежа *Tetrapygus niger* в Чили (Vasquez, Buschmann, 1997), он практически не используется в пищу местным населением. Основной причиной игнорирования этого вида, как оказалось, является отсутствие вкусовой привлекательности его гонад. Аналогичная ситуация наблюдается с морским ежом *Arbacia lixula* из того же семейства. Этот вид употребляется в пищу в средиземноморских странах только в некоторых

районах, в то время как *Paracentrotus lividus* широко промышляется в данном регионе (Boudouresque, 1990).

Икра морских ежей сем. Arbacia, помимо своей вкусовой непривлекательности, имеет темно-фиолетовый цвет, в отличие от обычно желтой или оранжевой икры традиционных промысловых видов морских ежей, таких как *P. lividus* и стронгилоцентротиды.

Необычный цвет может сигнализировать о наличии продуктов вторичного метаболизма, предупреждающих потенциальных хищников о несъедобности или даже ядовитости потенциальной жертвы (Harvey, Greenwood, 1978). Характер подобного предупреждения является важным и для выметанных яиц, свободно плавающих в толще воды и уязвимых для хищников. Почему виды сем. Arbacia производят дополнительные энергетические траты, вырабатывая вторичные метаболиты, в то время как *P. lividus* и виды рода *Strongylocentrotus* не делают этого? Может ли данный специфический вид метаболизма быть связан с типом стратегии? И, если связан, может ли анализ стратегий быть важным в оценке перспективности видов морских ежей для использования в аквакультуре? Имеют ли стратегии свою основу в энергетических потребностях и тратах, которые могут быть использованы в понимании функциональных особенностей, необходимых для оценки их потенциала? Далее предлагается использование некоторых основных видовых характеристик, связанных со стратегиями видов, полагая, что они могут быть вполне полезны для данной цели.

Энергетический баланс. Согласно второму закону термодинамики, живые системы должны использовать энергию для поддержания своей жизнедеятельности во времени (Bertalanffy, 1952). Как открытые системы, организмы делают это, получая энергию из окружающей среды и размещая ее в различные виды деятельности. Связь между полученной энергией и ее распределением выражено в уравнении баланса энергии (Ricker, 1968):

$$C - F = A = R + U + Pr + Ps,$$

где C — потребление, F — фекалии, A — адсорбция, R — дыхание, U — выделение, Pr — репродуктивная продукция, и Ps — соматическая продукция. Энергия, связанная с дыханием, тратится на анаболизм и поддержание жизнедеятельности. Ps используется на рост и восстановление скелетных структур для защиты тела. Pr и Ps вместе составляют общую продукцию или ассимиляцию. При расчете энергетического баланса используются единицы энергии (джоули). Другие единицы (масса) могут быть использованы для других целей, но только единицы энергии позволяют производить вычисление относительного, не абсолютного, распределения энергии на использование в различных функциях, рассмотрение которых является существенным для установления типов стратегий (Calow, Townsend, 1981).

Известны только немногочисленные попытки составления энергетического баланса для морских ежей, и все они не могут считаться полными. Например, в бюджете энергии для *Strongylocentrotus intermedius*, предложенном Фуджи (Fuji, 1967), недостает рассмотрения аспектов дыхания, а в энергетическом балансе *S. droebachiensis* М.В. Проппа (1977) явно не хватает аспектов потребления.

Типы стратегий. Выбор стратегии может быть связан с энергетическим балансом, лежащим в основе концепции стратегии (Ebert, 1982). В энергетической системе организма существуют различные варианты переключения путей энергетических трат: на соматический рост, гонадную продукцию и на выживание, причем при поступлении ее на поддержание одной функции энергия становится не доступна для других функций (Calow, 1984).

Жизненные стратегии отражают, как эти характеристики изменяются, чтобы увеличить соответствие окружающей среде (Stearns, 1992). Взаимодействие этих характеристик четко выражено в уравнении Эулер-Лотка (Calow, 1984):

$$1 = \sum e^{-rt} s.n.,$$

где r — параметр Мальтуса (скорость экспоненциального роста), t — время до наступления половозрелости, функция соматической продукции; s — выживание, функция поддержания жизнедеятельности (восстановление поврежденных и утраченных частей тела) и защиты организма; и n — плодовитость, функция гонадной продукции. Соответствие организма окружающей среде увеличивается при увеличении s и n и при уменьшении t.

Грайм (Grime, 1977) связал стратегии жизни с двумя внешними факторами, которые ограничивают энергию индивидуума. Первый — это воздействие стресса, который ограничивает про-

дукцию биомассы. Он включает в себя слабую доступность пищи, низкую способность к питанию и субоптимальные абиотические условия. Другой фактор — нарушение, приводящее к потере биомассы. Обычно это воздействие, определяемое хищничеством или влиянием летальных абиотических факторов. Виды, которые испытывают высокую степень нарушения — *рудеральные виды*, очевидно, будут иметь низкую степень выживаемости s, высокую скорость роста (незначительное время до наступления половозрелости) t, и высокую плодовитость n. Эти виды расходуют незначительное количество энергии на поддержание и защиту тела, поскольку большая часть энергии используется на рост и воспроизводство. Виды, которые испытывают высокую степень стресса, *стресс-толерантные виды*, очевидно, имеют высокую степень выживаемости, низкую плодовитость и низкую скорость роста. Эти виды расходуют много энергии на поддержание жизнедеятельности или защиту, поскольку она не используется на рост и воспроизводство. Это увеличивает вероятность выживания этих видов длительное время, достаточное для успешного воспроизводства. Виды, которые испытывают незначительную степень нарушения и стресса, *виды-конкуренты*, используют энергию для обеспечения всех функций.

Эти три первичных типа стратегий встречаются при экстремальных уровнях стресса и нарушения. Очевидно, что вторичные типы стратегий реализуются видами при промежуточном уровне внешних факторов.

Типы стратегий и перспективность видов морских ежей для аквакультуры. Если в качестве основного критерия использовать уровень продукции, то виды морских ежей, наиболее пригодные для аквакультуры, должны иметь самое короткое время до наступления половозрелости (высокую скорость роста), самую высокую плодовитость и самую низкую степень выживаемости. Они не должны расходовать много энергии на поддержание жизнедеятельности или защиту тела. С другой стороны, виды, вкладывающие энергию в поддержание жизнедеятельности, оказываются способны лучше противостоять стрессовому воздействию. Д. Лоуренс (Lawrence, 1990) определил специфические типы жизненных стратегий различных видов морских ежей. Возникает вопрос, можно ли использовать эти характеристики для оценки перспективности видов морских ежей для аквакультуры?

Выбор определенного вида для использования в аквакультуре может диктоваться двумя требованиями — доступностью вида или соответствием его набору специфических критериев. Доступность вида является весьма существенным доводом, но пример с *Tetrapygus niger* показывает, что этого не достаточно. Очевидно, что различные функциональные характеристики связаны с различными типами стратегий видов морских ежей (табл. 6.2.2.4.1). Виды должны иметь набор определенных характеристик, присущих определенному типу реализуемой стратегии. К примеру, такие виды как *Tripneustes ventricosus*, обитающие в биотопах, подверженных большому уровню нарушений, но с высоким обилием пищи, очевидно, будут иметь высокую скорость роста, высокие репродуктивные усилия, высокий уровень метаболизма, незначительные энергетические траты на поддержание жизнедеятельности и короткую продолжительность жизни. Следует рассмотреть, действительно ли эти характеристики свидетельствуют о пригодности видов морских ежей для аквакультуры.

Скорость роста. Эберт (Ebert, 1975, 1982) разделил виды морских ежей в соответствии с их темпом роста, делая вывод, что такие виды как *Strongylocentrotus droebachiensis* растут медленнее, чем *Tripneustes ventricosus* и *Lytechinus variegatus*. Сравнение видов может быть сделано лучше всего, если особи питаются одной пищей при прочих равных условиях. Молодь *Echinometra mathaei*, *Diadema setosum* и *Tripneustes gratilla* при содержании в одном аквариуме кормили водорослями. Результаты показали существенную разницу в темпах роста (табл. 6.2.2.4.2). Размер панциря особей, достигших возраста один год, также указывает на значительную видоспецифичную вариабельность в скорости роста (табл. 6.2.2.4.3). Определение темпа роста молоди является важным моментом, поскольку этот показатель связан с временем наступления половозрелости (табл. 6.2.2.4.4).

Хотя результаты этих исследований весьма показательны в различиях темпов роста между видами, они не дают информации о продукции в единицах энергии. Так, измерение темпов роста у видов, имеющих массивную стенку тела, содержащую большое количество карбоната кальция, даст завышенные результаты по продукции; кроме того, увеличение объема имеет следствием

увеличение общей массы тела, связанное, однако, с увеличением количества целомической жидкости, а не с продукцией.

Тем не менее, приведенные данные свидетельствуют о значительных функциональных различиях, которые, как предполагается, непосредственно связаны с различными типами стратегий.

Продолжительность жизни. Т. Эберт (Ebert, 1975, 1982) обнаружил различия в продолжительности жизни видов морских ежей и общую отрицательную корреляцию со скоростью их роста. Используя литературные данные, этот автор (Ebert, 1975) показал бьльшую продолжительность жизни *Echinus esculentus*, *Strongylocentrotus purpuratus* и *Strongylocentrotus franciscanus*, чем таковую *Lytechinus anamesus*, *Diadema antillarum* и *Tripneustes ventricosus*. Результаты его исследований (Ebert, 1982) показали, что *Tripneustes gratilla* — по существу, однолетний вид, имеющий продолжительность жизни около одного года, в то время как виды типа *Heterocentrotus mammillatus* и *Heliocidaris erythrogramma* имеют вероятность ежегодного выживания более чем 0,9. Литературные источники свидетельствуют о значительной разнице между видами в продолжительности жизни (табл. 6.2.2.4.5). Даже довольно длительные сроки продолжительности жизни, приведенные для видов р. *Strongylocentrotidae*, по-видимому, являются заниженными, исходя из данных Т. Эберта (Ebert, 1988), свидетельствующих о продолжительности жизни *Strongylocentrotus franciscanus* в 100 и более лет. Другие авторы (Russell et al., 1998) получили близкие значения продолжительности жизни для *Strongylocentrotus droebachiensis* в зал. Мэн и сделали вывод, что данный вид растет медленно и является долгоживущим.

Таблица 6.2.2.4.1. Предполагаемые функциональные характеристики, связанные с различными типами стратегий видов морских ежей

Стратегия	Конкуренты	Стресс-толеранты	Рудералы
Функциональные характеристики			
Темп роста	Высокий	Низкий	Очень высокий
Продолжительность жизни	Большая	Очень большая	Небольшая
Время до наступления половозрелости	Короткое	Большое	Очень короткое
Особенности скелета			
Прочность панциря и игл	Относительно прочные	Очень прочные	Непрочные
Воспроизводство			
Репродуктивные усилия	Высокие	Низкие	Очень высокие
Фенология воспроизводства	После периода максимального питания	Без определенной связи с питанием	В начале онтогенеза
Частота размножения	Обычно каждый год	Прерывисто	Каждый год
Физиология			
Влияние недостатка пищи на рост	Значительное	Незначительное	Очень сильное
Устойчивость к голоданию	Умеренная	Высокая	Низкая
Интенсивность дыхания	Высокая	Низкая	Очень высокая
Способность к потреблению пищи	Высокая	Низкая	Очень высокая
Устойчивость к абиотическому стрессу, включая загрязнение	Высокая	Очень высокая	Низкая
Вторичный метаболизм			
Вкусовые качества	Различные	Низкие	Очень высокие
Фенотипическая пластичность	Высокая	Низкая	Умеренная

Таблица 6.2.2.4.2. Рост (сырая масса тела, мг) морских ежей, содержавшихся в аквариуме г. Эйлат, Израиль

	Echinometra mathaei	*Diadema setosum*	*Tripneustes gratilla*
23 октября 1969 г.	118±12	142±23	246±92
22 апреля 1970 г.	1175±92	4235±364	25454±3207
Прирост с октября по апрель, %	9,9	29,7	103,4

Воспроизводство. Под термином «гонадная продукция» обычно понимают репродуктивный выход (различие между максимальным и минимальным гонадным индексом), а не репродуктивные усилия (относительное количество поглощенной или адсорбированной энергии, использованной для гонадной продукции) (Lawrence, 1985, 1987). Хотя измерение количества гонадной продукции является важным моментом для понимания репродуктивного потенциала, для оценки типа стратегии необходимо определение именно относительного распределения энергии на гонадную продукцию. Таким образом, более существенным для практического использования в аквакультуре является анализ репродуктивных усилий вида.

Вид, использующий большую часть потребленной пищи на поддержание своей жизнедеятельности, будет иметь низкую эффективность ассимиляции. Хотя стресс-толерантные виды способ-

Таблица 6.2.2.4.3. Размер (диаметр панциря, мм) различных видов морских ежей в возрасте 1 год

Вид	Размер, мм	Автор
Пор. Diadematoida		
Сем. Diadematidae		
Diadema antillarum	40	Lewis, 1966
*Diadema setosum**	45	Drummond, 1993
Пор. Phymosomatidae		
Сем. Stomechinidae		
Stomopneustes variolaris	15	Drummond, 1993
Пор. Temnopleuroida		
Сем. Toxopneustidae		
*Lytechmus variegatus**	50	Moore et al., 1963
–//–	50	Allain, 1975
–//–	50–70	Oliver, 1987
*Tripneustes gratilla**	50	Shokita et al., 1991
–//–	70	Dafni, 1992
–//–	40	Maharavo, 1993
*Tripneustes ventricosus**	80–90	Lewis, 1958
Пор.Echinoida		
Сем. Echinidae		
*Echinus esculentus**	35	Comely, Ansell, 1988
–//–	15	Gage, 1992
*Loxechmus albus**	35	Bustos et al., 1991
–//–	20	Gebauer, Moreno, 1995
*Paracentrotus lividus**	7–15	Cellano, Fenaux, 1990
–//–	12	Brias, LeGall (Leighton, 1995)
–//–	8–11	Willis (Leighton, 1995)
–//–	5–16	Leighton, 1995
–//–	8	Jangoux (персон. сообщение)
–//–	20	Shpigel (персон. сообщение)
Сем. Echinometridae		
Echinometra mathaei	25	Drummond, 1993
Сем. Strongylocentrotidae		
Strongylocentrotus	10–15	Miller, Mann, 1973
*droebachiensis**	15	Fletcher et al., 1974
–//–	15–20	*Sivertsen, Hopkins, 1995*
–//–	5	Meidel, Scheibling, 1998
*S. franciscanus**	20	Bernar, Miller 1973
–//–	13	Ebert, Russell 1993
*S. intermedius**	15	Fuji, 1960
–//–	<10	Kawamura, 1964
–//–	18	Taki, 1986
*S. purpuratus**	18	Kenner, 1992
*Mesocentrotus nudus**	30	Fuji, 1960
–//–	16	Kawamura, 1966b

* — виды, представляющие промысловый интерес

ны продуцировать крупные гонады, по эффективности они будут уступать таковым рудеральных видов. Таким образом, хотя в литературе существуют многочисленные данные о гонадной продукции разных видов, они не могут быть применены для оценки эффективности репродуктивных усилий.

Скелетные структуры. Т. Эберт (Ebert, 1982) обнаружил, что развитие скелета (панциря и игл) и гидродинамическая экспозиция различных видов морских ежей варьируют независимо и, с другой стороны, связаны с фактором выживания (табл. 6.2.2.4.6). При равных гидродинамических условиях в биотопах выживание было непосредственно связано с массой стенки тела. При сходных значениях масс стенки тела, выживание было непосредственно связано со степенью прибойности местообитания. А. Драммонд (Drummond, 1993) также нашел прямую корреляцию между массой стенки тела и воздействием прибоя на трех видов морских ежей. Исследования, проведенные в морях России, показали статистически достоверную корреляцию между факторами

Таблица 6.2.2.4.4. Возраст (месяцы) и размер (диаметр панциря, мм) наступления половозрелости видов морских ежей

Вид	Возраст	Размер	Литературный источник
Пор. Diadematoida			
Сем. Diadematidae			
Diadema setosum	6	н.д.	Drummond, 1993
Пор. Phymostomatidae			
Сем. Stomechinidae			
Stomopneustes variolaris	18–24	н.д.	Drummond, 1993
–//–	н.д.	27	Drummond, 1991
Пор. Arbacioida			
Сем. Arbaciidae			
Arbacia punctulata	н.д.	10–60	Harvey, 1956
Пор. Temnopleuroida			
Сем. Toxopneustidae			
*Tripneustes gratilla**	16	60–70	Shokita et al., 1991
–//–	9	40	Dafm, Tobol, 1986, 1987
–//–	10	50	Maharavo, 1993
*T. ventricosus**	8	20–30	Lewis, 1958
–//–	н.д.	30–45	McPherson, 1965
*Lytechinus variegatus**	12	40–50	Moore et al., 1963
Пор. Echinoida			
Сем. Echinidae			
*Echinus esculentus**	18–30	94–166	Nichols et al., 1985
*Loxechinus albus**	24	42	Guisado (перс. сообщение)
*Paracentrotus lividus**	н.д.	15–20	Jangoux (перс. сообщение)
Сем. Echinometridae			
*Evechinus chloroticus**	18–30	30–50	Dix, 1970
–//–	<50–65	н.д.	McShane et al., 1996; McShane, Anderson, 1997
Echinometra mathaei	н.д.	12	Drummond, 1993
Сем. Strongylocentrotidae			
*Strongylocentrotus droebachiensis**	40	29	Sivertsen, Hopkins, 1995
*S. franciscanus**	24	30	Bernard, Miller, 1973
–//–	н.д.	40	McBride (перс. сообщение)
*S. intermedius**	24	15–35	Kawamura, Taki, 1965; Kawamura, 1973
–//–	18	20–30	Fuji, 1960, 1967
*S. purpuratus**	12	25	Gonor, 1972
–//–	н.д.	16	Kenner, Lares, 1991
*Mesocentrotus nudus**	н.д.	15	Fuji, 1960
–//–	н.д.	30–40	Agatsuma, 1997

* — виды, представляющие экономический интерес; н.д. — нет данных

среды, такими как глубина обитания и степень прибойности, и морфологическими характеристиками морских ежей рода *Strongylocentrotus* — формой, толщиной и максимальным диаметром панциря, а также характером игольного покрова (Бажин, Степанов, 2002). Размещение ресурсов на структурную защиту является характерной чертой видов с низким продукционным потенциалом. Как следствие, эти виды имеют низкие темпы роста и уровень репродукции и высокие траты энергии на поддержание жизне-деятельности.

Способность к потреблению пищи. Т. Эберт (Ebert, 1975), проанализировав литературные данные, сделал вывод, что вариабельность в темпах питания не связана с различиями в скорости роста и выживании видов морских ежей. Это довольно неожиданный вывод, поскольку все энергетические траты в правой стороне уравнения энергетического баланса зависят от количества потребленной энергии. Особенности, которые увеличивают способность добывать и всасывать пищу более высокого качества, по-видимому, наиболее сильно развиты у видов, реализующих рудеральную или конкурентную стратегии.

Способность использовать такой источник пищи, как обрывки водорослей, уменьшает или даже устраняет зависимость морских ежей от продукции *in situ*. *Tetrapygus niger*, к примеру, обнаруживает наиболее высокие темпы питания при использовании инкрустирующих водорослей, в то время как *L. albus* наиболее эффективно питается дрифтовыми водорослями (Contreras, Castilla, 1987). *L. albus* имеет обилие амбулакральных ножек с большими присосками, в то время как таковые *T. niger* менее многочисленны и имеют минимальный размер присосок. Аристотелев

Таблица 6.2.2.4.5. Продолжительность жизни (годы) у разных видов морских ежей

Вид	Продолжительность	Источник
Пор. Diadematoida		
Сем. Diadematidae		
Diadema setosum	3–5	Drummond, 1993
Пор. Phymosomatoida		
Сем. Stomechinidae		
Stomopneustes variolaris	15–20	Drummond, 1993
Пор. Temnopleuridae		
Сем. Toxopneustidae		
*Lytechinus variegatus**	9	Moore et al., 1963
–//–	2–3	Allain, 1975
*Tripneustes gratilla**	1	Ebert, 1982
–//–	1 – несколько	Dafni, Tobol, 1986, 1987
–//–	8	Maharavo, 1993
Пор. Echinoida		
Сем. Echinidae		
*Echinus esculentus**	12	Nichols et al., 1985
–//–	>9	Comely, Ansell, 1988
–//–	6–10	Gage, 1992
*Paracentrotus lividus**	>10	Allain, 1978
–//–	>14	Delmas, 1992
Сем. Echinometridae		
*Evechinus chloroticus**	>15	Dix, 1972
Echinometra mathaei	8–10	Drummond, 1993
Сем. Strongylocentrotidae		
*Strongylocentrotus droebachiensis**	8	Propp, 1977
–//–	10–12	Sivertsen, Hopkins, 1995
*S. franciscanus**	>50	Russell et al., 1998
–//–	18	Breen, Adkins, 1976
–//–	12	Ebert, Russell, 1993
*S. intermedius**	>100	Ebert, 1998
–//–	7–10	Taki, 1986
*Mesocentrotus nudus**	>10	Agatsuma, 1997

* — виды, представляющие промысловый интерес; н.д. — нет данных

фонарь *Tetrapygus niger* по размеру больше, чем таковой у *L. albus*, что непосредственно связано с пасущимся типом его пищевого поведения. На побережье средиземноморья *Paracentrotus lividus* использует в пищу как прикрепленные, так и дрейфующие водоросли, другой вид — *Arbacia lixula* — питается инкрустирующими водорослями, а также пасется в куртинах макроводорослей (Frantzis et al., 1988). Темпы питания *Lytechinus variegatus* выше, чем у *Arbacia punctulata* (Hill, 1998). Вероятно, именно найденное различие между другими пасущимися и чисто растительноядными видами ответственно за больший выход продукции у *P. lividus, Tripneustes spp*. и *Strongylocentrotus spp*.

На темпы питания оказывают воздействие температура, размер тела, физиологическое и репродуктивное состояние особи и даже вид пищи (Klinger, 1982). Наилучший сравнительный материал может быть получен при изучении разных видов в одинаковых условиях, как выполнено С. Контрерасом и Д. Кастиллой (Contreras, Castilla, 1987). Фенотипическая изменчивость аристотелева фонаря — обратная зависимость между обилием пищи и его относительными размерами — была обнаружена у *Paracentrotus lividus* (Regis, 1978), *Diadema setosum* (Ebert, 1980), *Echinometra mathaei* (Black et al., 1982, 1984), *Strongylocentrotus purpuratus* (Ebert, 1982) и *Diadema antillarum* (Levitan, 1991). С другой стороны, подобной фенотипической изменчивости аристотелева фонаря не было обнаружено у *Strongylocentrotus franciscanus* (Ebert, Russel, 1993), *Tetrapygus niger* (Lawrence et al., 1996) и *Strongylocentrotus droebachiensis* (Lawrence et al., 1998). Т. Эберт и М. Рассел (Ebert, Russel, 1993) предположили, что отсутствие вышеописанного типа морфологической изменчивости у *Strongylocentrotus franciscanus* может определяться более жесткой программой развития, чем у других видов. Другое объяснение предложил Д. Лоуренс с соавторами (Lawrence et al., 1996) для *Tetrapygus niger*. По их мнению, отсутствие данной изменчивости аристотелева фонаря является характерной для стресс-толерантных видов и обусловлено более жестким контролем размеров тела.

Дыхание и обмен веществ. Анализ дыхания и обмена веществ является сложной проблемой, поскольку эти процессы вовлечены и в продукцию (анаболизм) и в поддержание жизнедеятельности (восстановление поврежденных и утраченных частей тела). Можно предположить, что у рудеральных видов преобладающая часть ресурсов расходуется на процесс анаболизма, тогда как у стресс-толерантных видов — на поддержание жизнедеятельности. Однако данные различия в путях размещения ресурсов не отражаются на общем энергетическом балансе.

Расчет связанной с дыханием энергии, так же как и темпов роста, на основе методики измерения сырой или сухой массы может ввести в заблуждение, поскольку оба этих подхода не используют метаболически активную ткань. Использование общего количества органического вещества или общего количества белка также полностью не устраняет проблему расчета энергии, так как эти методы включают метаболически бездействующие органические соединения.

Более адекватным методом для этой цели представляется метод измерения концентрации ДНК. Исходя из присущей каждому виду интенсивности обмена веществ, наиболее показательным

Таблица 6.2.2.4.6. Интерсепт (отрезок, отсекаемый на координатной оси) аллометрического отношения между сырой массой стенки тела и общей сырой массой тела видов морских ежей

Вид	Интерсепт	Степень прибойности	Источник
Heterocentrotus mammilatus	0,919	4	Ebert, 1982
Colobocentrotus atratus	0,788	1	Ebert, 1982
Stomopneustes variolaris	0,718	–	Drummond, 1993
Echinometra mathaei	0,672	3	Ebert, 1982
	0,607		Drummond, 1993
Diadema savignyyi	0,516		Drummond, 1993
Echmothrix diadema	0,570	4	Ebert, 1982
*Strongylocentrotus purpuratus**	0,559	7	Ebert, 1982
*Heliocidaris erythrogramma**	0,537	5	Ebert, 1982
*Strongylocentrotus franciscanus**	0,530	7	Ebert, 1982
*Lytechinus anamesus**	0,502	8	Ebert, 1982
Tripneustes gratilla*	0,398	4	Ebert, 1982

* — виды, представляющие промысловый интерес

1 — наибольшая степень прибойности; 8 — наименьшая степень прибойности

может оказаться метод измерения активности метаболических ферментов.

Действительно, специфическая активность гликолитических и гексозомонофосфат-шунтирующих ферментов была самая высокая у *Lytechinus variegatus*, промежуточная — у *Echinometra lucunter*, самая низкая — у *Arbacia lixula* (Bianconcini et al., 1980), как и можно было ожидать, исходя из других характеристик этих видов.

Высокая степень устойчивости к голоданию может рассматриваться как признак низкой интенсивности основного обмена веществ. Например, было предсказано *a priori*, что степень устойчивости к голоданию у особей *Lytechinus variegatus* будет минимальной, у *Echinometra lucunter* промежуточной и у и *Eucidaris tribuloides* — максимальной. Особи были помещены в один аквариум с замкнутой системой циркуляции морской воды без источника пищи. Результаты эксперимента полностью подтвердили прогнозируемые различия в способности видов выдерживать голодание (рис. 6.2.2.4).

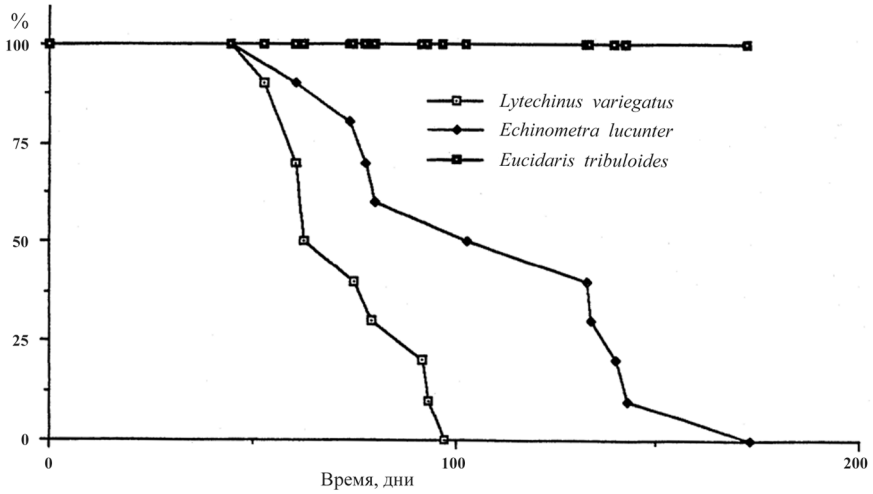


Рис. 6.2.2.4. Время со дня поимки до наступления смерти вследствие голодания *Lytechinus variegatus*, *Echinometra lucunter* и *Eucidaris tribuloides*. По оси ординат — доля выживших особей (Бажин, Лоуренс, 2010)

Вкусовые качества (съедобность). Выметанные в процессе нереста яйцеклетки морских ежей весьма уязвимы к воздействию хищников. Одним из эффективных средств предотвращения хищничества посредством снижения съедобности особи является выработка вторичных метаболитов. Однако само по себе приобретение свойства «несъедобности» недостаточно, если это не приводит к соответствующим результатам. Р. Фишер (Fisher, 1958) предположил, что если один или несколько потомков одной пары изъяты хищником из большого скопления особей, и при этом хищник приобрел опыт избегать других потомков, то в процессе отбора частота гена, отвечающего за свойство несъедобности, будет увеличиваться в данном скоплении. В процессе поимки важно, чтобы хищник мог различать непригодные для питания объекты. Если принять во внимание, что ядовитые или несъедобные насекомые часто окрашены в яркие цвета, то вполне вероятно, что непригодность яиц морских ежей сем. *Arbaciidae* в качестве пищи обусловливается содержащимся в них фиолетовым эхинохромом полигидрооксинафтохиноном (McClendon, 1912). Концентрация этого эхинохрома в яйцах *Arbacia punctulata* достигает 0,58 г/100 мл (Ball, Cooper, 1949).

Такой тип реакции, как можно объяснить, является показательным для стресс-толерантных видов, плодовитость которых ограничена. Иными словами, подобный механизм увеличивает вероятность выживания потомства.

Пластичность в реализации стратегий. Судя по относительно большой продолжительности жизни (Ebert, 1975; Sivertsen, Hopkins, 1995; Russell et al., 1998; Ebert, 1998) и относительно низкой скорости роста (Fuji, 1960; Ebert, 1975, 1982; Sivertsen, Hopkins, 1995 и др.) стронгилоцентротиды в условиях наиболее типичных местообитаний, которые чаще всего характеризуются как оптимальные, реализуют первичный конкурентный тип стратегии (см. табл. 6.2.2.4.1). В этих условиях виды расходуют ресурсы равномерно на три базовые функции: поддержание, рост, вос-

производство. Наиболее ярким примером, демонстрирующим пластичность в реализации типов жизненных стратегий в различных условиях, является *Strongylocentrotus droebachiensis.* Он проявляет разнообразие адаптационных возможностей широко распространенного вида, типично обитающего в верхних горизонтах сублиторали, где факторы среды варьируют в широком диапазоне в зависимости от широтного расположения биотопа (Бажин, 1995, 2002, 2005; Бажин, Степанов, 2002). При заселении границ биотопов или границ своего ареала (где доминируют субоптимальные условия среды) этот вид подвергается стрессу абиотического характера (табл. 6.2.2.4.7). При этом он проявляет черты стресс-толерантного вида, направляя основные энергетические траты на поддержание жизнедеятельности. При этом у данного вида снижается (иногда до негативного) скорость роста (Himmelman, 1986), а продукция гонад сводится почти к нулю. Аналогичным образом вид реализует свои жизненные функции при обитании в так называемых «ежиных пустошах», где при благоприятных условиях оседания и низком прессе хищничества длительное время поддерживается высокая плотность особей (до 200–400 экз./м^2). Вследствие этого наблюдается острая нехватка пищевых ресурсов, и, уже как результат напряженной пищевой конкуренции, среди особей морских ежей *S. droebachiensis* возникает явление каннибализма.

При воздействии достаточно сильного пресса хищничества или промышленного изъятия и при отсутствии других негативных факторов происходит переключение размещения ресурсов полностью на рост и размножение. В условиях обилия пищи животные переходят к пассивному типу питания «сиди и жди». Увеличение темпов роста и гонадной продукции в этих условиях дает право обозначить данный тип стратегии как конкурентно-рудеральную.

Этот эврибионтный вид способен заселять районы с пониженной соленостью, подверженные загрязнению или эвтрофикации, где реализует вторичную конкурентно-стресс-толерантную стратегию (табл. 6.2.2.4.7).

Аналогично *S. droebachiensis*, другие виды этого рода вполне вписываются в предложенную схему реализации функциональных особенностей при обитании в различных биотопах. Некоторая специфичность этих видов заключается в меньшем спектре условий среды и воздействующих на них экологических факторов в отличие от эвритопного *S. droebachiensis.*

Рассмотрение видов морских ежей показывает, что они имеют набор скоординированных характеристик, которые могут быть связаны с различными типами жизненных стратегий. Эти стратегии могут быть интерпретированы на основе энергетического баланса, который свидетельствует об относительном размещении ресурсов в различные функции. Эти данные, естественно, нельзя считать заключительными, во многих случаях они просто недоступны. Нельзя ожидать, что все характеристики недвусмысленно укажут определенный тип жизненной стратегии. Не только характеристики могут взаимодействовать сложными путями, но и сами виды могут иметь вторичные жизненные стратегии, связанные с биотопами, которые отличаются по степени стресса и нарушения и приводят к проявлению промежуточных уровней этих характеристик. Необходимо учитывать, что у некоторых видов встречается фенотипическая изменчивость, которая затрудняет интерпретацию; особенно это касается конкурентных видов.

Однако внимательное рассмотрение функциональных характеристик показывает широкое различие в первичных стратегиях. Например, токсопнеустиды реализуют стратегию, по своим свойствам более близкую к рудеральной стратегии. Ближе к стресс-толерантной стратегии — цидароиды и некоторые эхинометриды, ближе к конкурентной стратегии — эхиниды и стронгилоцентротиды. Среди них наиболее пригодными для аквакультуры могут считаться токсопнеустиды, так как они расходуют на продукцию энергии больше, чем на защитные функции и поддержание жизнедеятельности. Как следствие этого, они быстро растут и имеют высокий уровень гонадной продукции в раннем возрасте. По сравнению с токсопнеустидами, эхиниды и стронгилоцентротиды на продукцию тратят относительно меньше энергии, в результате чего они медленнее растут и имеют меньшие репродуктивные усилия.

Высокая степень лабильности стронгилоцентротид в реализации разных типов жизненных стратегий, по-видимому, не является исключительным случаем среди других видов морских ежей, и, очевидно, связана с их довольно широким географическим распределением. Однако последнее, скорее всего, является не причиной, а следствием их высокой адаптационной способности. Ограничения, накладываемые со стороны относительно низкой скорости роста, не позволяют стронги-

Таблица 6.2.2.4.7. Типы первичных и вторичных стратегий и связанные с ними функциональные характеристики, реализуемые морскими ежами рода *Strongylocentrotus* в различных местообитаниях северо-западной части Тихого океана. Модифицировано из: Lawrence, Bazhin, 1995

Условия среды		Оптимальные	Субоптимальные					
Наличие и характер стресса или нарушений		Отсутствие стресса и нарушений	Биотический стресс	Биотический и абиотический стресс	Абиотический стресс: смертность молоди или отсутствие условий для ее оседания	Биотическое нарушение: смертность крупных особей	Биотическое нарушение: смертность мелких особей	Абиотическое нарушение: смертность мелких особей
Характеристика местообитания		Обилие пищи и низкий пресс хищничества	«Ежиная пустошь»	Граница биотопа, ареала	Пониженная соленость, загрязненный или эфтрофици-рованный район	Высокий пресс хищничества каланов или промысла	Высокий пресс мелких хищников	Периодический сброс талых или загрязненных вод
Влияние факторов	Соленость	+	+	+	–	+	+	±
	Температура	+	+	±	–	+	+	±
	Гидродинамика	+	+	±	+	+	+	+
	Субстрат	+	+	±	±	+	+	+
	Пища	+	–	–	+	+	+	+
	Хищничество	+	+	+	+	–	–	+
	Конкуренция	+	–	+	+	+	+	+
Преобладающий тип стратегии (по Грайму)		Конкурентная (C)	Стресс-толерантная (S)	Стресс-толерантная (S)	Конкурентно-стресс-толерантная (CS)	Конкурентно-рудеральная (CR)	Конкурентно-рудеральная (CR)	Рудерально-стресс-толерантная (RS)
Размещение энергии		Размножение, поддержание жизнедеятельности, рост	Поддержание жизнедеятельности	Поддержание жизнедеятельности	Поддержание жизнедеятельности	Размножение, рост	Размножение, рост	Размножение, рост
Наличие и характер стресса или нарушений		Отсутствие стресса и нарушений	Биотический стресс	Биотический стресс	Абиотический стресс: смертность молоди или отсутствие условий для ее оседания	Биотическое нарушение: смертность крупных особей	Биотическое нарушение: смертность мелких особей	Абиотическое нарушение: смертность мелких особей
Характеристика местообитания		Обилие пищи и низкий пресс хищничества	«Ежиная пустошь»	Граница биотопа, ареала	Пониженная соленость, загрязненный или эфтрофицированный район	Высокий пресс хищничества каланов или промысла	Высокий пресс мелких хищников	Периодический сброс талых или загрязненных вод
Преобладающие размеры особей		Все размерные группы или крупные	Мелкие и средние	Мелкие и средние	Крупные	Мелкие и средние	Крупные	Крупные
Плотность особей		Высокая	Очень высокая	Низкая	Низкая	Высокая или очень высокая	Низкая	Низкая

Окончание таблицы 6.2.2.4.7. Типы первичных и вторичных стратегий и связанные с ними функциональные характеристики, реализуемые морскими ежами рода *Strongylocentrotus* в различных местообитаниях северо-западной части Тихого океана. Модифицировано из: Lawrence, Bazhin, 1995

Условия среды	Оптимальные	Субоптимальные					
Характеристика поселения	Процветающее поселение	Агрессивные карликовые особи	Угнетенные карликовые особи	Долгожители	Молодые особи	Долгожители	Долгожители
Пищевое поведение	Полупассивное	Активное	Активное	Пассивное (сиди и жди)	Пассивное (сиди и жди)	Пассивное (сиди и жди)	Пассивное (сиди и жди)
Гонадная продукция	Высокая	Низкая	Низкая	Низкая	Высокая	Высокая	Очень высокая

«+» — благоприятное воздействие фактора; «–» — неблагоприятное воздействие фактора

лоцентротидам в полной мере реализовать рудеральный тип стратегии, наиболее подходящий для аквакультуры. Однако при создании соответствующих благоприятных условий, а также при искусственно регулируемой плотности, виды, по-видимому, будут способны реализовать вторичный тип стратегии, следствия, осуществление которой будет вполне удовлетворять нуждам аквакультуры.

Знание основных биологических особенностей морских ежей, которые эволюционировали для максимального соответствия видов специфическим местообитаниям, является существенным как для оценки перспективности их использования в аквакультуре, так и для установления самой аквакультуры морских ежей. Необходимым условием для вида, планируемого к использованию в процессе аквакультуры, является составление его энергетического баланса. Это представляется весьма сложной и трудоемкой задачей, поскольку для этого требуется анализ, как минимум, размерных характеристик, репродуктивного цикла, температурных условий и режима питания конкретного вида. Однако эта базисная информация, которая должна применяться в аквакультуре морских ежей, отсутствует для большинства видов.

ГЛАВА 7. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ

7.1. Биохимические и пищевые свойства гонад

Зрелые гонады имеют нежную, сочную консистенцию, отличаются свойственным кондиционной икре запахом со слабо выраженными признаками свежего огурца. По вкусу икра напоминает сырой яичный желток с йодистым привкусом. Требуемые коммерческие свойства гонады приобретают в преднерестовый период, когда они имеют максимальную массу, плотность и упругость. Икра, полученная из преднерестовых гонад, может использоваться как деликатесный и лечебно-профилактический продукт (Лебская и др., 1998).

В 1994–1996 гг. в нескольких учреждениях Минздрава РФ и Украины проводилось комплексное исследование возможности применения икры морского ежа и продуктов на ее основе в качестве лечебного и лечебно-профилактического средства, содержащего сбалансированные незаменимые аминокислоты, моно- и полиненасыщенные жирные кислоты, фосфолипиды, кроветворные микроэлементы, витамины и другие биологически активные соединения.

Специалисты кафедры гигиены питания Санкт-Петербургской государственной медицинской академии им. И.И. Мечникова изучали в 1993–1994 гг. возможность применения икры морских ежей в качестве компонента диетического питания. Объективные результаты проведенных органолептических, физиологических и клинико-гигиенических исследований на добровольцах показали, что употребление икры действительно способствует улучшению общего самочувствия, повышению физической и умственной работоспособности, улучшению внимания, памяти, способности сосредоточиться, снижению утомляемости, появлению чувства уверенности, повышает устойчивость организма к неблагоприятным воздействиям токсических факторов. Оно также интенсифицирует обменные процессы, повышает энергичность, половую активность, замедляет процессы увядания и старения организма, вместе с тем оказывая благоприятное действие на сердечно-сосудистую систему и функцию щитовидной железы.

По результатам выполненных исследований было рекомендовано употреблять икру по одной чайной ложке (10 г), запивая чаем, соком, кисломолочными напитками или добавлять в соусы и подливы ко вторым блюдам при организации лечебно-профилактического питания профессиональных групп населения, работающих в вечерних и ночных сменах, водителей автотранспорта, диспетчеров, операторов ЭВМ, работников пультов управления и представителей ряда других профессий, от которых требуется особо внимательная, напряженная и безошибочная деятельность. Ее можно также рекомендовать при организации питания работников особо вредных производств, подвергающихся воздействию токсичных металлов, химических канцерогенов, радиоактивных соединений с целью обезвреживания агрессивных окисленных радикалов, выведения из организма токсических веществ, нормализации работы кроветворного аппарата. Рекомендована она и населению эндемичных регионов с целью профилактики и лечения эндемического зоба.

Эти выводы подтвердили и исследования, выполненные в 1995–1996 гг. на Украине под общим руководством НИИ питания Минздрава республики. Клиническая апробация лечебно-профилактической эффективности продукта, проведенная на базах ведущих клиник Киева, свидетельствует о его высокой пищевой и биологической ценности, а также о широком спектре терапевтического действия при лечении и профилактике заболеваний сердечно-сосудистой системы и желудочно-кишечного тракта. Кроме того, данный продукт обладает иммуностимулирующим и радиопротекторным действием, что позволяет использовать его в питании больных, которым необходима лучевая терапия.

Гонады играют двоякую роль в жизненном цикле морского ежа: они не только орган, продуцирующий половые продукты, но и аккумулятор метаболитов, обеспечивающий питание животного в периоды бескормицы. В теплых водах при достаточном обилии пищи гонады могут достигать 30% от общей массы морского ежа. По мере приближения сезона нереста большая часть гонад

преобразуется в гаметы, которые в нужный момент выбрасываются в воду. Размер гонад, соответственно, резко уменьшается. Хорошо питающийся морской еж полностью не использует запасенные в специальных клетках питательные вещества для продуцирования гамет, но гонады плохо питающегося ежа могут быть почти опустошенными после нереста (The fishery..., 1976).

Масса собранных морских ежей — всего лишь один показатель их ценности. Время года, количество и качество пищи, потребляемой ежом, также определяют размер и качество гонад. Питательные вещества перед использованием для роста тела или воспроизводства хранятся в соматических клетках гонад. Большинство собранных в мире ежей, реализуемых на азиатских рынках, считаются наиболее ценными на ранних стадиях гаметогенеза, когда их гонады уже достаточно крупны, но все еще прочны по структуре. Рыночная (но не физиологическая!) ценность гонад уменьшается, когда процессы развития половых продуктов в гонадах изменяют их структуру.

Гонады морского ежа содержат целый ассортимент питательных веществ, состав которых сильно отличается в зависимости от особенностей биологических видов, репродуктивных стадий, пищевой базы. В качестве примера ниже (табл. 7.1.1) приведен состав гонад нескольких видов морских ежей, полученный при изучении образцов из различных районов мира.

Состав гонад существенно изменяется в течение года. В преднерестовый период в гонадах самок содержится 8–10% белка и 4–5% жира, а в гонадах самцов — 9–14% белка и 3–8% жира. После нереста наблюдается увеличение содержания белка в половых железах самок и самцов с 9 до 16 и с 12 до 17%, соответственно, а жира — с 5 до 7%. Это объясняется повышением функциональной активности вспомогательных клеток, выполняющих важную роль в питании растущих половых клеток (Кизеветтер, Калетина, 1939; Кизеветтер, 1962). Содержание влаги и минеральных веществ в гонадах самцов и самок в среднем составляет около 80 и 2%, соответственно, в период роста половых клеток эти показатели уменьшаются до 76 и 1,2%. Содержание безазотистых экстрактивных веществ обнаруживает значительную изменчивость в течение года как у самцов, так и у самок, и не связано с особенностями биологии размножения.

Гонады — высокоэнергетичный продукт. Их энергетическая ценность различна, колеблется в пределах 105–145 ккал на 100 г продукта и определяется наличием липидного комплекса, содержащего насыщенные, мононенасыщенные и полиненасыщенные компоненты, соотношение которых существенно смещено в сторону полиненасыщенных жирных кислот (ПЖНК) и примерно описывается соотношением 1:1, 1:2,6. ПЖНК непосредственно не синтезируются в организме человека и поэтому также относятся к незаменимым. Особенности их состава позволяют отнести икру морского ежа к продуктам, рекомендуемым для лечебного питания.

Аминокислоты. Гонады содержат набор всех не синтезируемых организмом человека аминокислот, причем в соотношении, близком к таковому для «идеального белка», относительно которого производятся оценки качества белковой пищи по методикам ФАО/ВОЗ (табл. 7.1.2).

По незаменимым аминокислотам белок, содержащийся в гонадах, даже несколько превосходит идеальный. Кроме того, он отличается значительным содержанием глутаминовой кислоты и сравнительно высоким — аргинина. Если глутаминовая кислота играет важную роль в межклеточном обмене, синтезе белков и оптимизации функций иммунной системы, то аргинин —мощный иммуномодулятор, позволяющий преодолевать различные стрессовые состояния (Тутельян, Попова, 2002).

Таблица 7.1.1. Результаты анализа гонад нескольких видов морского ежа по данным различных исследователей, % от общей массы

Компоненты	*S. franciscanus*, США		*S. purpuratus*, США		Усреднено по нескольким видам, Япония	*S. droebachiensis*, Россия
	1		1		2	3
Влага	70,0	70,8	68,6	71,8	71,5	77,2
Белки	7,7	9,6	9,5	12,3	15,8	13,8
Жиры	7,6	8,3	5,4	5,2	8,5	4,3
Зола	1,6	1,5	1,3	1,7	2,5	2,2
Гликоген	1,3	–	1,7	–	2,0	2,5
Небелковый азот	0,1	0,5	0,1	0,5	–	–

Примечание: 1 — Kato, Schroeter, 1985; 2 — Ramachandran, Terushige, 1991; 3 — Лебская и др., 1998

Витамины и микроэлементы. Подобно яйцам других представителей животного мира, гонады богаты микроэлементами, витаминами. По сбалансированному содержанию жирорастворимых витаминов A, D и E они не уступают многим другим деликатесным продуктам питания (табл. 7.1.3).

Основные функции этих витаминов в организмах и ежа, и человека примерно одинаковы. Так, воздействие витамина A связано с обеспечением роста, регуляцией развития эпителиальных клеток. Кроме самого витамина A, важно присутствие его предшественников — различных каротиноидов. Биологическую активность проявляет не сам витамин D, а его производные — эргокальциферол (витамин D2) и холикальциферол (витамин D3), являющиеся главными регуляторами фосфорно-кальциевого обмена и минерализации элементов скелета. В гонадах содержится не только сам витамин, но и его предшественник — провитамин D (7-дегидрохолестерин). Активные изомеры витамина E (б, в, г-токоферолы и др.) способствуют оптимизации использования организмом белковой пищи, регулируют деятельность половых желез, выполняют антиоксидантные функции, что как раз и позволяет рекомендовать продукты из гонад для профилактики онкологических заболеваний при химических и радиационных воздействиях на организм человека (Тутельян и др., 1999).

В таблице 7.1.3 обращает внимание характерное изменение динамики синтеза витамина E с резким повышением его содержания в сентябре, позволяющее заключить, что данные таблицы получены на ежах, взятых в западных районах Кольского полуострова, у которых нерест начинается в начале декабря. Резкое увеличение содержания всех витаминов в апреле соответствует началу цикла роста гонад. Богаты гонады и витаминами группы B (B_1 B_2, B_6). При переработке гонад, как и других продуктов, витамины сохраняются по-разному. Например, по данным специалистов Института питания РАМН, в высушенной икре лучше сохраняются каратиноиды — провитамины витамина A, витамин E и витамины B_1 и B_2, а в замороженной — витамины A и B_6. Из микроэлементов особенно выделяются хорошо усваиваемые формы железа, магния, кальция, цинка, фосфора и калия. По данным различных источников: 100 г типичной свежей икры содержат до 20 мг кальция, до 300 мг фосфора, до 10 мг железа, до 30 мг цинка, до 1 г магния, по 0,4 г калия и натрия. Эти величины варьируют в зависимости от видов ежа, районов и сезонов вылова.

Таблица 7.1.2. Осредненный аминокислотный состав икры морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis*, % (по: Лебская и др., 1998)

№	Аминокислота	Содержание	№	Аминокислота	Содержание
1	Агринин	5,5	10	Лизин*	6,8
2	Алании	5,5	11	Метионин*	3,1
3	Аспаргиновая к-та	11,7	12	Серии	5,1
4	Валин*	5,7	13	Пролин	2,6
5	Гистидин*	8,4	14	Тирозин*	3,7
6	Глицин	3,5	15	Треонин*	6,3
7	Глютаминовая к-та	14,4	16	Триптофан*	1,1
8	Изолейцин*	4,4	17	Фениланин*	4,5
9	Лейцин*	7,0	18	Цистин*	0,7

* Отмечены незаменимые аминокислоты; среди них гистидин (незаменим только для грудных детей)

Таблица 7.1.3. Содержание витаминов A, B и D в гонадах морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* (по: Лебская и др., 1998)

Месяцы вылова	Содержание витамина, мг/100 г			
	A	E	D	Провитамин D
Март	2,37	9,14	0,17	4,04
Апрель	26,3	15,6	1,60	4,10
Май	0,41	2,90	0,07	1,19
Июнь	0,28	22,06	0,62	не определялся
Июль	2,30	25,40	0,26	-“-
Сентябрь	следы	68,60	0,20	-“-
Декабрь	-“-	2,41	следы	-“-

Биологически активные вещества. Исследования тканей морского ежа показали высокое содержание в них биологически активных веществ (БАВ), которые могут быть непосредственно использованы в качестве биологически активных добавок к пище (БАД) или основы для создания лекарственных препаратов, в том числе оказывающих противоопухолевое действие и ускоряющих процессы регенерации тканей. Во внутриполостной жидкости ежей обнаружены вещества, обладающие тонизирующим действием. Из вытяжек иглокожих выделены гомарин, карнитин, адреналин и нонадреналин, жирные кислоты, стеарины, сапонины, различные ароматические соединения и ряд других веществ с широким спектром действия (Комплексное..., 1978; Гурин, Ажгихин, 1981).

Один из первых в России цикл систематических исследований состава и свойств основных классов органических соединений из организма морского ежа, а также биологической активности гонад был выполнен в Институте биологически активных веществ ДВНЦ АН СССР, в настоящее время — Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН (ТИБОХ), г. Владивосток (Химический состав..., 1969). Специалисты института провели химический анализ содержащей углеводороды фракции гонад ежей *S. intermedius* и *M. nudus*, исследовали стерины, стероиды, терпеноиды и их производные, изучили липидный состав, нуклеиновые кислоты, охарактеризовали нуклеазную, пептидазную и карбоангидразную активности.

Было, в частности, показано, что полученная из гонад икра (гомогенат) повышала работоспособность подопытных животных, оказывала гонадотропное и радиозащитное (на моделях) действие, повышала уровень кортикостероидов в крови, что свидетельствовало о повышении устойчивости организма к неблагоприятным воздействиям. Скармливание икры лабораторным животным при экспериментальной анемии стимулировало функцию органов кроветворения. Липидная фракция гонад вызывала значительную стимуляцию работоспособности лабораторных животных и обладала высокой радиозащитной активностью, причем наибольшую активность показали именно свежие гонады. Было также установлено, что различные фракции, выделенные из липидов, регулировали уровень кортикостероидов крови, воздействовали на синтез белка в клетках костного мозга, приводили в норму холестериновый обмен. Результаты предварительного химического и биохимического исследования гонад морского ежа показали, что в их состав входят весьма активные в биологическом отношении вещества липидной природы, которые могут явиться источником высокоактивных биостимуляторов и радиопротекторных средств.

Фракционный состав гонад морских ежей представлен фосфолипидами, холестерином, свободными жирными кислотами, ди- и триглицеридами, эфирами стеринов, каротиноидами и углеводородами. Количественное соотношение идентифицированных фракций общих липидов связано с полом и периодом полового цикла. Так, у самок в преднерестовом и нерестовом состоянии фосфолипиды составляют 15–17%, холестерин — 20–24%, эфиры стеринов — 8–12%, триглицериды — 30–44%, каротиноиды — от следов до 0,7%, углеводороды — от следов до 13%. Посленерестовый период характеризуется изменением количественного соотношения отдельных фракций в средней пробе гонад самок и самцов. При относительно стабильном содержании фосфолипидов (в среднем 16–17%) происходит значительное увеличение холестерина, каротиноидов, углеводородов и уменьшение свободных жирных кислот и эфиров стеринов (Лебская и др., 1998; Юрьева и др., 2000).

Зарубежные авторы приводят несколько иные данные по осредненному липидному составу гонад своих промысловых видов (табл. 7.1.4).

Таблица 7.1.4. Общая характеристика липидного состава гонад промысловых видов морского ежа (по: The fishery..., 1976)

Группы липидов	Содержание, %
Фосфолипиды и моноглицериды, включая 22,85–44,33% лецитина	10,00–35,00
Диглицериды	2,22–2,75
Холестерин	24,54–31,89
Свободные жирные кислоты	16,27–16,8
Триглицериды	0,61–28,74
Эфиры стеринов	3,84–4,85

Фосфолипиды — сложные эфиры фосфорной кислоты и глицерина или аминоспирта сфингозина, соединенные с остатками насыщенных или ненасыщенных жирных кислот. В организме человека они являются обязательным структурным элементом мембран клеток, участвуют в липидном обмене (переваривание и обмен, транспорт по организму) и в регуляции общего обмена веществ. Среди фосолипидов морских ежей идентифицированы, в частности, лецитин, фосфатидилсерин, сфингомиелин, кефалин. Оказалось, что в январе–марте содержание лецитина в гонадах самок в 3–5 раз больше, чем в гонадах самцов. Его количество за этот период в гонадах самок плавно увеличивается в 2,7 раза, а в гонадах самцов — в 3,5 раза. Содержание кефалина в половых продуктах самок и самцов возрастает в период нереста от следовых количеств до 5,6 и 2,3%, соответственно, а после нереста снова уменьшается до следовых значений. Соотношение таких фракций как фосфатидилсерин, сфингомиелин изменяется скачкообразно (Рудникова, 1975).

Изучение состава липидов гонад морского ежа *S. intermedius* и его изменений на разных стадиях полового цикла показало, что липиды сперматозоидов отличаются по составу от липидов яйцеклеток и эмбрионов. Детальное исследование механизмов включения жирных кислот в яйцеклетки и эмбрионы морского ежа позволило выяснить, что они используются для биосинтеза на первых стадиях развития гораздо активнее, чем фосфаты, холин, ацетаты и глицерин. Обнаружено, что триглицериды, синтезированные эмбрионами из экзогенных жирных кислот, используются в ходе развития гораздо активнее, чем запасенные в период оогенеза (Терехова, 1981).

Исследования, выполненные в последние годы сотрудниками ПИНРО, подтверждают, что перечисленные выше липидные фракции принимают активное участие в процессах годового цикла гонад. Например, у самок в период перехода от преднерестового к нерестовому состоянию выявлена тенденция к некоторому увеличению содержания фосфолипидов и холестерина, а у самцов в процессе созревания половых продуктов — накопление триглицеридов при постоянном уровне фосфолипидов и снижение содержания свободных жирных кислот. Вероятно, триглицериды, являющиеся эфирами жирных кислот и глицерина, необходимы половым клеткам самцов для обеспечения их энергетических потребностей (Сенников и др., 2002).

В цикле развития гонад претерпевает значительные изменения и соотношение свободных жирных кислот. Ниже это показано на примере соответствующих изменений их содержания в гонадах *S. droebachiensis* в зависимости от сезона добычи (табл. 7.1.5). Больше всего в гонадах содержится полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК), причем во время нерестового периода их общее количество увеличивается. Именно эти компоненты делают икру морского ежа особо ценной и сообщают ей те свойства, о которых упоминалось выше.

Из ПНЖК только линолевая и α-линоленовая кислоты не синтезируются животными организмами и поэтому относятся к незаменимым в питании веществам, отсутствие которых вызывает симптомы недостаточности жирных кислот, проявляющиеся в подавлении роста молодых животных, угнетении репродуктивных функций взрослых, снижении свертываемости крови, появлении дерматитов. Остальные ПЖНК могут синтезироваться в организме из этих двух кислот и, соответственно, относятся к двум семействам, обозначаемым как ω-6 и ω-3, являясь условно незаменимыми. Основная биологическая роль ПЖНК состоит в структурно-функциональной организации клеточных мембран, биосинтезе эйкозаноидов, являющихся медиаторами метаболических реакций. Роль этих жирных кислот настолько велика, что теперь их относят к витаминам (витамин F). Уникальный набор ПНЖК гонад морского ежа в готовом виде поставляет в организм то, что в случае использования обычных растительных масел должно в нем еще синтезироваться при участии витаминов (например, арахидоновая кислота из линолевой в присутствии витамина B_6).

Из других функций ПНЖК обычно отмечают их способность нормализовать холестериновый обмен, тем самым снижая риск развития атеросклероза и сопутствующих ему сердечно-сосудистых заболеваний, стимулировать работу иммунной системы, способствовать лечению воспалительных процессов внутренних органов человека. Рекомендуемое соотношение ω-6 к ω-3 в рационе для здорового человека должно составлять примерно 10:1, для лечебного питания рекомендуются более низкие пропорции — от 5:1 до 3:1 (Тутельян и др., 1999). В липидной фракции икры морского ежа это соотношение приближается к единице, что указывает на чрезвычайно высокую степень биологической активности продукта.

Таблица 7.1.5. Жирнокислотный состав липидов гонад морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis**, % (по: Лебская и др., 1998)

Жирные кислоты		Месяц вылова		
Код	Наименование	декабрь (конец)	март	июнь
Насыщенные		20,4	15,8	25,8
В том числе:				
С1.50	Пентадекановая	0,2	1,3	0,2
С16.0	Пальмитиновая	12,7	7,8	17,6
С17.0	Гептадекановая	0,3	2,2	0,3
С18.0	Стериновая	2,2	3,0	2,8
С20.0	Арахиновая	5,0	1,5	4,9
Мононенасыщенные		24,7	20,7	25,7
С14.1	Миристолеиновая	0,7	1,0	0,9
С15.1	Пентадеценовая	0,2	0,4	0,1
С16.1	Пальмитолеиновая	5,8	4,5	7,6
С17.1	Гептадеценовая	1,1	1,2	0,6
С18.1	Олеиновая	5,5	5,8	9,7
С20.1	Эйкозеновая	11,4	7,8	6,8
Полинасыщенные		55,2	57,7	48,2
В том числе:				
С18.2 ω 6	Линолевая	1,8	0,4	3,0
С18.3 ω 6	Линоленовая	2,0	1,5	1,9
С18.3 ω 3	б-Линолевая	–	0,3	–
С20.2 ω 6	Эйкозадиеновая	12,6	1,6	8,8
С20.3 ω 6	Эйкозатриеновая	1,6	0,8	1,6
С20.4 ω 6	Арахидоновая	10,7	12,5	9,6
С20.5 ω 3	Эйкозапентаеновая	22,5	21,0	19,1
С22.2 ω 6	Докозадиеновая	1,5	1,8	0,9
С22.4 ω 6	Докозатетраеновая	–	1,8	0,9
С22.4 ω 3	Докозатриеновая	–	1,0	–
С22.5 ω 3	Докозапентаеновая	–	1,0	1,0
С22.6 ω 3	Докозагексаеновая	2,5	15,3	2,3

*Учтены усредненные пробы гонад обоих полов. Код жирной кислоты, например, линолевой, включает число атомов углерода (18), число двойных связей в молекуле (2), положение наиболее удаленной двойной связи (w 3)

В липидах гонад морского ежа найдено от 19 до 22 жирных кислот с числом атомов углерода от 15 до 22. Преобладают ПЖНК, наибольшее их количество (55,2–55,7%) отмечается в преднерестовый и нерестовый периоды (декабрь–март), наименьшее (48,2%) — после нереста (июнь). Доминируют эйкозапентаеновая и эйкозатриеновая кислоты. Интересно отметить, что в зрелой икре содержание эйкозадиеновой кислоты резко снижается и повышается содержание докозагексаеновой. Мононенасыщенные и насыщенные жирные кислоты находятся примерно в одинаковых количествах. Из мононенасыщенных преобладают эйкозеновая, олеиновая и пальмитолеиновая, из ненасыщенных — пальмитиновая.

Особый интерес вызывает входящая в состав ω-3 эйкозапентаеновая кислота (ЭПК), обратившая на себя внимание исследователей в качестве средства предотвращения сердечно-сосудистых заболеваний. Оказалось, что ЭПК в большей степени, чем другие жирные кислоты, снижает синтез триглицеридов и холестерина в организме млекопитающих, регулирует свертываемость крови и препятствует образованию тромбов (Васьковский, Ромашина, 1983).

Содержание липидов (в процентах сырой массы) в гонадах, пищеварительных органах и панцирях самцов составляет 2,1, 3,7 и 0,6, а у самок — 4,4, 3,4 и 0,5, соответственно. Наиболее богаты ЭПК гонады самцов. Если принять средний вклад гонад в общую массу морского ежа равным 15% (в нерестовый период он выше, особенно у самок), то легко рассчитать, что гонады самцов содержат около 60% всей ЭПК животного, а панцири — 30%; а у самок, соответственно, 75,5 и 20%. Полому для выделения ЭПК в небольших количествах в качестве исходного сырья удобнее брать только гонады. При наработке больших количеств ЭПК рациональнее брать для

экстракции животных обоего пола полностью, избавляясь только от полостной жидкости на стадии измельчения сырья.

Сравнительное исследование содержания ЭПК у 23 видов морских беспозвоночных из 9 классов показало, что морской еж *S. intermedius* является удобным объектом для выделения чистой ЭПК и отдельных классов липидов с высоким ее содержанием (Ромашина, 1983). При этом оказалось, что содержание ЭПК в гонадах *S. intermedium*, взятого из 9 мест обитания, различающихся по степени защищенности от волнового воздействия (от открытого до защищенного), по глубине (от 1 до 20 м) и характеру субстрата (песчанистый ил, песок, камни, скала), оказалось различным. Было показано (Васьковский и др., 1983), что в этих условиях содержание ЭПК различалось у самцов в пределах 21,1–36,5%, а у самок — в пределах 15,1–32,5%.

Из гонад морского ежа получают еще и уникальные биорегуляторы теплокровных животных — простагландины, по химической природе представляющие собой особые жирные кислоты, имеющие скелет из 20 атомов углерода и циклопентановое кольцо. В зависимости от структуры этого кольца различают несколько видов простагландинов, оказывающих различное избирательное действие на системы организма. Простагландины, в частности, регулируют репродуктивные функции, влияют на работу сердечно-сосудистой системы, снижают агрегацию тромбоцитов, активируют гладкую мускулатуру, управляют синтезом ряда гормонов, воздействуют на воспалительные реакции, снижают выделение пищеварительных секретов, способны вызывать изменение артериального давления, периферического кровоснабжения, терморегуляции.

Наилучшим исходным сырьем для получения простагландинов оказались полиеновые кислоты гонад (арахидоновая, эйкозатриеновая, эйкозапентаеновая), превращение которых катализируется особой ферментной системой, включающей простагландин-синтетазу и другие соединения (Коротченко и др., 1979; Гурин, Ажгихин, 1981; Korotchenko et al., 1987).

Один из важнейших моментов при работе с биологическим сырьем при выпуске БАД — его сохранность в условиях длительного хранения (Бусарова, Исай, 1986). Для исследования использовались суммарные липиды, очищенные и неочищенные эфиры жирных кислот. В очищенных образцах уже через месяц наблюдались значительные изменения в жирнокислотном составе; в неочищенных образцах существенные изменения наблюдаются через два года. В липидных экстрактах за пятилетний период хранения не отмечено явных изменений в качественном и количественном составе жирных кислот. Это подтверждает информацию о том, что некоторые липиды сами выполняют роль антиоксидантов, чем и можно объяснить высокую устойчивость к окислению неочищенных эфиров жирных кислот в тканях и суммарных липидах.

Ферменты. Применяются в биохимических и биологических исследованиях для количественного определения и получения различных веществ, для модификации молекул нуклеиновых кислот методами генной инженерии, при диагностике некоторых заболеваний и др.

При исследовании ферментов, участвующих, например, в процессе клеточной пролиферации обычно используют зрелые яйцеклетки и сперматозоиды морских ежей. В нашей стране для этих целей применяются морские ежи родов *Strongylocentrotus* и *Mesocentrotus*, имеющие в составе половых клеток все биохимические компоненты, необходимые для обеспечения структурного и энергетического развития зародыша. Использование сперматозоидов обусловлено тем, что, в отличие от яйцеклетки, они практически не содержат цитоплазмы и представляют упрощенную модель клетки. В процессе изучения оказалось, что по своим свойствам некоторые ферменты, выделенные из сперматозоидов, значительно отличаются от ДНКаз из яйцеклеток морского ежа. Это дало возможность сделать предположение об их разной функциональной роли в процессах деления клеток (Мензорова и др., 2001).

Проводившиеся в течение ряда лет в ТИБОХ исследования свойств ДНК-деполимеризующих ферментов морских ежей показали, что наиболее широко распространенными в их тканях являются два типа эндодезоксирибонуклеаз, которые были обозначены, соответственно, как Ca, Mg-зависимые и кислые металлонезависимые ДНКазы (Мензорова, Рассказов, 1983; Menzorova, Rasskazov, 1985; Rasskazov et al., 1996; Рассказов, Мензорова и др., 1999).

Обнаруженная уникальная специфичность Ca, Mg-зависимых ДНКаз, выделяемых из эмбрионов морского ежа *S. intermedius,* позволяет использовать их в качестве универсальных рестриктаз (рестрикционных эндонуклеаз) одноцепочечных ДНК. Наиболее перспективными источ-

никами для выделения таких ДНКаз являются эмбрионы морского ежа *S. intermedius*. Существенные различия в ряде физико-химических свойств Ca,Mg-зависимых ДНКаз морского происхождения в сравнении с аналогичными ферментами, выделенными из других источников, позволили выделить их в отдельную группу эукариотических металлозависимых ДНКаз (Мензорова и др., 1976; Menzorova, Rasskazov, 1985; Мензорова и др., 1994).

В отличие от металлозависимых дезоксирибонуклеаз, кислые ДНКазы, выделенные из яйцеклеток *S. intermedius*, способны гидролизовать не только одноцепочечные, но также двухцепочечные полидезоксинуклеотиды. Полученные данные создают основы практического использования этих ферментов для анализа структуры ДНК и ее комплексов. Это в настоящее время является одной из важнейших задач молекулярной биологии. Например, задача расшифровки структуры ДНК человека поставлена Международной программой «Геном человека» (Рассказов, Звягинцева и др., 1999).

Выделенные ДНКазы как в зрелых яйцеклетках, так и в эмбрионах морского ежа на ранних стадиях развития проявляют высокий уровень активности, что предполагает возможность их участия в генетических процессах, связанных с метаболизмом ДНК, характерным для начальных этапов дифференцирования клеток (Сибирцев, Рассказов, 1983). В ряде работ (Гафуров и др., 1979; Гафуров, 1999; и др.) рассмотрены выделение и некоторые ферментативные свойства ДНКазы развивающихся клеток эмбрионов *S. intermedius*, содержащей в своем составе АТФазу. Ряд исследований направлен на изучение кислой сайтспецифичной ДНКазы яйцеклеток морского ежа *S. intermedius* (Сибирцев и др., 1985, 1998; Сибирцев, 1990). Кроме того, показана множественность ДНКаз в мужских репродуктивных органах и половых продуктах *S. intermedius* и дано их описание (Сибирцев и др., 2001а, б).

В утилизации предшественников биосинтеза нуклеиновых кислот ключевую роль играют ферменты тимидин- и тимидилаткиназы. В экстрактах мужских и женских гонад морских ежей *M. nudus* и *S. intermedius* обнаруживается достаточно высокая удельная активность этих ферментов (Терентьев и др., 1990, 1991, 1999; Терентьева др., 2001).

В неоплодотворенных яйцеклетках морских ежей содержится фермент β-1,3-глюканаза. Выполненные исследования показали, что отнесение этого вещества к ферментам экзо-типа действия является ошибочным. Исследование специфичности новых ферментов позволяет использовать их в качестве точных инструментов структурной химии (Широкова и др., 1991).

Свойства ферментов, также как и большинства других БАВ, вырабатываемых в организме морского ежа, зависят от стадии гонадного цикла. Например, у самок морских ежей общая активность протеолитических ферментов катепсина D и эластазы постепенно возрастает от III до V стадии развития гонад. Далее, на стадиях V–VI происходит некоторое снижение активности протеиназ. На посленерестовой VI стадии активность ферментов вновь возрастает. У самцов, напротив, активность протеиназ наивысшая в момент нереста, что предусмотрено природой, с одной стороны, для обеспечения внедрения в яйцеклетку и ее оплодотворения, а с другой — для обеспечения энергозатрат на движение за счет гидролиза белков.

Изучению природы химических соединений морских организмов и их медицинскому использованию сейчас уделяется особое внимание, что обусловлено, прежде всего, их полифункциональностью. Характерна следующая стратегия разработки, применения и оценки эффективности использования природных соединений, в частности, получаемых из морских ежей (Nagayama, 1990; Тутельян, 1996; Jack, 1998; Ohshima, 1998):

– исследования специфической активности первичных экстрактов и определение веществ, проявляющих эту активность;

– выделение, очистка продукта, изучение его физико-химических свойств, разработка способа синтезирования;

– применение соединений известной структуры, разработка технологии выделения, очистки и выявление приемлемых форм использования;

– разработка комбинированных продуктов на основе натуральных и синтетических БАВ.

Пигменты. Пигменты морских ежей можно подразделить на три категории — каротиноиды, нафтохиноны и меланин; дополнительно может присутствовать липофусцин. Большинство пигментов содержится во внутренних органах, особенно в гонадах.

Основными пигментами гонад съедобных морских ежей являются каротиноиды β-каротин и β-эхиненон (Matsuno, Tsushima, 2001). Свойство гонад как главного аккумулирующего органа питательных веществ морских ежей, реагирующего на пищу разного качества, используется рыбаками и специалистами по культивированию как для повышения качества гонад, так и для контроля за режимом питания. Использование искусственной диеты, включающей каротиноиды, не только позволяет управлять цветом гонад, но и приводит к получению здоровых взрослых ежей и большого количества молоди с высоким уровнем выживания.

У *S. intermedius* и *M. nudus* была исследована взаимосвязь между цветовыми характеристиками гонад и биологическими параметрами (пол, стадия зрелости), между цветом тканей гонад, экстрактов из них и содержанием каротиноидов (Лепская, Задорожный, 1998). Объективные характеристики цветности при этом представлялись в трехмерной системе координат: интенсивность тона (от светлого до темного) — изменение тона от зеленого до красного — изменение тона от синего до желтого. Соотношение эхиненон/каротины оказалось выше для *S. intermedius* (в среднем 7,43), чем для *M. nudus* — 2,70. С увеличением содержания каротиноидов для тканей гонад обоих видов было характерным потемнение гонад и смещение цветовой гаммы в красную сторону. В выбранной системе координат исследовавшиеся образцы лежали в красно-желтом цветовом квадранте. В цвете гонад *M. nudus* присутствовало несколько большее красной составляющей и меньше желтой, а у *S. intermedius* — наоборот, причем доля оранжевого тона увеличивалась по мере приближения нереста с 32% в феврале до 62% в мае–июне.

Эхинохром А. Морские ежи — одна из групп животных, вырабатывающих пигменты нафтохиноны. С. МакМунн (MacMunn, 1885) первым дал одному нафтохинону, полученному из *Echinus esculentus*, название эхинохром, не зная его химического состава. В отличие от каротиноидов, которые были найдены только во внутренних органах, нафтохиноны присутствуют как в мягких, так и в скелетных отделах животных. Первый надежно охарактеризованный пигмент, химическая формула которого 2-этил-3,5,6,7,8-пентагидрокси-1,4-нафтохинон, был выделен из *Arbacia pustulosa* и назван эхинохромом А (Binyon, 1972).

Строение молекулы эхинохрома А было расшифровано только в 1939 г., и еще четыре года ушло на освоение его синтеза. В 1943 г. при первых синтезах выход эхинохрома А не превышал 1%.

Позже из различных тканей морского ежа, а затем из их половых продуктов и эмбрионов были экстрагированы и другие нафтохиноны, которым дали название спинохромы — A, B, C, D и E. Была также подтверждена необходимость нафтохинонов для обеспечения физиологических процессов, протекающих уже на ранних стадиях развития ежей (Koltsova et al., 1981).

Свойства эхинохрома А. Исследования показали, что эхинохром А является высокоактивным антиоксидантом. Это позволило сделать предположение о его участии в управлении окислительно-восстановительными процессами в организме животных, и, в частности, липидной пероксидацией. В результате проведенного цикла исследований впервые было обнаружено, что хиноидные пигменты из развивающихся эмбрионов морских ежей обладают высокой антиоксидантной активностью, а между нафтохинонами и другими компонентами, содержащимися в пигментах, и компонентами липидных экстрактов эмбрионов имеет место определенное взаимодействие. При этом на модельных реакциях автоокисления минеральных, растительных и животных жиров было установлено, что антиокислительная эффективность всех природных нафтохинонов превышает таковую у широко используемого синтетического антиоксиданта ионола. В качестве модели исследовалась реакция окисления изопропилбензола (Богуславская и др., 1985; Лебедев и др., 1988).

Обнаружение значительного увеличения количества пигментов, особенно связанного эхинохрома А, у ежей на личиночной стадии плутеуса, когда личинка вступает в фазу активного метаболизма и формирует известковый скелет, дало возможность сделать вывод о том, что антиоксидантное депо формируется уже в эмбрионах, позволяя им мобилизовать эхинохром А для подавления избытка липидной пероксидации (Koltsova et al., 1981).

Интерес к изучению природных антиоксидантов определяется тем, что целый ряд патологических состояний человека связан с нарушением естественного уровня свободных радикалов кислорода в организме. Это относится к сердечно-сосудистым заболеваниями, процессам естественного старения, воспалительным явлениям и ожогам, нарушению деятельности печени, пря-

мо или косвенно — к онкологическим заболеваниям. Применение в качестве пищевых добавок и лекарств чужеродных антирадикальных ферментов (супероксиддисмутазы, каталазы и др.) вызывает неизбежный негативный отклик иммунной системы, что исключается при использовании вторичных метаболитов морских ежей (Новиков, 1999).

При изучении кинетики ингибирования процессов окисления различных субстратов было доказано, что обнаружен новый класс природных антиоксидантов, среди которых наиболее активным оказался эхинохром А. В качестве его особенно ценного свойства авторы выделили то, что он связывает свободные радикалы, а также ионы железа и меди, обычно инициирующие в биологических системах свободнорадикальные окислительные процессы (Лебедев и др., 1988; Максимов и др., 1996б). Здесь же упомянем, что среди исследованных полигидроксинафтохинонов, выделенных из игл *M. nudus* и *S. droebachiensis*, были обнаружены соединения, подавляющие рост грибов и стафилококка, причем наибольшую активность в отношении большинства штаммов микроорганизмов показал эхинохром А, содержащий в своей структуре β-этильную функциональную группу (Стехова и др., 1988).

Применение. Практическое применение эхинохрома А впервые было реализовано в опытах по замене синтетического антиоксиданта ионола при криоконсервации семени сельскохозяйственных животных, проводившихся совместно с ВНИИ животноводства. Они показали, что для обеспечения сохранности семени концентрация эхинохрома должна быть в 10 раз ниже, чем ионола. При этом использование эхинохрома позволяет в течение длительного времени хранить сперму, например ценных баранов-производителей, и накапливать ее в течение всего года (Милованов и др., 1981, 1983, 1984).

В настоящее время уже две лекарственные формы эхинохрома (гистохрома) применяются в качестве лекарственных препаратов в кардиологии и офтальмологии.

Кардиология. Эхинохром стал успешно применяться в качестве средства, ограничивающего развитие реперфузионных осложнений при лечении инфаркта миокарда (Максимов и др., 1996в; Лебедев и др., 1999а, б; Препарат..., 1999). В результате многолетней совместной работы сотрудников ТИБОХ, Института экспериментальной кардиологии Кардиологического научного центра РАМН и других учреждений здравоохранения, на основе эхинохрома А был создан один из наиболее эффективных современных кардиопротекторных препаратов — «Гистохром» и разработана технология получения его лекарственной формы («Гистохром 0,1% раствор для инъекций»), разрешенной к применению для лечения последствий инфаркта и ишемической болезни сердца.

Предварительно был выполнен большой цикл работ, позволивших в процессе биохимических исследований выявить способность гистохрома «исправлять» повреждения Са-транспортирующей системы мышечной ткани на уровне внутриклеточных структур, уменьшать выход креатинкиназы из поврежденных структур и препятствовать накоплению в них токсических пероксидов. Это послужило основанием для объяснения механизмов как существенного ограничения размеров экспериментальных инфарктов миокарда при введении гистохрома непосредственно перед реперфузией, так и стабильного снижения на 30–50% размеров некротизированной зоны при остром инфаркте миокарда. Если человеку, перенесшему инфаркт миокарда, в течение 2 ч. после реперфузии ввести гистохром, то у него после выздоровления практически не останется следов перенесенного заболевания (Максимов и др., 1996а; Швилкин и др., 1991а, б; Левицкий и др., 1993; Закирова и др., 1997; Новиков, 1999; Винокуров и др., 2001).

Здесь нужно упомянуть и об экспериментах с гистохромом, предварительно выполненных *in vitro* на гепатоцитах кролика и показавших, что он снижает синтез холестерина и стимулирует продукцию жирных кислот, причем степень воздействия гистохрома была сопоставимой с таковой для α3-токоферола (Лакеев и др., 1992). Соответствующий эффект был подтвержден и в процессе клинических исследований, установивших достоверное снижение концентрации липоперекисей у пациентов, получавших гистохром, на 39% в расчете на 1 мг липидов, а уровня вторичных продуктов перекисного окисления липидов по сравнению с исходным, на 48% на 1 мг липидов. Все это открывает возможность использования препаратов эхинохрома в качестве эффективных гиполиподимических и антиатерогенных средств (Закирова и др., 1996).

Офтальмология. Другой областью эффективного применения эхинохрома А стала офтальмология (Максимов и др., 1996б). Здесь этот препарат прежде всего был испытан в качестве за-

медлителя процессов пероксидации при ожогах глаз различного происхождения. В результате выполненных исследований сотрудниками кафедры глазных болезней Владивостокского государственного медицинского института была разработана методика лечения ожогов глаз, приоритет которой подтвержден патентами. Было также показано, что под действием эхинохрома А происходит ускоренное рассасывание гемофтальм — кровоизлияний в стекловидное тело, вызванных рядом сосудистых заболеваний или возникших при травматическом поражении глаз (Догадова и др., 1994а, б; Шульгина и др., 1995). Соответствующие исследования, выполненные уже с лекарственной формой «Гистохром 0,02% для офтальмологического применения», показали, что клинический эффект ее воздействия прежде всего зависит от локализации, срока давности и массивности кровоизлияний (Егоров и др., 1999). Так, повышение остроты зрения при рассасывании небольших кровоизлияний в передних отделах стекловидного тела отмечалось в 73,6% случаев. Более массивные кровоизлияния резорбировались с повышением остроты зрения в 46% случаев. Кровоизлияния сроком несколько дней рассасывались полностью или частично с повышением остроты зрения в 64,7% случаев.

При кровоизлиянии в сетчатку давностью 5–7 дней в 27,8% случаев отмечалось повышение остроты зрения до единицы. При давности кровоизлияний более 7 дней острота зрения повысилась на 0,1–0,08 в 43% случаев и на 0,01–0,02 в 57% случаев. На глазном дне отмечались тенденция к уменьшению экссудации и отека, рассасывание кровоизлияний. При лечении гистохромом гифем (кровоизлияний в переднюю камеру глаза) практически у всех больных наблюдалось быстрое снижение степени пропитывания кровью тканей радужной оболочки и задней поверхности роговицы.

С помощью электроретинографии было показано, что гистохром обладает выраженными ретинопротекторными свойствами. При дегенеративных процессах сетчатки и зрительного нерва применение препарата сопровождалось явным улучшением показателей электрофизиологических исследований. Все больные с дистрофическими заболеваниями роговицы отмечали уменьшение болевого синдрома. Наблюдалось уменьшение отека, эпителизация дефектов, а в 60% случаев — повышение остроты зрения.

В целом, результаты клинических исследований показали, что гистохром — достаточно эффективный препарат при пролиферативных процессах, дегенерациях и гемофтальмах различного происхождения. Он оказывает геморезорбционное, ретинопротекторное действие, обладает антиоксидантными свойствами и может быть широко использован в офтальмологической практике при заболеваниях, связанных с нарушением обменных процессов в сетчатке, сосудистой оболочке и роговице, а также для улучшения трофики, уменьшения отека и ускорения эпителизации (Егоров и др., 1999).

Морские ежи — уникальный источник получения новых биологически активных и лекарственных веществ, находящих широкое применение для профилактики ишемической болезни сердца и ее лечения. В ТИБОХ разработана оригинальная технологическая схема комплексной переработки сырья с целью извлечения максимально возможного количества БАВ. При постадийном разделении получены фракции полярных и неполярных липидов, пигментов, жирных кислот, производные эйкозапентаеновой кислоты, комплекс аминокислот, витаминов и др. Эти соединения также могут быть использованы в качестве БАД и при изготовлении лечебно-профилактических напитков (Артюков и др., 1999).

Например, сотрудниками ТИБОХ разработана капсулированная БАД «Золотой рог» (Золотой..., 2000), включающая раствор эхинохрома А в натуральном мёде, предназначенная для профилактических целей и открывающая возможность его использования всеми, кто страдает ранними степенями ишемической болезни или по каким-то показаниям должен застраховать себя от ее проявления. Препарат уменьшает интенсивность процессов перекисного окисления липидов, улучшает функционирование системы антиоксидантной защиты организма в крови и тканях желудка, печени, оказывает цитопротекторное действие на слизистую желудка, снижает уровень холестерина в крови.

Икра морского ежа — весьма специфический продукт. Она не только богата жирами, белками и углеводородами, будучи уникальной, как и любая икра, по гамме биохимических составляющих, но обладает еще одной особенностью, выделяющей ее по специфике усвоения организ-

мом. Человеку, ранее не пробовавшему этот продукт, чтобы привыкнуть к нему, обычно требуются некоторые усилия. Кроме того, существует выраженный и различный для каждого человека достаточно быстро наступающий предел насыщения, по достижении которого возникающая тяга к икре морского ежа ослабевает. Это делает ее совершенно необычным профилактическим средством, потребность в котором регулируется самим организмом. Ядовитых и патогенных химических составляющих икра морского ежа не содержит.

Большую ценность представляют и отходы переработки морского ежа, вполне пригодные к использованию в качестве кормовых добавок в пищу сельскохозяйственным и домашним животным. Так, по данным КамчатНИРО, панцирь ежа включает: карбонат кальция — 83–99%; карбонат магния — 3–14%; белки до — 9%; жиры до — 8%; углеводороды до — 1%. В небольших количествах присутствуют сульфаты кальция, фосфора и алюминия. В виде микроэлементов — железо, магний, стронций, барий, медь, цинк. В отходах из внутренних органов морского ежа обнаружено до 42% белков, 20% — жиров; 5% — гликогена.

Нерестовые и посленерестовые половые продукты рекомендуются для получения соусов, крема икорного, экстрактов биологически активных соединений: комплекса фосфолипидов, каротиноидов, белкового концентрата. При комплексной переработке морских ежей панцирь можно направлять на выработку туков и кормовых минеральных добавок (Лебская и др., 1998).

7.2. Некоторые особенности реализации продукции

Производители используют два способа доставки живого морского ежа из района лова потребителям — в охлажденном виде в водной (1) и воздушной (2) средах. В первом случае ежа транспортируют в танках (пластмасса, нержавеющая сталь) с проточной охлажденной до 4–5 °С морской водой. Срок доставки при этом — до нескольких суток. Во втором случае ежа отправляют чаще всего в специальных ячеистых поддонах, устанавливаемых в теплоизолированные изотермические пенополистироловые контейнеры вместимостью 20–30 кг с размещенными в них блоками аккумуляторов холода, предварительно охлажденными до температуры –40 °С. Второй способ более критичен к скорости транспортировки: необходимо обеспечить доставку товара потребителю в течение 48 ч. Возможна доставка и в контейнерах-рефрижераторах, но это существенно удорожает продукцию. В обоих случаях ежи должны быть свежевыловленными, очищенными от инородных предметов, рассортированными по размерам.

На всех стадиях процесса подготовки продукции к отправке и транспортировке ежи требуют бережного обращения. Особое внимание уделяют контролю температурного режима. Это же касается и отправки свежей икры (Penfold et al., 1996).

Для оптовой поставки, предусматривающей длительную транспортировку, подсушенная икра упаковывается в большие деревянные или, в последнее время, пенополистироловые поддоны с размером полости 32×40×2 см (см. цветная вкладка на стр. 197, рис. 8). Икра укладывается на поддон в один слой. При этом используют различные меры предосторожности для предотвращения смещения икры от ударов и вибраций, иногда, например, прокладки из абсорбента, препятствующие скольжению и разрушению икры. Такие поддоны обычно вмещают около 1 кг икры. До отправки поддоны держат в охлаждаемых помещениях, не допуская непосредственного обдува икры. До и во время транспортировки их охлаждают до –4 °С. Перед отгрузкой малые деревянные подносы помещают в теплоизолированные маркированные картонные коробки по 50–54 штук. Оптовые поддоны-контейнеры также укладываются в подобные коробки приблизительно по 8–9 штук в каждую. Перед отгрузкой в коробки добавляется сухой лед — приблизительно по 1,4 кг на коробку зимой и в два раза больше летом. В Японии икру переупаковывают в соответствии с традициями японской кухни (Kato, Schroeter, 1985).

Сейчас предпочтительный метод для оптового экспорта свежей икры на японские аукционные рынки Токио и Осаки — «liquid bulk pack» [заполненная жидкостью оптовая тара]. В этом случае очищенная и подсушенная икра пакуется по 2 кг в запечатанные пластиковые контейнеры с небольшим количеством 2% рассола. В Японии икра переупаковывается на подносы и отправляется на аукцион (Penfold et al., 1996). Близость рынков и возможность использования квалифи-

цированного труда гарантировали, что переупаковка будет выгодной. Раньше препятствиями были необходимость дополнительного времени и то, что на стоимость продукта должна была накладываться и стоимость переупаковки. Поэтому в 1980-е годы свежая икра красных ежей отправлялась в Японию прежде всего на деревянных подносах, и только в относительно небольших количествах упаковывалась в оптовые поддоны. Ассортимент продаваемой продукции в значительной степени определяется текущими ценами, а также тем, что икра, упакованная на деревянные подносы, дает более высокую прибыль.

Для покупателя очень важно внешнее оформление предлагаемой продукции (японцы «едят глазами»). Дольки икры сортируются по цвету. Очень большие дольки либо идут в продукцию более низкого качества, либо делятся на кусочки и помещаются на дно поддона. Яркая желтая икра исторически считалась в Токио икрой наивысшего качества, хотя покупатели в других районах Японии предпочитают ярко-оранжевую. Только в 1970-х годах в Токио оранжевая икра по цене уравнялась с желтой. Подносы, использовавшиеся для японского рынка, 20–30 лет назад зарубежные производители икры привозили из Японии: нужно было применять только специальные сорта древесины, так как считалось, что они придают икре определенный аромат. Предпочтение при этом отдавалось дереву кири (*Paulownia tomentosa*). Сейчас используют различные сорта древесины, включая кедр. Одна из фирм Лос-Анджелеса производит почти все деревянные подносы, используемые американской промышленностью, работающей на японский рынок (Kato, Schroeter, 1985).

Большая часть икры морских ежей, добываемых в Калифорнии, Вашингтоне и Орегоне, доставляется в Японию морем. Некоторая часть ежа из штатов Вашингтон и Орегон в целом виде отправляется на переработку в Канаду, а уже оттуда икру отправляют в Японию. Морской еж из штатов Мэн и Аляска или отправляется в целом виде в Японию, где икру извлекают и упаковывают, или перерабатывается на месте (Sea urchins..., 1995). При этом, хотя основная масса добываемой в США икры экспортируется, все больше свежего продукта реализуется местной торговлей. Для продажи используют небольшие деревянные и пластиковые «устричные» подносы, разделенные перегородками на 5–10 секций и вмещающие 100 или 200 г икры. Местным оптовым потребителям икра доставляется судами в теплоизолированной таре с сухим льдом, подобно тому, как это делается при дальних морских перевозках. Если расстояния позволяют, то используют автомобильный или авиационный транспорт (Kato, Schroeter, 1985).

Так как свежая икра — чрезвычайно скоропортящийся продукт; время перевозки является критическим для обеспечения качества. Однако исследования показывают, что влияние фактора времени оказывается менее существенным, если соблюдаются оптимальные условия хранения. Основное — собрать качественную икру. В то же время, поскольку японские рестораны дорого платят за гонады, они требуют поставки очень свежих продуктов. Это означает, что гонады должны быть приготовлены в ресторане в течение нескольких дней после изъятия ежа из моря. Поэтому при добыче, например, в США продукт должен быть немедленно доставлен в международный аэропорт (Сиэтл или Анкоридж), что ограничивает огромные прибрежные районы от возможности поставок на рынок Японии (The fishery..., 1976).

Время от времени свежую икру пересылают даже с пассажирскими рейсами. По прибытии в Японию груз разгружают в пределах от 30 мин. до часа. От одного до двух часов необходимо для прохождения таможенного контроля. Обычно требуется 6–7 часов после прибытия, прежде чем груз будет передан оптовым покупателям. Таким образом, товар станет доступным для продажи с аукциона не в день прибытия, а только в ближайший рабочий день (Sea urchins..., 1995).

Пригодными для коммерческого сбора являются многие виды, но больше всего ценится *S. pulcherrimus*, он самый дорогой. Цвет его гонад изменяется от желтого до ярко-оранжевого. *S. intermedius* и *S. franciskanus* также достаточно дороги. Последний ценится, в частности, за свой размер (он самый крупный) и высокий гонадный индекс, обеспечивающий высокий выход икры. Размер гонад, как уже упоминалось, зависит главным образом от состава пищи в местах обитания. Влияющими факторами являются стадия зрелости, сезон и т. д. Мужские и женские гонады трудноразличимы и пользуются спросом на равных.

Обычно импортируемая в Японию соленая икра доставляется в расфасовке по 10 кг в проложенных полиэтиленом деревянных ящиках в виде полуфабрикатов. Содержание соли и спирта в них

варьирует в зависимости от производителей и экспортирующих стран в диапазоне 7–10 и 5–7%, соответственно. Полуфабрикаты затем используются японскими производителями для выпуска ферментированных продуктов в баночках. Для этого их сортируют по разным признакам, перемешивают в автоматических мешалках, сдабривают специями и фасуют.

Средние цены: свежая или охлажденная икра — 4921,5 яп. йен за килограмм; замороженная икра — 1790,2 яп. йен за килограмм; соленая или в рассоле — 2183,9 яп. йен за килограмм.

Из менее качественной икры делаются приправы. Японские перерабатывающие компании впервые представили пасту из морского ежа в Европу в l969 г. Сейчас подобные продукты хорошо расходятся во Франции, Испании, Италии и Германии.

Если икра приготавливается для продажи на лондонском рынке и предназначается для сушибаров, то ее необходимо упаковывать порциями по 200 г на деревянных подносах. Кроме того, здесь может быть спрос на икру, упакованную по 100 г в пластиковые мини-паки для розничной продажи на специализированном «японском» рынке.

Совершенно естественно, что японский рынок — самый разборчивый. Во время пробной продажи, проводившейся в 1995 г., образцы *Echinus escukentus* (обыкновенный морской еж) из Шотландии выставлялись в Японии для определения их пригодности для рынка. Дегустация показала, что икра имела высокое качество, удовлетворяла всем критериям, кроме одного, и была даже признана превосходящей по вкусу чилийскую. Единственным ее недостатком был цвет (икра самого высокого качества была оценена по цвету как бледно-розовато-желтая, а не оранжевая), что сразу переводило ее в категорию «Grade B», делающую экспорт невыгодным. Для устранения этого дефекта были даже проведены исследования по воздействию на цвет гонад модификацией питания, однако они не привели к желаемому результату (Penfold et al., 1996). Все это нужно учитывать рыбакам, переработчикам и экспортерам.

Более подробно об истории развития мирового рынка икры морского ежа и его особенностях можно узнать из работ зарубежных авторов (например: Fisheries..., 1976; Kato, Schroeter, 1985; и др.).

7.3. Технология пищевой переработки

7.3.1. Предварительная подготовка сырья

Для оценки кондиционного ежа используют гонадный индекс, который представляет собой процентное содержание икры в морском еже от общей массы ежа. Определение гонадного индекса ведется по следующей методике.

Из общей массы неразделанных морских ежей производят случайную выборку образцов, которые взвешиваются, затем раскалываются для выемки икры. Икра визуально, по цветам, сортируется на три сорта:

1-й сорт — желтая и красновато-желтая икра;

2-й сорт — серая икра различных оттенков;

3-й сорт — черная и коричневая икра, икра с молоками, мелкие гонады.

Полученные образцы икры взвешиваются по трем сортам, затем определяется гонадный индекс (G %) по формуле:

$$G = (m_г \times 100) / m_{e,}$$

где m_e и $m_г$ — масса ежа и масса икры соответственно, г.

Затем определяют коэффициент стоимости (К) икры по сортам следующим образом: 1-й сорт: $К_1 = 1{,}0$; 2-й сорт: $К_2 = 0{,}5$; 3-й сорт: $К_3 = 0{,}0$, т. к. эта икра не имеет потребительского сбыта.

После этого определяют гонадный индекс партии в пересчете на один сорт по формуле:

$$G_п = G_1 \times K_1 + G_2 \times K_2 + G_3 \times K_3.$$

После оценки гонадного индекса партии морских ежей отправляют на переработку.

Разделка морского ежа — достаточно трудоемкая, требующая времени и определенного навыка операция. Прежде всего, его панцирь необходимо разделить на две части, открыв доступ к гонадам, находящимся на внутренней стороне верхней его части. Эту операцию обычно выполняют вручную, либо разламывая панцирь ежа в вертикальной плоскости вдоль перфорированных амбулакральных секций, либо разбивая в горизонтальной плоскости (рис. 7.3.1.1). В первом слу-

чае можно воспользоваться достаточно длинным ножом или специальными щипцами с губками, раскрывающимися при сжатии рукояток. И нож и губки щипцов вводятся в полость ежа через перистомальную мембрану зоны ротового отверстия в нижней части панциря. Во втором случае нож должен быть достаточно тяжелым и острым, а удар точным и резким. Для упрощения операции можно использовать различные приспособления, типа приведенного на рисунке 7.3.1.2, позволяющие зафиксировать ежа и обеспечить направление скола.

Для обеспечения качества продукции перед разрушением панциря можно добавить операцию механического удаления игл. На японских предприятиях это делается перекатыванием ежей в бамбуковых корзинах с достаточно редким переплетением. Другой вариант — предварительно удалить ротовую часть, также при разрушении дающую посторонние частицы, а затем расширить отверстие и извлечь гонады. Оба приема можно совместить и в одном технологическом процессе (Kramer, Nordin, 1979).

Расколотый еж передается «ложечникам». С помощью специальных небольших ложечек или шпателей они аккуратно вынимают гонады из панциря и помещают их на ячеистый пластиковый поддон с перфорированным дном или дуршлаг с пластиковой или металлической сеткой. Икра ополаскивается в холодной соленой воде, чтобы удалить частички внутренностей, игл и панциря, попавших на поверхность гонад в момент раскалывания. Кроме того, такая промывка несколько упрочняет сами гонады (см. цветная вкладка на стр. 198, рис. 9).

Затем поддон перемещают в другую ванну, также заполненную охлажденной водой, где гонады легкими щипками большого и указательного пальца разрываются на отдельные дольки. Окончательная очистка от кусочков панциря и мягких мембран производится с помощью пинцетов или небольших вилочек. Это весьма ответственная операция, так как на блок продукта при оптовой продаже может быть пропущено не более нескольких кусочков панциря. Обычно их количе-

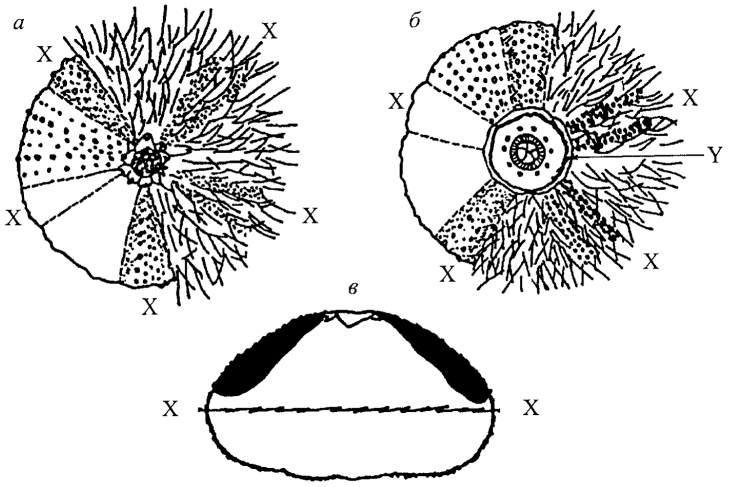


Рис. 7.3.1.1. Схемы разделки морского ежа (по: Kramer, Nordin, 1979): *а* — разрубить панцирь вдоль секций X; *б* — разрезать мембрану по линии Y и разломать панцирь щипцами вдоль направлений X; *в* — разрубить панцирь по сечению X–X тяжелым ножом

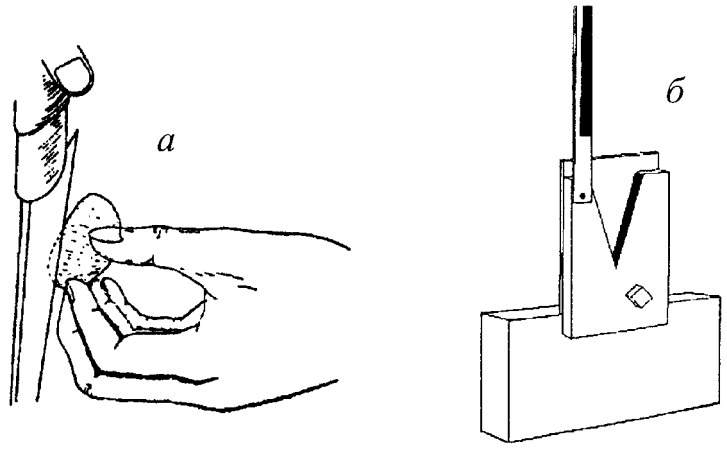


Рис. 7.3.1.2. Разделка ежа: *а* — «классическая», с помощью тяжелого ножа (Кинтаро-Кимура, 1939); *б* — с помощью ножа с фиксирующим приспособлением (по: Kramer, Nordin, 1979)

ство оговаривается с покупателем заранее (The fishery..., 1976; Singh, 1990). Переработку ведут в специально подготовленных помещениях или в полевых условиях, под навесами, защищающими от прямого нагрева продукции лучами солнца и от непогоды.

Важный элемент организации производства — обеспечение требования санитарии: икра морского ежа, которую обычно продают в свежем виде, может легко подвергаться заражению бактериями и грибами. Для нейтрализации бактерий некоторые производители на всех стадиях процесса используют воду, обработанную ультрафиолетом, а для санитарной обработки помещений применяют различные дезинфицирующие средства. Это может быть, например, хлорамин, получаемый здесь же из морской воды электролизом. Также, особенно летом, важна надежная работа холодильного оборудования.

После выемки из панциря, промывки и обсушивания, к икре, перед дальнейшей обработкой, предъявляются очень высокие требования. При оценке качества икры учитываются следующие показатели: степень свежести, цвет, консистенция, размер и форма ястыков, вкус и запах.

При оценке свежести, наиболее ценной считается икра, полученная при переработке живого ежа. Далее оценка зависит от срока хранения сырца до переработки, который не должен превышать трех суток хранения на воздухе, при температуре 2–5 °С.

Ястыки отличаются цветом, и при их оценке используются специальные приспособления и таблицы (Лепская, Задорожный, 1998; Mottet, 1976). Цвет икры весьма близко связан с содержанием в ней жира. В свою очередь, содержание жира определяет как долго может храниться готовый продукт. На рисунке 10 (цветная вкладка на стр. 198) представлена таблица цветовых оттенков ястыков икры морских ежей.

Наиболее предпочтительными являются оттенки ярко-желтого, оранжевого и розового цветов — это 1-й сорт. Икра желто-серого цвета и его тонов — 2-й сорт, коричневая и черная икра — 3-й сорт. Следует отметить, однако, что цветовые стандарты могут варьировать в разных провинциях Японии, также как и у разных торговых фирм. Лучшее решение этой проблемы — укладка на один лоток икры приблизительно одного цвета и размера.

Ястыки должны быть плотные и упругие, без посторонних включений и повреждений. По консистенции ястыки должны быть упругими, сочными и обладать однородной структурой.

Ястыки должны иметь четко выраженную форму, т. е. не расползаться и не быть слишком больших или маленьких размеров. Наибольшим спросом пользуются ястыки размером 4–5 см.

По вкусу икра морских ежей сладковатая, напоминает яичный желток со слабым привкусом йода. Запах икры напоминает запах свежего огурца.

Вся последующая переработка зависит от вида выпускаемой продукции (рис. 7.3.1.3). Наиболее качественная икра идет на производство свежей, соленой и замороженной продукции. Из менее качественной икры в Японии делаются различные смесевые продукты и приправы. Извлеченная икра также может упаковываться в банки в 95%-м спирте и соли. В результате этого процесса (особенно для «bafun uni» — икры различных видов морских ежей из Калифорнии, включая и зеленого ежа) получается ярко оранжевый «клейкий» продукт. Поврежденная икра, ее кусочки и икра некондиционного цвета смешиваются с солью, приправами, крахмалом и искусственными красителями для производства пасты, которая упаковывается в банки.

На таких операциях, как тщательная зачистка, сортировка и упаковка труд стоит достаточно дорого. Поэтому многие переработчики всячески усовершенствуют методы оптовой упаковки, что не только позволяет производителю снижать затраты на оплату труда, но экономить на поддонах (пластиковые вместо предпочитаемых в Японии при розничной торговле деревянных), одновременно снижая стоимость перевозки, потому что пластиковые поддоны значительно легче и требуется их меньше. После доставки в Японию икра переупаковывается в традиционную тару и реализуется по обычным каналам. Делалось несколько попыток перерабатывать икру прямо на борту судов в море. Принципиальные преимущества этого — близость к запасам ежа, наличие чистой морской воды и простота избавления от отходов. Но на судах в течение длительных периодов путины приходится содержать значительное количество дополнительного персонала, что, по-видимому, экономически не оправдано (Kato, Schroeter, 1985).

Затраты на переработку морского ежа определяются, главным образом, производительностью труда переработчиков. Эксперименты, выполненные в Ньюфаундленде (Канада), показали,

что при переработке икры средняя производительность составляет 0,555 кг на человека в час. Отчеты же японских специалистов свидетельствуют, что там нормой считается 1,0 кг на человека в час (Newfoundland..., 1990).



Рис. 7.3.1.3. Схема обобщенного техпроцесса переработки морского ежа (по: Ramachandran, Terushige, 1991)

7.3.2. Пищевые продукты из гонад

Из гонад морского ежа получают свежие и переработанные продукты. Во многих странах в продаже можно найти неразделанного ежа, свежую, соленую, тушеную икру, различные смесевые и даже сушеные продукты, а также кулинарные изделия с икрой в качестве основного вкусового компонента.

Свежие морские ежи и гонады почти никогда не продаются в розницу на рыбных рынках. В Японии, а также в США, наибольшее количество их закупается традиционными японскими ресторанами, где имеются суши-бары и подаются в основном свежие морепродукты. Суши (sushi, в японской транскрипции суси) — термин, обозначающий различные японские блюда, включающие сырые морепродукты, рис, приправленный солью, сахаром и уксусом, декорированные морскими растениями. Икра морских ежей часто выставляется на подносах, поставляемых переработчиками.

Рис для блюд суши, как правило, сервируют различными закусками, чаще всего из морепродуктов. Все закуски, имеющиеся в наличии в ресторане, в суши-барах эффектно выкладывают па холодильных прилавках с таким расчетом, чтобы покупатель, сидящий прямо перед ними, мог выбрать и съесть именно то, что видит своими глазами. Он дает стоящему за прилавком повару свой заказ и тот тут же делает две овальных подушечки (4×2 см) из заранее приготовленного риса, а затем сервирует их необходимым образом (Kato, Schroeter, 1985).

Проще всего на рисовую подушечку положить кусочки сырой рыбы или моллюска. Гонады же морского ежа весьма нежны и требуют какого-то дополнительного крепления. Поэтому подушечки для них прежде всего заворачивают в готовые к употреблению водоросли, а дольки гонад кладут поверх риса внутрь водорослевого кокона. Морской еж — одна из самых дорогих закусок,

и стоит в суши-баре около 200 иен за две чайных ложки гонад. Это примерно в 4 раза больше, чем придется заплатить за закуску из креветки или осьминога.

На японском рынке можно найти несколько сортов икры морских ежей. Критерии градации по сортам основываются на ее качестве. При оценке качества во внимание принимается все: размеры долек и форма гонад, цвет, вкус, консистенция, степень свежести (временной фактор), страна-производитель, вид упаковки. Производитель, цвет и степень свежести являются, по всей вероятности, наиболее важными факторами, определяющими цену в том случае, если продукт соответствует требуемым стандартам. Икра высшего качества соответствует категории «Grade A» (Penfold et al., 1996).

При продаже в свежем виде наибольшим спросом пользуется чистая ярко-желтая или оранжевая икра. В дополнение к хорошему цвету и внешнему виду, икра самого лучшего качества должна быть плотной, иметь не слишком крупные дольки (4–5 см), на ее поверхности не должно быть белых выделений. Первосортную икру используют для получения продукции высшего качества, приносящей наибольший доход, а из поврежденных гонад, икры со значительными погрешностями в окраске или чрезмерно подсохшей делают продукцию более низкого качества. Для оценки цвета икры калифорнийскими производителями, например, используется до восьми допустимых градаций цвета. Для соленой икры предпочтителен оранжевый цвет, соответствующий цвету высококачественной фасованной соленой икры, производимой в самой Японии. Соленую икру обычно производят летом, когда цены на свежую продукцию в Японии наиболее низкие (Kato, Schroeter, 1985).

Для суши-баров Японии свежие гонады раскладывают на небольших деревянных подносах вместимостью от 170 до 350 г. Иногда используют и более мелкие подносы, вмещающие 100, 50 или 30 г. Стандартный поднос имеет внутренние размеры 8,6×16×1,2 см и снабжен дренажем для удаления избытка влаги.

Предприятия, занимающиеся добычей и переработкой морского ежа, обычно ориентируются на тот или иной способ переработки в зависимости от имеющегося уровня оснащения, возможностей вложения средств, потребностей и близости рынка и т. п. Можно выделить три градации затрат на организацию соответствующего производства. Наименьших вложений требует выпуск на рынок живого ежа, затрат среднего уровня — выпуск пищевых продуктов и, наконец, наибольших — выпуск продуктов высоких технологий, к которым относится производство лекарственных препаратов. Крупные производители обычно выпускают несколько видов продукции, но на рынке наибольшим спросом пользуется икра в свежем, а не в консервированном виде. Это связано с вековыми традициями японской кухни, открывшей для мира потребление этих продуктов. При этом используются различные методы упаковки, также соответствующие вкусам потребителей, и достаточно «мягкая» химическая обработка, необходимая для увеличения сроков хранения, улучшения внешнего вида и консистенции икры.

Отметим, что под консервированием пищевых продуктов обычно понимают любую обработку, позволяющую обеспечить хранение продуктов в течение достаточно длительного времени при определенных для каждого вида обработки условиях. Под это определение подпадают замораживание, различные виды стерилизации, в т. ч. термическая, сушка, соление, маринование и засолка (соление в рассоле). При этом за счет воздействия физических и химических факторов в продукте производится либо уничтожение микробов и некоторых ферментов, вызывающих порчу продукта, либо создаются неблагоприятные условия для их развития или проявления активности. В случае с икрой замораживание может быть вынесено за рамки консервирования в связи с тем, что используется оно в основном как технологическая операция для временной консервации продукта, продаваемого затем в качестве свежего или поступающего на дальнейшую переработку. Продают ежа и в неразделанном виде.

Свежие высококачественные гонады имеют четко выраженную форму, пупырчатую поверхность, отличаются градациями цвета (ярко-желтый, ярко-оранжевый, розоватый, красновато-оранжевый — высшее качество, и коричневатый различных тонов — более низкое качество), обладают однородной структурой, по консистенции напоминая мягкую пасту (Лебская и др., 1998). Гонады обоих полов одинаково ценны, различаются только при микроскопическом исследовании, поэтому «икра морского ежа», или по-японски «уни» — обобщенное понятие.

Соль используется для консервации с незапамятных времен и поэтому существует много способов соления гонад, применяемых как при промышленной переработке, так и в домашней практике. Выше уже упоминалось, что наиболее высококачественные гонады идут в реализацию в свежем виде, но это не означает, что для производства соленых гонад используют только сырье низкого качества: качественные соленые гонады также пользуются спросом на рынке. Отметим, что на российском рынке из-за отсутствия или неразвитости сети японских ресторанов с барами суши, именно они и являются основным продуктом. В таблице 7.3.2 приведены характерные японские наименования различных продуктов из икры морских ежей.

Здесь использованы наиболее часто встречающиеся в литературе наименования, однако во многих районах Японии существуют аналоги описанных продуктов, отличающиеся только местными названиями. Известен, например, аналог Neri Uni — Echizen uni, производимый в префектуре Фукуи, первое упоминание о котором относится к 1600-м годам. Есть почти двойник и у Yaki Uni — это популярное местное блюдо Kaiyaki Uni, подаваемое в преф. Фукусима и Ивате на раковинах двустворки *Pseudocardium sybillae* или халиотиса *Haliolis hannai.* Встречаются и обратные заимствования: популярный Bafun Uni, хорошо перемешанная соленая икра из Калифорнии — аналог Shimonoseki Uni, производимой в префектуре Ямагути с 1800-х годов (Taki, Higashida, 1964; Kan, 1968).

Ниже описываются особенности приготовления разных пищевых продуктов.

Свежая икра. Икру сортируют по цвету, отдавая предпочтение долькам размером от 4 до 5 см. Цвет икры тесно связан с содержанием жира, а последнее определяет длительность хранения икры. Более предпочтительные цвета — от ярко-желтого до ярко-оранжевого. Красновато-оранжевый цвет также принимается хорошо, но имеет более высокое содержание жира и не обладает столь же долгим сроком хранения при одинаковой обработке. Некоторые фирмы практикуют упаковку икры более низкого сорта с икрой наилучшего качества.

Предпродажная подготовка свежей икры включает придание ей упругости, что одновременно позволяет предотвратить излишнюю потерю влаги, подсушивание, сортировку по цвету, размеру и внешнему виду, укладку ровными рядами в небольшие деревянные (пенополистироловые) подносы или контейнеры (см. цветная вкладка на стр. 197, рис. 8). Подносы делаются таким образом, чтобы их можно было поставить один на другой, обеспечивая циркуляцию воздуха.

Таблица 7.3.2. Русские и японские названия характерных продуктов из гонад морского ежа (латинская и русская транскрипции)

Наименование продукта	Транскрипции		Примечания
	Латинская	Русская	
Свежая икра	Uni;NamaUni	уни; нама уни	
Замороженная икра	Reito Uni	рэйто уни	
Соленая икра	Shio Uni	(сио) уни	«Классическая» соленая икра
	Shimonoseki Uni	симоносэки уни	Растертая соленая икра с добавлением спирта «спиртовый морской еж»
	Mizu Uni	мидзу уни	Жидкая ферментированная икра (водянистый морской еж)
	Doro Uni	доро уни	Пастообразная ферментированная икра
	Neri Uni	нэри уни	Тестообразная ферментированная икра
Продукты горячего приготовления	Tsubu Uni	цубу уни	Текстурированная ферментированная икра
	Mushi Uni	муси уни	Паровая икра
	Yaki Uni	яки уни	Печеная икра
Смесевые продукты	Uni Aemono	уни аэмоно	Собирательное название, включающее различные продукты, как правило, из соленой икры с различными добавками

Для придания упругости икру после промывки в тех же поддонах подвергают принятой в пищевой промышленности процедуре — помещают в емкости, заполненные охлажденным раствором алюмокалиевых квасцов $KAl(SO_4)_2$. Используемая концентрация раствора по квасцам не должна превышаеть 2% (обычно варьирует от 0,4 до 0,7%). Передержка в растворе квасцов (особенно вероятная при концентрации более 1%) может привести к появлению горьковатого привкуса. Известны успешные попытки заменить квасцы солями лимонной кислоты и фосфорнокислым натрием. Часто для сохранения качества икры в упрочняющий раствор в качестве консерванта добавляют сорбат калия и бензоат натрия в суммарном количестве по массе не более 0,1% (Kramer, Nordin, 1979). Для приготовления раствора используется морская вода, примерно в 1,5 раза разбавленная пресной (до концентрации соли 2,5%). Концентрация и время обработки зависят от начального состояния гонад, а выдерживают их в растворе до тех пор, пока икра не станет упругой. Время обработки колеблется от 15 минут до 1 часа. Подсушивают икру после извлечения из квасцов, оставляя на поддонах на стеллажах в охлаждаемом помещении (или шкафу) при температуре не выше 5 °С. При этом важно, чтобы икра во избежание пересыхания поверхностного слоя не обдувалась потоком воздуха ни в процессе, ни после подсушивания. На завершающей стадии подсушивания непосредственно перед укладкой на подносы икру промокают, прокладывая несколько раз сменяемую чистую хорошо впитывающую ткань, например, марлю (Kato, 1972; Penfold et al., 1996).

Замороженная икра. Свежая икра морских ежей пользуется в Японии наибольшим спросом. При этом одна из главных проблем торговли ею — обеспечение реализации в ресторанах и барах в течение не более трех суток с момента извлечения. Поэтому перед специалистами встала задача увеличения времени хранения икры до требуемого по условиям доставки потребителю. Единственно возможной при этом стала доставка икры в замороженном виде, но и при этом возникал ряд проблем.

Встала необходимость разработки такой технологии замораживания, при которой продукт не терял бы своих вкусовых и органолептических качеств. Последнее возможно в связи с тем, что как при замораживании, так и при дефростации существует опасность разрушения гонад с их последующим разжижением; кроме того, в процессе замораживания и хранения в продукте возможны химические изменения, в результате чего образуются кетоны и альдегиды, определяющие появление специфического запаха и горьковатого привкуса.

Проведенные специалистами Японии и США исследования показали, что гонады менее разжижались, когда они дефростировались при частичном предварительном удалении летучих компонентов, быстром замораживании и медленной дефростации. Таким образом, при подготовке икры к замораживанию необходимо предварительно удалить из нее избыточную влагу, а затем быстро заморозить при низкой (до –30 °С) температуре. Для лучшей сохранности икру необходимо глазировать, например, погружением в воду или опрыскиванием, хранить при низких (примерно –18 °С) температурах, а перед дефростацией путем лиофилизации удалять глазурь. Саму дефростацию надо вести достаточно медленно при температуре 5–10 °С.

При этом надо помнить, что конвекционное замораживание разрушает зернистую консистенцию икры, делая ее мягкой. Первую и вторую процедуры можно объединить, используя замораживание в вакууме. Так, Furunaga (1974) описал метод с использованием вакуумной морозильной установки, позволяющей при разрежении в 0,1 торр в течение всего процесса замораживания экстрагировать из икры до 1% жидкости. Такая обработка требует наличия достаточно сложного оборудования. Несколько упростить процесс можно за счет предварительного обезвоживания путем непродолжительного (10–15 мин.) вымачивания икры в 5% растворе соли с последующим подсушиванием адсорбирующими влагу материалами (The fishery..., 1976; Kramer, Nording, 1979). В процессе хранения и особенно транспортировки необходимо выдерживать установленный термический режим, постоянно контролировать температуру, ни в коем случае не допуская размораживания продукта.

Икру в замороженном виде выпускают как для непосредственной продажи в размороженном виде, так и для последующей переработки (засола и т. п.). В первом случае используется только икра по всем показателям высшего качества (цвет, размер, степень свежести), во втором — менее качественная. В первом случае ее сразу укладывают на стандартные деревянные подносы,

во втором — на более вместительные пластиковые поддоны для оптовой продажи. Для замораживания подносы и поддоны вставляют в специальные пластмассовые контейнеры и помещают в морозильную камеру с требуемой температурой. Затем контейнеры запаковывают в маркированные теплоизолированные картонные коробки, закатывают в полиэтиленовую пленку и отправляют на хранение в холодильник, откуда их по мере надобности отправляют потребителям. Перед продажей икру размораживают и продают в течение суток. Нереализованная икра поступает на переработку.

Соленая икра. Воздействие соли оказывает на гонады двойной эффект. С одной стороны, оно вызывает удаление части жидкости и обеспечивает ее содержание в конечном продукте на определенном уровне (поддерживает баланс между содержанием соли и жидкости в конечном продукте). С другой — регулирует ход процессов ферментации. При недостатке соли продукт портится, но при ее избытке невозможно достичь требуемого вкуса, обеспечиваемого ферментацией. Вообще, те продукты, в которых соли минимум, имеют лучший вкус. Поэтому при выборе параметров соления технологи подбирают тот минимум, который не только гарантирует сохранность продукта в заданных условиях, но и обеспечивает нужные вкусовые качества.

Количество соли, добавляемой к свежим гонадам при получении различных продуктов, может варьировать от 5 до 40% по массе, причем соль может смешиваться с ними непосредственно в твердом виде или использоваться в рассолах (The fishery..., 1976). Более «крутую» засолку чаще используют в условиях, когда нет возможности обеспечить температурный режим хранения более ценного малосольного продукта. В качестве дополнительного консерванта для приготовления продуктов с пониженным содержанием соли может использоваться 96% этиловый спирт.

Способы засаливания отличаются в зависимости от требований покупателей, особенностей и ноу-хау технологий, используемых производителями. Классическая Shio Uni приготовляется в следующей последовательности (Таникава, 1975; Kato, Schroeter, 1985):

– на проволочную решетку поддона накладывается слой марли;

– на марлю помещается слой предварительно подсушенной икры и полностью равномерно засыпается солью в количестве примерно 25% от массы взятой икры;

– сверху накладываются последующие слои икры и соли, иногда перемежающиеся марлевыми прокладками. Это делается до тех пор, пока общая толщина не достигнет 5 см;

– икре дают вылежаться в течение нескольких часов или ночи; при этом вместе с избыточной солью удаляется около 40–50% влаги, а соленость самой икры увеличивается до 10–15%.

– соленая икра перекладывается и пакуется в выстланные пластиком фирменные деревянные бочонки или в пластиковые контейнеры, иногда с добавлением до 15% по массе гонад (без учета впитавшейся соли!) 95–99% этилового спирта. Спирт добавляется в минимальном количестве, так как сообщает икре специфический привкус.

При обработке с добавлением спирта удается получить продукт с содержанием соли примерно 5–7%. Спирт обычно смешивается с икрой после того, как икра отдаст воду (1–2 ч после засаливания). Срок годности продукта зависит от содержания влаги, соли и спирта. Продукт, включающий 50% влаги, 10% соли и 7% спирта, имеет срок реализации 3–5 мес. При снижении количества соли и добавлении спирта продукт приходится хранить и фасовать при низких температурах (Ramachandran, Terushige, 1991).

Альтернативный продукт — малосольная икра, приготавливаемая с добавлением меньшего количества соли (10–15% вместо 25%) без добавления спирта. Для обеспечения ее хранения требуется замораживание. При условии использования икры хорошего качества и соблюдения режима хранения подобный продукт приносит наивысший доход.

У большинства продуктов выделившаяся из гонад в процессе переработки вода высушивается (удаляется). Исключением является Mizu Uni [*водянистый морской еж*]. Он изначально отличается не лучшим для подсушенных гонад содержанием жидкости, что и влияет на вид получаемого продукта. Некоторые продукты могут содержать 45% влаги, в то время как другие — 56%. Однако для каждого специфического продукта содержание влаги является критическим параметром: в свежих необработанных гонадах оно влияет на то, сколько потребуется соли, а в подсушенных — на то, сколько потребуется спирта и других добавок. В случае, если в готовом продукте содержится слишком большое по отношению к добавкам количество влаги, она будет

из него выделяться. При заниженном количестве влаги может нарушиться текстура продукта. Диапазон приемлемого содержания влаги, при котором подобных проблем не возникает, составляет всего 4–6%. Для того, чтобы получить стойкие результаты, оптимальное содержание влаги технологи определяют опытным путем (The fishery..., 1976).

После смешения гонад и консервантов продукт должен быть сразу же закупорен в стеклянные или деревянные емкости. Если количество соли, спирта и жидкости соответствовало оптимуму, то аромат в результате процессов ферментации, достигаемый при определенном сроке хранения, будет, как правило, приемлемым. Однако продукт может испортиться, если консерванты были недостаточно хорошо перемешаны с гонадами или в толще продукта остались пузырьки воздуха.

Видоизменяя процесс соления, из икры морских ежей получают другие пользующиеся, по большей части в самой Японии, спросом соленые продукты. Так, уже упоминавшаяся Mizu Uni [*жидкая ферментированная икра*] приготавливается без начального подсушивания и без разделения ястыков на дольки путем добавления соли к каждому слою икры, сразу укладываемой на дно деревянного или пластмассового бочонка (Таникава, 1975). Общее количество добавляемой соли составляет 30–40% от массы икры. Заполненный доверху бочонок плотно закрывается крышкой и для ферментации оставляется храниться в прохладном месте. После достижения требуемого вкуса и аромата продукт переносится в более холодное хранилище.

Для приготовления Doro Uni [*пастообразная ферментированная икра*] очищенную икру морского ежа прежде всего промывают на поддоне с 6–9% раствором спирта, разделяют на дольки, обсушивают, а затем смешивают с 25–30% соли. Как и в первом случае, выделяющейся жидкости не дают стечь или подсохнуть, однако из-за того, что ее начальное количество было значительно более низким, продукт получается более консистентным. Смесь оставляется в прохладном месте. В Японии наилучшим сырьем для приготовления этого продукта считается *S. intermedius*, но может использоваться и *S. franciscanus* (Таникава, 1975; Ramachandran, Terushige, 1991).

Используются различные пищевые добавки и красители, улучшающие потребительские качества продукции. Добавляться они могут как до, так и после окончания процесса ферментации. Обычные пищевые добавки — глютаминат натрия, сладкое сакэ (mirim), осадок саке, сахар, крахмал. Предпочитаемый цвет продуктов — оранжевый, поэтому большинство их, и получаемое из разных сортов икры, для достижения желаемого цвета нуждается в пищевых красителях.

Два наиболее известных покупателям на рынке Японии соленых ферментированных продукта — Neri Uni и Tsubu Uni. Первый представляет собой тестообразную ферментированную икру. Для приготовления Neri Uni лучшим сырьем считается *S. intermedius*. Очищенную и подсушенную икру раскладывают на обвалочном столе, предварительно обсыпанном солью. Затем икру с помощью бамбуковой лопаточки равномерно покрывают солью. Количество соли различно и зависит от качества и степени свежести гонад, сезона добычи морского ежа. Обычно оно варьирует в пределах 20–30% от массы икры. Посоленной икре дают возможность обсохнуть на бамбуковых матах в течение нескольких часов. Подсушенную икру упаковывают в бочонки или сосуды с плотно закрывающейся крышкой. Затем просоленную икру перемешивают вручную с помощью бамбукового шпателя или электрической мешалки.

В процессе приготовления Neri Uni используются только японские материалы. Продукт сдабривают специями — сладкое сакэ, сахар и продолжают ферментацию уже в закрытых сосудах. По ее окончании продукт фасуют в стеклянные банки различной вместимости (Таникава, 1975; Ramachandran, Terushige, 1991). По сходной технологии в преф. Фукуи приготавливается еще один дорогой ферментированный японский деликатес — Uni Shiokara [уни сиокара], отличающийся более глубокой степенью ферментации и экспортируемый Японией во многие страны (Кинтаро-Кимура, 1939; Ramachandran, Terushige, 1991).

Tsubu Uni по вкусу весьма схожа с Neri Uni, однако отличается консистенцией. После внесения консервантов и специй за счет неполного разрушения гонад продукт получает оригинальную неоднородную текстуру в виде небольших комочков. Tsubu Uni, в отличие от сиокары, не может быть приготовлена из мягких гонад, так как в этом случае при перемешивании они полностью разрушаются.

Neri Uni и Tsubu Uni выпускаются, например, крупной японской фирмой Ogava Sea Urchin Company (г. Симоносеки). Производимая этой фирмой Nery Uni содержит 75% соленых гонад, 5% соли, спирт, сахар, а также приправы и красители; в 1975 г. баночка, содержащая 60 г, в розничной торговле продавалась за 256 иен (6,17 долл. США за фунт). Tsubu Uni содержит 90% соленых гонад и стоит значительно дороже Neri Uni: 60-граммовая баночка в том же году продавалась за 375 иен (The fishery..., 1976).

Рассмотренными продуктами перечень не ограничивается. Например, икра консервируется в стеклянной таре с использованием 95% спирта и соли. При этом кусочки гонад и даже разноцветные гонады перемешиваются с солью, специями, крахмалом и красителями до получения однородной пасты. В результате этого процесса получается ярко-оранжевый клейкий продукт, например, Bafun Uni — вариант соленой икры, приготавливаемый в Калифорнии. Получаемая паста закатывается в банки с красочными этикетками. Ее сервируют в качестве приправы или компонента различных соусов традиционной японской кухни, а также в качестве закуски, намазываемой на хлеб в европейской кухне (Kato, 1972).

Упрощенная технология приготовления соленой икры, ориентированная на отечественное сырье, описана И.В. Кизеветтером (1962). Ежей *(M. nudus)* обрабатывают сразу после вылова, при этом раскалывают скорлупу, извлекают икру и промывают ее в 2–3% растворе соли. Затем дольки икры помещают в сетку с сухой солью (30–40% от массы икры) и выдерживают в течение 8–10 ч. Дольки икры укладывают в небольшие бочки (15–20 л); иногда перед укладкой икру растирают до однородной массы, на дно бочек и под крышку кладут пропитанный растительным маслом кружок пергамента. Хранят продукт при температуре 4–6 °С. Выход соленой икры при этом составляет 3,5–4,0% от массы выловленных ежей.

Зарубежные специалисты указывают несколько иные цифры: выход свежих зрелых гонад из сырья варьирует в диапазоне 8–12% и зависит от стадии зрелости, сезона, района лова и т. д. Конечный выход соленой икры в спирту лежит к диапазоне 7,0–10,6% (Ramachandran, Terushige, 1991).

Икра горячей обработки. Пользуются спросом две разновидности икры с такой обработкой — паровая (Mushi Uni) и запеченная (Yaki Uni). В первом случае свежую икру помещают в деревянные или плетеные емкости различного размера, штабелируют их в большом котле для варки на пару и обрабатывают паром около 30 мин. При этом из икры удаляется около 20–30% влаги. Некоторые переработчики подают пар под давлением, что позволяет ускорить обработку до 15 мин. и даже менее. Затем икру упаковывают в оптовые пластиковые или и более мелкие деревянные контейнеры и замораживают.

Запеченную икру также готовят из свежих гонад. Их помещают на мелкие закрытые (ovenproof) противни и около 30 мин. запекают в печи при температуре 190 °С. При этом удаляется около 30–40% влаги. Затем готовый продукт упаковывают на маленькие деревянные подносы или в пластиковые имитации раковины гребешка и замораживают.

По традиционной японской технологии запеченое уни приготавливают несколько иначе. Сначала дольки гонад медленно варят в предварительно прокипяченном рассоле с плотностью 1,04 кг/дм^3 до всплытия; затем варку продолжают примерно 30 мин., не доводя до кипения и препятствуя повреждению долек. Потом их вынимают, дают стечь воде, удаляют куски скорлупы и раскладывают продукт на циновках. Икру сушат в печах на древесном угле, иногда переворачивая продукт с одной стороны на другую, а потом раскладывают на деревянные подносы и отправляют на продажу или хранение (Кинтаро-Кимура, 1939).

По современной технологии, ориентированной на более длительное хранение, паровая икра может закатываться в стандартные металлические банки. В этом случае после обработки паром гонады охлаждают, обдувая воздухом (при этом теряется до 20% жидкости), аккуратно укладывают в баночки, положив на дно и покрыв сверху кружком пергамента, затем банки прогревают в течение 13 мин. при температуре около 100 °С для частичного удаления воздуха, закатывают и стерилизуют в течение 80–90 мин., после чего сразу же охлаждают холодной водой. Консервированные таким образом гонады морского ежа продаются во многих небольших японских бакалейных магазинах по достаточно высоким ценам. В 1975 г. баночка на 110 г продукта в розницу стоила 990 иен (13,60 долл. США за фунт) (The fishery..., 1976).

Надо иметь в виду, что в процессе термической обработки гонад возможна потеря некоторых ценных качеств. Например, отмечено, что количество витамина Е после бланширования и автоклавирования убывает примерно на 20%, а содержание ПНЖК снижается примерно в два раза (Толкачева и др., 1999).

Смесевые продукты. Ферментированная паста из морского ежа используется в разнообразных смесях под собирательным названием Uni Aemono (The fishery..., 1976). Типичная смесь содержит дешевые морепродукты, например, сушеная икра сельдевых рыб, кальмар, сушеная медуза или халиотис (абалоне). При этом гонады составляют менее 20% продукта, что делает Uni Aemono относительно дешевыми. Один из типичных смесевых продуктов — Kazunoko Uni (икра сельди и морской еж), в 1975 г. его 80-граммовая баночка продавалась в розницу за 150 иен (2,84 долл. США за фунт). Эта смесь содержит 35% икры сельди, 16% икры морского ежа, 19% осадка саке, спирт, сладкое саке, крахмал, ароматизаторы и красители. Продукт, приготавливаемый с добавлением сушеной медузы — Kurage Uni, содержит 45% медузы, 17% морского ежа, 17% осадка саке и ароматизаторы.

К подобным продуктам можно отнести и разработанное несколько лет назад в Мурманске сотрудниками ПИНРО икорное масло, содержащее 85% высококачественного маргарина «Лапландия», выпускаемого по норвежской технологии, и 15% блендированной малосольной икры морского ежа. Предварительно гонады обезвоживались не менее чем до 74% исходной влажности, а затем измельчались в блендере. Затем производилось смешение гонад с маргарином и гомогенизация смеси до получения однородной массы. Готовый продукт характеризуется содержанием влаги 44–45%, жира 49–52%, белка 1,6–2,5%, золы 0,4–0,7%, а также обогащен фосфолипидами, ПНЖК, витамином Е (28–32 мг/100 г), каротиноидами (176–240 мг/100 г) (Толкачева и др., 1999).

Икорное масло отличается весьма высокими вкусовыми качествами, технологичностью (может разливаться в подогретом виде в пластиковые контейнеры, не требует сортировки гонад по цвету) и сравнительно дешево — пластиковые контейнеры массой нетто 250 г в 1995 г. продавались в Мурманске по 24 руб.

Выше уже отмечалось, что приготовление продукции из морепродуктов, естественно, не обходится без применения различных пищевых добавок, улучшающих вкусовые качества, цвет, структуру. Здесь отметим, что для продукции длительного хранения необходимы еще и антиоксиданты для предохранения потери качества продуктов замедлением развития процессов окисления жировых составляющих, различные пищевые ингибиторы и консерванты (кроме уже упоминавшейся поваренной соли и этилового спирта). С этой целью в рыбоперерабатывающей промышленности Японии используются лимонная, аскорбиновая, эрисорбиновая кислоты, эрисорбат натрия (не только в качестве антиоксидантов, но и для «закрепления» продукта), бутилгидроксианизол и другие разрешенные ФАО соединения. В качестве дополнительных консервантов рекомендуются сорбат калия и бензоат натрия. Для коррекции цвета можно воспользоваться натуральными пищевыми красителями — карминами и бета-каротином (Таникава, 1975; Сарафанова, 2001).

7.3.3. Кулинарные рецепты

Чтобы показать, что блюда из икры морского ежа доступны всем, кто живет недалеко от побережья наших северных и восточных морей, приведем в качестве примера несколько простых рецептов блюд из икры.

Сотэ из икры морских ежей

Рецептура. 50 г свежей икры морских ежей, 100 г сливочного масла, 50 г очень мелко порезанного репчатого лука, 1/2 чайной ложки лимонного сока.

Способ приготовления. Икру смешать с маслом и предварительно слегка обжаренным луком, добавить лимонный сок и соль по вкусу. Массу охладить, затем приготовить из нее небольшие лепешки, которые быстро обжарить с двух сторон по 30–40 сек, и сразу подать на стол.

Масло из икры морских ежей

Рецептура. 50 г свежей или малосольной икры, 100 г сливочного масла.

Способ приготовления. Тщательно растереть икру с маслом и использовать для бутербродов или в качестве добавки в пищу из морепродуктов, например из рыбы или морского гребешка.

Яйца, фаршированные икрой морского ежа

Рецептура. 6 круто сваренных яиц, 50 г сливочного масла, 50 г свежей или малосольной икры морского ежа, $^1/_2$ чайной ложки лимонного сока, 20 г мелко порезанной петрушки.

Способ приготовления. Разрезать яйца вдоль и удалить желток. Смешать масло с икрой, добавив лимонный сок. Наполнить половинки яиц полученной смесью и украсить петрушкой. Перед употреблением охладить.

Гункан суши с икрой морского ежа

Ингредиенты на 8 суши. Рис для суши — 160 г, нори (листья сушеной водоросли) — 1 лист, 8 полос, икра морского ежа — 80 г, огурец — 40 г, кресс-салат — 20 г.

Способ приготовления. 160 г риса суши промыть в сите холодной проточной водой до тех пор, пока стекающая вода не станет прозрачной. Две минуты варить рис в 250 мл воды, затем выключить конфорку и оставить его под крышкой набухать в течение 10 минут. Открыть крышку и так оставить рис еще на 10 минут. Добавить по 1 чайной ложке без верха соли и сахара, 2 столовых ложки рисового уксуса смешать и подогреть. Пересыпать рис в миску, сбрызнуть маринадом и перемешать палочками. В результате получается приблизительно 450 г риса суши. Целый лист нори разрезать на 8 полос одинаковой ширины. Для раствора тецу смешать в миске рисовый уксус с 200 мл воды. Постоянно смачивая тецу руки, изготовить 8 шариков нигири одинакового размера. Каждый из шариков обернуть полоской нори так, чтобы полоска с одной стороны выступала над рисом. Концы полоски соединить между собой с помощью раздавленных зернышек риса. Внутрь положить икру морского ежа. Украсить огурцом и кресс салатом.

Темпура уна — тэмпура из икры морского ежа

Ингредиенты. Икра морского ежа — 100 г, листы обо, сисо — 9 шт., нори — 1 шт., украшают долькой лайма.

Для кляра: яйцо — 1 шт., темпурная мука — 100 г, вода — 80 г, сок от имбиря — 20 г.

Способ приготовления. Замешать кляр. Для этого в миску положить кусочки льда, влить яйцо, воду и сок имбиря. Перемешать. Постепенно ввести муку. Кляр должен быть как жидкая сметана, комочки муки должны присутствовать в кляре. На 3 полоски нори выложить листья обо, на обо выложить икру морского ежа. Всё скрутить в тугую трубочку, обвалять в муке, окунуть в кляр и жарить во фритюре при 170 градусов около 40 секунд. Достать, обсушить салфеткой и выложить на блюдо.

Паштет из икры морского ежа

Ингредиенты. 1 баночка икры морского ежа (примерно 100 г), брынза — 300 г, сливочное масло — 100 г, морковь — 2 шт., яйцо — 1 шт., соль по вкусу.

Способ приготовления. Залить брынзу кипятком и выдержать под крышкой 30–40 мин. Пропустить подготовленную брынзу через мясорубку вместе с вареной морковью и белком вареного яйца, растереть со сливочным маслом и желтком яйца до получения однородной массы. Смешать с икрой морского ежа, добавить соль по вкусу. Паштет используют для приготовления бутербродов, фаршируют им сладкий перец, свежие помидоры, яйца для сервировки праздничного стола.

Суши «Саппоро», с морским ежом

Ингредиенты. Готовый рис для суши — 1 стакан, кампё (полоски тыквы) — 10 г, креветки — 2 шт., тельное морского угря — 1 шт., свежий тунец — 100 г, свежий кальмар — 100 г, готовый вареный морской еж — 150 г, с добавкой в виде пасты ежовой икры — 20 г, корень сельдерея — 1 шт., корень пастернака — 1 шт., шампиньон — 2 шт., огурец свежий — 1 шт., уксус соевый — 1 чайная ложка, сакэ (рисовая водка) — 1 чайная ложка, имбирь — 5–6 ломтиков.

Способ приготовления. Свежие грибы для суши промыть, сухие – подержать в воде, пока они не набухнут и не станут мягкими. Ножки удалить. Шляпки положить в небольшую миску и влить столько воды, чтобы она покрывала грибы. Когда вода закипит, убавить огонь, варить примерно 3 мин., добавить сахар, 2 ст. ложки соевого соуса и варить, помешивая, пока вода не испарится. Добавить мирин (японское сладкое рисовое вино для кулинарных целей). Грибы для суши остудить и нарезать небольшими кусочками. Нарезать для суши мелкими кусочками, как говорят — «на один укус», мясо тунца, угря, креветок, кальмара и сбрызнуть уксусом. Корни сельдерея и пастернака для суши помыть, почистить, нашинковать. Огурец помыть, почистить, поре-

зать, слегка посыпать солью, помять, сок слить. Рис смешать с тыквой, выложить на блюдо, сбрызнуть соевым уксусом и сакэ, а сверху аккуратно выложить смесь морепродуктов и овощей: мясо тунца, угря, кальмара, креветок, корни сельдерея и пастернака, грибы, огурцы, имбирь. Завершить эту пирамиду порезанным мясом вареного морского ежа, сдабривая перед самой подачей суши-салат икрой морского ежа. Подавать суши с соевым соусом.

Морские ежи с красной икрой

Ингредиенты на 4 персоны. Хорошо заполненные морские ежи — 12 шт., перепелиные яйца — 12 шт., красная икра — 100 г, кервель — 4 веточки, соль, перец.

Способ приготовления. Разрезать морских ежей пополам острыми ножницами. Собрать при этом сок и осторожно вынуть икру. Положите ее в дуршлаг, также сохраняя при этом сок, посолить и слегка поперчить. Вымыть панцири ежей, просушить их и разложить на листе для жарки. Установить печь на температурный режим 7. В каждую из 12 половинок панцирей ежа разбить по одному перепелиному яйцу; разложить в них икру ежей и влить собранный сок; поставить в печь на 5 минут. Перед подачей на стол добавить в эти панцири лососевую икру и украсить их нарезанными листиками кервеля.

Спагетти с морским ежом

Ингредиенты. Морской еж — 3 шт., спагетти из пшеницы твердых сортов — 80 г, рыбный бульон — 70 г, белое сухое вино — 50 г, оливковое масло — 15 г, петрушка — один пучок, зеленый базилик — один пучок, чеснок — 2 зубчика, тосканское оливковое масло первого отжима, соль, перец.

Для постамента из морской соли: крупная морская соль — 100 г, вода — 15 г, немолотый кориандр.

Способ приготовления.

Деликатесное, но простое в исполнении блюдо. Для его украшения нам понадобится постамент из морской соли. Смешайте соль с кориандром и водой. Смесь вылейте в небольшую круглую форму и оставьте на 10 минут в духовом шкафу.

Ингредиенты для заправки спагетти. Мелко порубите петрушку и базилик. Разделайте морских ежей. На небольшую тарелку вылейте сок и ложкой вытащите икру. Сохраните панцирь одного ежа, он понадобится для декора готового блюда.

Спагетти варится в подсоленной воде в течение 9 минут. За это время разогрейте сковороду и обжарьте в оливковом масле цельные зубчики чеснока. Когда масло пропитается чесночным ароматом (а это случится через 4–5 минут), зубчики вытащите. Теперь на сковородку поместите несколько стеблей петрушки и базилика. Через пару минут последовательно вылейте на сковородку сухое белое вино и рыбный бульон. Удалите стебли.

Спагетти откиньте на дуршлаг и переложите на сковородку. Необходимо довести их до степени готовности — на это уйдет 3 минуты.

Добавьте икру морских ежей к спагетти и перемешивайте полминуты, не снимая с огня. Высыпьте рубленую зелень. На большое блюдо поместите соляной постамент с морским ежом, украшенным веточкой базилика, а рядом аккуратно выложите готовую пасту. Посыпьте спагетти черным перцем и сбрызните оливковым маслом первого отжима.

Жюльен из морского ежа

Ингредиенты. Морской еж (по 75 г) — 3 шт., кресс-салат — 1 веточка, раковые шейки — 20 г, лук-шарлот — 1 луковица, базилик и мята — по 1 веточке, масло оливковое — 1 столовая ложка, средний помидор — 1 шт.

Для соуса: сок морских ежей, масло сливочное, белое вино — 3 столовых ложки, сок лайма — 1 чайная ложка, яичные желтки, соль, черный перец.

Способ приготовления. Морского ежа открыть щипцами и отделить икру. Слить сок в отдельную посуду. Ежа промыть и обсушить. Помидор нарезать мелкими кубиками. Раковые шейки и лук-шарлот порубить. Базилик и мяту порезать. На раскаленной сковороде в оливковом масле обжарить лук-шарлот, икру ежа, помидоры, раковые шейки. Добавить зелень и обжаривать 2–3 минуты. Посолить, поперчить. В панцирь ежа положить кресс-салат и полученную смесь. Полить соусом.

Для соуса: Растопить сливочное масло, на водяной бане взбить желтки, добавить сок ежей и взбивать, пока объем не увеличится вдвое. Добавить вино и тонкой струей вливать сливочное масло до загустения. Добавить сок лайма, соль, перец и оставить в теплом месте.

Морские ежи фаршированные (греческое блюдо, остров Спецес)

Ингредиенты. 14 очищенных ежей, 2 чашки риса, 1 мелконарезанная луковица, 1 чашка растительного масла, петрушка измельченная, 3 спелых помидора, соль, перец.

Способ приготовления. Острым ножом очистить скорлупу ежей и тереть их о чистый камень. Тщательно помыть их, не погружая в воду. Открыть скорлупу со стороны зубов, вылив оттуда морскую воду, которую необходимо сохранить. Очистить от песка и содержимое скорлупы оставить внутри, отделив его от стенок. Обжарить лук в масле, добавить петрушку, соль, перец, размягченные помидоры, затем положить рис. Оставить тушиться. Затем начинить приготовленной смесью ежей, выложить их в широкую и глубокую кастрюлю. Сохраненную морскую воду вылить в кастрюлю с начиненными ежами, добавить еще немного воды и растительного масла. Закрыть тарелкой и оставить тушиться на слабом огне 30 мин.

Паста из икры морского ежа

Ингредиенты. 130 г слабосоленой икры морского ежа, 100 г сливочного масла, 2 вареных яйца, при желании — 1 маленькая головка лука.

Способ приготовления. Икру морского ежа интенсивно измельчить миксером. Сливочное масло довести до комнатной температуры. У яиц отделить белки от желтков. Миксером взбить масло с желтками в пышную пену, положить икру и снова взбить. Белки натереть на средней терке и смешать с икорным маслом. При желании для остроты можно добавить очень мелко порезанный лук (тереть на терке нельзя).

При подаче намазывать на ломтики хлеба или крекеры. Так же эту пасту можно подавать на кружочках огурцов или помидоров, или заполнить ею половинки вареных яиц или авокадо.

Соленая икра морского ежа для долговременного хранения

Промытую икру солят в сите или дуршлаге сухой солью мелкого помола (причем соль должна соприкасаться с икрой только через бязь или марлю). Продолжительность посола — 10–14 часов при температуре 4–5 °С. Из соленой икры удаляют избыток тузлука, после чего перекладывают в посуду небольшими порциями и хорошо перемешивают с пищевым спиртом (10–15% к весу икры). Икра созревает в течение 2–2,5 месяцев при температуре 2–4 °С.

Рыбное банкетное блюдо (на 8 порций)

На порцию: ложечка с рулетом из печени трески п/ф — 160 г, рулет с овощами п/ф — 150 г, таблетка из морской соли п/ф — 50 г, морской еж п/ф — 1 шт., запеканка с ризотто п/ф — 130 г, рулетики из лука-порея п/ф — 70 г, рыба-монах п/ф — 100 г, лук-порей жареный п/ф — 75 г, соус из шампиньонов п/ф — 36 г, мидия-киви отварная — 17 г, трубочка из теста спринг-ролл п/ф — 50 г, укроп — 1 веточка.

Ложечка с рулетом *из печени трески п/ф 8 штук (на 1250 г):* подставка из тулипного теста п/ф — 8 шт., рулет из печени трески п/ф — 700 г, творожный п/ф — 500 г, перец розовый — 10 г, карамельная декорация п/ф — 10 г, лук-сибулет — 30 г.

Подставка из тулипного теста *п/ф (8 штук по 10 г):* тулипное тесто — 200 г, рулет из печени трески п/ф (на 700 г), печень трески — 1000 г, вода — 1000 г, соль — 400 г.

Творожный п/ф (на 550 г): творог — 200 г, сливки 35% — 250 г, соль — 10 г, перец — 5 г, сыр «Фета» — 100 г.

Карамельная декорация *п/ф (на 287 г)*: сахар — 250 г, глюкоза — 250 г, уксус бальзамический — 70 г, соус «Табаско» — 3 г.

Рулет с овощами *п/ф (8 штук по 150 г):* картофель — 500 г, масло сливочное — 200 г, масло растительное — 100 г, цуккини — 150 г, баклажан — 150 г, перец болгарский — 150 г, соль — по вкусу, перец — по вкусу, водоросли Нори — 4 г, перец розовый горошком — 20 г, кунжут черный — 50 г.

Таблетка из морской соли *п/ф (8 штук по 50 г):* соль морская крупная — 700 г, яйцо (белок) — 4 шт.

Морские ежи *п/ф (на 8 штук):* морские ежи — 8 шт., вино белое — 500 мл.

Запеканка с ризотто *п/ф (на 1030 г):* ризотто п/ф — 500 г, пюре из маракуйи п/ф — 130 г, икра морского ежа — 250 г, соус сливочно-горчичный п/ф — 150 г.

Ризотто *п/ф (на 500 г):* рис — 150 г, Даши (рыбный бульон) — 20 г, вино белое — 100 г, лук репчатый — 100 г, масло оливковое — 100 г.

Пюре из маракуйи *п/ф (на 130 г):* маракуйя — 4 шт.

Соус сливочно-горчичный *п/ф (на 100 г):* горчица дижонская — 30 г, сливки 33% — 10 г, сок лимонный — 50 г, яйцо (желток) — 2 шт.

Рулетики из лука-порея *п/ф (на 1025 г):* картофель — 1000 г, масло сливочное — 150 г, семя аниса — 30 г, лук репчатый — 250 г, масло растительное — 100 г, чеснок — 15 г, укроп — 100 г, лук-порей — 400 г, соль — по вкусу.

Технология приготовления и оформления рыбного банкетного блюда

На тарелку выложить ложечку с рулетом из печени трески. Рядом поместить рулет с овощами п/ф, таблетку из морской соли, на нее — морского ежа п/ф и сверху — запеканку с ризотто. Рядом поместить рулетики из лука-порея. На них — подваренную рыбу-монах, жареный лук-порей. Полить соусом из шампиньонов и сверху поместить мидию. Блюдо декорировать трубочкой из теста спринг-ролл и укропом. Ложечка с рулетом из печени трески п/ф. На подставку из тулипного теста выложить рулет из печени. Сверху из кондитерского мешка отсадить творожный полуфабрикат. Посыпать розовым перцем. Сделать еще один слой. Украсить карамельной декорацией и луком-сибулетом.

Подставка из тулипного теста п/ф. Выпечь из тулипного теста подставки в виде ложек.

Рулет из печени трески п/ф. Печень очистить от жил и пленок и поместить в солевой раствор (вода+соль). Промыть, завернуть рулетом в пищевую пленку, обернуть фольгой и отварить до готовности. Остудить и нарезать на 8 частей.

Творожный п/ф. Творог посолить, добавить сливки, сыр «Фета», перец. Перемешать и поместить смесь в кондитерский мешок.

Карамельная декорация п/ф. Из сахара, глюкозы, бальзамического уксуса и соуса «Табаско» сделать карамель.

Рулет с овощами п/ф. Отварить картофель, сделать картофельное пюре с добавлением сливочного масла. На сковороде обжарить на растительном масле нарезанные соломкой цукини, баклажаны и болгарский перец с добавлением соли, перца. На циновку выложить картофельное пюре, накрыть его листом «Нори». На «Нори» выложить обжаренные овощи и завернуть рулет. Посыпать его розовым перцем, кунжутом и разрезать на 8 частей.

Таблетка из морской соли п/ф. Из морской соли и яичного белка сделать заготовки 8 таблеток. Выпекать в духовке в течение 5 минут при температуре 200 °С.

Морские ежи п/ф. Извлечь икру морских ежей. Отварить в вине.

Запеканка с ризотто п/ф. Выложить ризотто в соусник, сверху — пюре из маракуйи, затем — икру морского ежа. Залить все сливочно-горчичным соусом и запекать в духовке при температуре 180 °С в течение 3 минут.

Ризотто п/ф. На сковороде на оливковом масле обжарить мелко нарезанный лук, затем рис. Залить вином и выпарить. Добавить бульон и перемешать.

Пюре из маракуйи п/ф. Из плодов маракуйи с помощью ложки сделать пюре.

Соус сливочно-горчичный п/ф. Ингредиенты смешать с помощью венчика.

Рулетики из лука-порея п/ф. Отварить картофель в подсоленной воде, размять его, добавить сливочное масло, семя аниса, жаренный на растительном масле репчатый лук, рубленые чеснок и укроп. Смесь закрутить в заранее отваренный лук-порей в виде трубочек.

Жареный лук-порей п/ф. Лук-порей нарезать соломкой, обжарить на сливочном масле и добавить помидоры конкассе, белое вино, сахар. Перемешать.

Соус из шампиньонов п/ф. Шампиньоны обжарить на растительном масле. Добавить белое вино, рыбный бульон и пробить в блендере. Добавить бульон от мидий, сливки и протереть через сито.

Рыба-монах п/ф. Рыбу зачистить, нарезать в виде пятачков обжарить на растительном масле и подварить в белом вине в течение 5 минут.

Трубочка из теста спринг-ролл п/ф. Из теста спринг-ролл выпечь 8 трубочек.

ЛИТЕРАТУРА

Аладин Н.В. Особенности осморегуляции гемолимфы ракушковых и жаброногих ракообразных из морских и континентальных солоноватых вод // Гидробиологические исследования эстуариев // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 141 Л., 1986. С. 75–97.

Ананьев В.И., Тахова Э.Н., Катасонов И.Я. и др. Концепция сохранения и устойчивого использования биоразнообразия с примерением методов криоконсервации геномов гидробионтов // Проблемы сохранения биоразнообразия гидробионтов с использованием методов криоконсервации. Рыб. хоз-во: инф. пакет. Серия: Аквакультура, № 1. М.: ВНИЭРХ, 1997. С. 1–36.

Арзамасцев И.С., Преображенский Б.В. Атлас подводных ландшафтов Японского моря. М.: Наука, 1990. 223 с.

Арсеньев В.С. Течения и водные массы Берингова моря. М., 1967. 135 с.

Артюков А.А., Козловская Э.П., Купера Е.В. Морские ежи — источник новых биологически активных и лекарственных веществ // Новые научные технологии в дальневосточном регионе. Владивосток, 1999. С. 35–36.

Архипова Е.А. Об оптимальных сроках промысла многоиглого морского ежа *Strongylocentrotus polyacanthus* в некоторых районах Авачинского залива // Проблемы охр. и рац. использ. биоресурсов Камчатки. Петропавловск-Камчатский, 2000. С. 118–119.

Архипова Е.А., Яковлев С.Н. Годовые гонадные циклы морских ежей *Strongylocentrotus polyacanthus* и *S. droebachiensis* в Авачинской губе (Восточная Камчатка) // Биол. моря. 1994. Т. 20, № 5. С. 402–404.

Атлас гидрометеорологических и промысловых данных. Курило-Хоккайдский район и западное побережье Камчатки. М.: Мин. рыб. хоз. СССР, 1968. 312 с.

Атлас промысловых беспозвоночных и водорослей морей Дальнего Востока России / Арзамасцев И.С, Яковлев Ю.М., Евсеев Г.А. и др. Владивосток: Аванте, 2001. 192 с.

Атлас температуры воды северо-западной части Тихого океана. Владивосток, 1976. 186 с.

Атлас температуры воды Японского моря. Приморское управление по гидрометеорологии и контролю природной среды, 1983. 51 с.

Бажин А.Г. Закономерности пространственного распределения массовых видов иглокожих в бухте Витязь Японского моря // Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1983. С. 4.

Бажин А.Г. Новые видовые признаки морских ежей рода *Strongylocentrotus* // Проблемы филогении и систематики иглокожих. Таллин, 1987. С. 4–5.

Бажин А.Г. Таксономическое значение морфологии зубов морских ежей рода *Strongylocentrotus* // Гидробиологические исследования в Авачинской губе. Владивосток, 1989а. С. 69–74.

Бажин А.Г. Метод оценки роли морских ежей в питании калана // Биол. ресурсы шельфа, их рацион. использов. и охрана. Владивосток: 1989б. С. 73–74.

Бажин А.Г. Роль калана в прибрежных сообществах прикамчатских вод Тихого океана // X Всесоюзн. совещ. по изучению, охране и рацион. использ. морских млекопитающих (г. Светлогорск Калининградской обл., 2–5 октября 1990 г.). Тез. докл. М.: ВНИЭРХ, 1990. С. 11–12.

Бажин А.Г. Классификация сообществ скалистой сублиторали прикамчатских вод Тихого океана по интенсивности отношений калан–еж // Проблемы и пути сохр. экосистем севера тихоокеанского региона. Петропавловск-Камчатский, 1991. С. 91–93.

Бажин А.Г. Видовой состав, условия существования и распределение морских ежей рода *Strongylocentrotus* морей России: Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 1995. 126 с.

Бажин А.Г. Особенности распределения морских ежей рода *Strongylocentrotus* у побережья Восточной Камчатки // Биол. моря. 2002. Т. 28, № 5. С. 339–347.

Бажин А.Г. Морские ежи *Strongylocentrotus* spp. Камчатки: распределение и влияние промысла // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. Сб. науч. тр. Т. 1. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2005. С. 370–385.

Бажин А.Г., Лоуренс Д.М. Анализ типов жизненных стратегий морских ежей как метод оценки перспективности их использования в аквакультуре // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 2010. Вып. 17. С. 73–86.

Бажин А.Г., Ошурков В.В. Экология, распределение и перспективы хозяйственного использования морских ежей рода *Strongylocentrotus* в прибрежных водах Восточной Камчатки // IV Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным: Тез. докл. М., 1986. С. 323–324.

Бажин А.Г., Ошурков В.В. Морской еж *Strongylocentrotus polyacanthus* шельфа Восточной Камчатки: распределение, запасы // V Всес. конф. по промысловым беспозвоночным: Тез. докл. М., 1990. С. 160–161.

Бажин А.Г., Ошурков В.В., Архипова Е.А. Правильные морские ежи шельфа Восточной Камчатки: экология и обилие // Современные проблемы промысловой океанологии. Тез. докл. VIII Всес. конф. Л., 1990. С. 38–39.

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.

Баранова З.И. Иглокожие Берингова моря // Исслед. дальневост. морей СССР. М.-Л.: АН СССР. 1957. Вып. 4. С. 149–266.

Баранова З.И. Иглокожие Курильских островов // Исслед. дальневост. морей СССР. М.-Л.: АН СССР. 1962. Вып. 8. С. 347–363.

Баранова З.И. Иглокожие залива Посьета Японского моря // Фауна и флора залива Посьета Японского моря: Исследования фауны морей. Т. 8 (16).). Л.: Наука, 1971. С. 242–264.

Баранова З.И. Некоторые особенности распределения и экологии морских ежей рода *Strongylocentrotus* в Баренцевом море // Состав, распределение и экология донной фауны Баренцева моря. Мурманск, 1973. С. 72–75.

Баранова З.И. Ежи рода *Strongylocentrotus* северных морей и некоторые особенности их распределения и экологии // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л.: Наука, 1974. С. 22–23.

Баранова З.И. Иглокожие земли Франца-Иосифа и сопредельных вод // Биоценозы шельфа земли Франца-Иосифа и фауна сопредельных акваторий: Исследования фауны морей. Т. 14 (22). Л.: Наука, 1977. С. 435–465.

Баранова З.Ф. Нахождение морского ежа тропического семейства Temnopleuridae у острова Парамушир // Беспозвоночные прибрежных биоценозов Северного Ледовитого и Тихого океанов. Л.: ЗИН АН СССР, 1982. С. 114–118.

Бирюлина М.Г. Распределение и запасы морских ежей *Strongylocentrotus nudus* и *Strongylocentrotus intermedius* в заливе Петра Великого (Японское море) // Тр. Тихоок. океанол. ин-та. 1975. Т. 9. С. 102–113.

Бирюлин Г.М., Бирюлина М.Г., Микулич Л.В., Якунин Л.П. Летние модификации вод залива Петра Великого // Океанология и морская метеорология. Л. 1970. С. 286–299.

Бобровский Б.Я., Жуков А.Е., Онищенко С.М., Пищальник В.М. Гидрологические особенности полигона // Гидрофизические исследования океана. Владивосток. 1977. Вып. 54. С. 40–49.

Богуславская Л.В., Храпова Н.Г., Максимов О.Б. Полигидроксинафтохиноны — новый класс природных антиоксидантов // Изв. Ан СССР. Сер. хим., 1985. № 7. С. 1471–1476.

Бойцов В.Д. Температура воды // Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. Мурманск: Апатиты, 1985. С. 30–37.

Брегман Ю.Э. Взаимосвязь интенсивности обмена и скорости роста у морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (Echinodermata, Strongylocentrotidae) // Зоол. журнал. 1971. Т. 50, вып. 10. С. 1530–1538.

Брегман Ю.Э., Седова Л.Г. Метод демографического баланса как альтернатива практикуемому методу экспертных оценок допустимого промыслового изъятия дальневосточных беспоз-

воночных // Тез. докл. 6-й Всерос. конф. по пробл. промысл. прогнозир. Мурманск, 1995. С. 25–26.

Бровко П.Ф. Развитие прибрежных лагун. Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 1990. 148 с.

Брыков В.А. Зоны роста на пластинках скелета и индивидуальный возраст морских ежей // Экспериментальная экология морских беспозвоночных. Владивосток, 1974. С. 31–34.

Брыков В.А. Об индивидуальном возрасте и продолжительности жизни некоторых видов морских ежей Японского моря // Биол. моря. 1975. № 2. С. 39–44.

Брыков В.А. Рост правильного морского ежа *Strongylocentrotus nudus* Agassiz в заливе Восток Японского моря // Матер. IV Всесоюз. коллокв. по иглокожим. Тбилиси, 1979. С. 27–29.

Брыков В.А. Индивидуальный возраст и рост морских ежей: Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1981. 110 с.

Брыков В.А., Кухлевский А.Д. Характеристика палиндромных последовательностей в ДНК морского ежа // Биохимия. 1985. Т. 50, вып. 9. С. 1553–1559.

Бусарова Н.Г., Исай С.В. К вопросу о сохранности жирных кислот, входящих в состав суммарных липидов некоторых видов иглокожих // Синтез и исследование простагландинов. Таллин, 1986. С. 92.

Вараксин А.А. Развитие половой железы и дифференцировка пола у морского ежа *Strongylocentrotus nudus* // Зоол. журнал. 1980. Т. 59, № 12. С. 1895–1898.

Вараксин А.А., Вараксина Г.С., Малахов В.В. Действие опиатного антагониста налоксона на эмбриональное и личиночное развитие морского ежа *Strongylocentrotus nudus* // Докл. АН СССР, 1990. Т. 311, № 1. С. 224–227.

Вараксина Г.С. Влияние эстрадиола дипропионата на синтез белка в овоцитах и яичнике морского ежа *Strongylocentrotus nudus* // Биол. моря. 1999. Т. 25, № 1. С. 56–59.

Вараксина Г.С., Вараксин А А. Влияние эстрадиола и тестостерона на сперматогенез морского ежа *Strongylocentrotus nudus* // Биол. моря. 1990. № 2. С. 47–51.

Вараксина Г.С., Вараксин А.А. Влияние эстрадиола дипропионата на скорость синтеза белка в семеннике морского ежа *Strongylocentrotus nudus* // Биол. моря, 2001. Т. 27, № 2. С. 117–120.

Вараксина Г.С., Ващенко М.А., Новиков Г.П. Сравнительная характеристика половых циклов у иглокожих залива Петра Великого (*Strongylocentrotus nudus, S. intermedius, Scaphechinus griseus, Astcrias amurensis, Patiria pectinifera*) // Систематика, эволюция, биология и распространение современных и вымерших иглокожих. Л.: ЗИН АН СССР, 1977. С. 13–14.

Васьковский В.Е., Ромашина Н.А. Морской еж *Strongvlocenlrotus intermedius* как источник эйкозапентаеновой кислоты // Биоорг. химия. 1983. Т. 9, № 2. С. 266–269.

Васьковский В.Е., Ромашина Н.А., Левин В.С. Содержание эйкозапентаеновой кислоты в морских ежах *Strongylocentrotus intermedius* из разных мест обитания // Биол. моря. 1983. № 4. С. 67–70.

Васьковский В.Е., Светашев В.И., Хотимченко С.В. Избирательное расщепление и поглощение липидов в пищеварительном тракте морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Журн. эволюц. биохим. и физиол. 1982. Т. 18, № 5. С. 519–522.

Викторовская Г.И. Экология размножения морских ежей у побережья Северного Приморья // Владивосток: ТИНРО-Центр, 1998. 32 с. Деп. во ВНИЭРХ, № 1338-рх98.

Викторовская Г.И., Мясников В.Г., Павлючков В.А. Особенности размножения и ресурсы палевого морского ежа у берегов Приморья // Рыбн. хоз-во. 1997. № 6. С. 32–34.

Викторовская Г.И., Матвеев В.И. Связь сроков размножения морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* с температурой воды у побережья Северного Приморья // Океанология, 2000. Т. 40, № 1. С. 79–84.

Викторовская Г.И., Матвеев В.И. Исследование роли температурного фактора к регуляции гаметогенетических процессов и сроков размножения морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (Agassiz) в прибрежной зоне Северного Приморья // Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем. Апатиты: КНЦ РАН, 2001. С. 43–45.

Викторовская Г.И., Седова Л.Г., Брегман Ю.Э. Особенности структуры скоплений серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* у охотского побережья острова Итуруп // Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем. Апатиты: КНЦ РАН, 2001а. С. 45–46.

Викторовская Г.И., Седова Л.Г., Брегман Ю.Э. Характеристика скоплений серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (Agassiz) у побережья Южно-Курильских островов // Прибрежное рыболовство – XXI век. Южно-Сахалинск: Сахалинское кн. изд-во, 2001б. С. 24–25.

Викторовская Г.И., Седова Л.Г., Брегман Ю.Э., Евсеева Н.В. Некоторые особенности биологии серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz) у охотоморского побережья о. Итуруп // Изв. ТИНРО, 2001в. Т. 128. С. 436–453.

Виноградова Н.Г. Материалы по количественному учету донной фауны некоторых заливов Охотского и Берингова морей // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1954. Т. 9. С. 136–158.

Винокуров А.А., Алабовский В.В., Шульженко В.С. и др. Влияние антиоксидантного препарата гистохром на сократительную функцию и метаболизм изолированного сердца крысы в условиях «кальциевого парадокса», ишемии и реперфузии // Вопр. медиц. химии. 2001. Т. 47, вып. 5. С. 483–490.

Воропаев В.М., Страхов А.А. Весенний сезон созревания половых продуктов у морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Зоол. журн. 1977. Т. 56, № 8. С. 1260–1262.

Гавриленко Г.М., Бондаренко В.И., Сазонов А.П. Морские вулканологические исследования бухты Кратерной // Биол. моря. 1989. № 3. С. 19–28.

Гафуров Ю.М. Дезоксирибонуклеазы. Методы исследования и свойства. Владивосток: Дальнаука, 1999. 230 с.

Гафуров Ю.М., Рассказов В.А., Терентьев В.Л. Выделение и некоторые свойства АТФ-зависимой ДНКазы эмбрионов морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Биохимия. 1979. Т. 44, № 6. С. 996–1004.

Гахова Э.Н., Краст И.В., Найденко Т.Х. и др. Развитие эмбрионов морского ежа после низкотемпературной консервации // Онтогенез. 1988. Т. 19, № 2. С. 175–180.

Гнездилова С.М., Васильева В.С. Температурная зависимость морских ежей рода *Strongylocentrotus* залива Петра Великого // Матер. IV Всес. коллокв. по иглокожим. Тбилиси, 1979. С. 49–52.

Голиков А.Н., Аверинцев В.Г. Биоценозы верхних отделов шельфа архипелага Земля Франца-Иосифа и некоторые закономерности их распределения // Биоценозы шельфа земли Франца-Иосифа и фауна сопредельных акваторий: Исследования фауны морей, т. 14 (22). Л.: Наука, 1977. С. 5–54.

Голиков А.Н., Скарлато О.А. Моллюски залива Посьета (Японское море) и их экология // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1967. Т.42. С. 5–152.

Голиков А.Н., Скарлато О.А. Результаты изучения закономерностей распределения жизни в верхних отделах шельфа морей СССР. // Ресурсы биосферы. Л.: Наука, 1976. Вып. 2. С. 95–105.

Голиков А.Н., Скарлато О.А. Биоэнергетические ресурсы шельфа Восточной Камчатки и закономерности их распределения // Фауна и гидробиология шельфовых зон Тихого океана. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. Вып. 4. С. 35–42.

Голиков А.Н., Скарлато О.А., Табунков В.Д. Некоторые биоценозы верхних отделов шельфа Южного Сахалина и их распределение // Биоценозы и фауна шельфа Южного Сахалина: Исслед. фауны морей, т. 30 (38). Л.: Наука. 1985. С. 4–68.

Голиков А.Н. и др. Экосистемы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика // Биоценозы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика: Исслед. фауны морей, т. 31 (38).Л.: Наука, 1985а. С. 5–83.

Голиков А.Н. и др. Экосистемы Онежского залива и сопредельных участков бассейна Белого моря // Экосистемы Онежского залива Белого моря: Исслед. фауны морей, т. 33 (41).Л.: Наука, 1985б. С. 20–87.

Гоконаев М.В. Совершенствование технологии производства мороженой икры морских ежей. Дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский: КГТУ, 2006. 166 с.

Горбунов Г.П. К познанию фауны иглокожих земли Франца-Иосифа и моря Королевы Виктории // Тр. Арктического ин-та. 1932. Т. 2. С. 93–139.

Горбунов Г.П. Донное население новосибирского мелководья и центральной части Северного Ледовитого океана // Тр. дрейф. экспед. на л/п «Седов» 1937–1940 гг. 1946. Вып. 3. С. 30–138.

Гурин И.С, Ажгихин И.С. Биологически активные вещества гидробионтов — источник новых лекарств и препаратов. М.: Наука, 1981. 136 с.

Дерюгин К.М., Иванов А.В. Предварительный обзор работ по изучению бентоса Охотского и Берингова морей // Исслед. морей СССР. 1937. Вып. 25. С. 246–259.

Джус В.Е., Фролова Е.А. Распределение иглокожих прибрежья Баренцева и Белого морей в зависимости от факторов среды // 4 всес. конф. по промысловым беспозвоночным: Тез. докл. М., 1986. С. 332–333.

Добровольский А.Д., Залогин Б.С. Моря СССР. М.: МГУ, 1982. 190 с.

Догадова Л.П., Тихомирова Н.М., Шульгина Н.А. и др. Изучение лечебного действия нового класса антиоксидантов на глазные формы сосудистой патологии // Тез. докл. симпоз. Фонда Междунар. обменов России, Японии, Китая и сев,-Вост. Азии. Владивосток, 1994а. С. 206.

Догадова Л.П., Тихомирова Н.М., Шульгина Н.А. и др. Изучение лечебного действия нового класса антиоксидантов на глазные формы сосудистой патологии // Тез. докл. VI съезда офтальмологов России. М., 1994б. С. 138.

Догель В.А. Зоология беспозвоночных. М.: Высшая школа, 1981. 606 с.

Дробышева и др. Некоторые закономерности распределения Морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* у Мурманского побережья Баренцева моря // Подводные методы в морских биологических исследованиях. Мурманск: Апатиты, 1979. С. 22–31.

Душкина Л.А. Взаимодействие марикультуры с окружающей средой / Состояние и перспективы научно-практических разработок в области марикультуры России: Матер. совещ. М.: ВНИРО, 1996. С. 87–90.

Дьяконов А.М. Фауна России и сопредельных стран, преимущественно по коллекциям Зоологического музея Российской академии наук: Морские ежи (Echinoidea), Иглокожие (Echinodermata). Т. 1, вып. 1. Петроград, 1923. 361 с.

Дьяконов А.М. Иглокожие северных морей // Определители по фауне СССР. Л.: ЗИН АН СССР, вып. 8., 1933. 166 с.

Дьяконов А.М. Иглокожие (Echinodermata) залива Сяуху в Японском море // Тр. Гидробиол. экспед. ЗИН АН СССР 1934 г. на Японском море. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1938. Вып. 1. С. 426–498.

Дьяконов А.М. Индивидуальная изменчивость и возрастные изменения у некоторых групп иглокожих // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1946. Вып. 8. С. 145–193.

Дьяконов А.М. Определитель иглокожих дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. 1949. Т. 30. 130 с.

Дьяконов А.М. Иглокожие (Ecinodermata) Чукотского моря и Берингова пролива // Фауна и флора Чукотского моря: Крайний северо-восток Союза ССР. Т. 2.. М.-Л.: АН СССР. 1952. С. 286–310.

Дьяконов А.М. Новости фауны иглокожих (Echinodermata) юго-западного побережья Сахалина по сборам экспедиции Зоологического института АН СССР в 1946 г. // Исслед. дальневост. морей СССР. Вып. 5. М.-Л.: АН СССР. 1958а. С. 260–270.

Дьяконов А.М. Иглокожие (Echinodermata), кроме голотурий, собранные курило-сахалинской экспедицией 1947–1949 годов // Исслед. дальневост. морей СССР. Вып. 5. М.–Л.: АН СССР. 1958б. С. 271–356.

Евдокимов В.В. Продукционные возможности гидробионтов при размножении и моно- и поликультуре и морфофункциональная оценка их гамет / Состояние и перспективы научно-практ. разработок в области марикультуры России: Матер. совещ. М.: ВНИРО, 1996. С. 91–96.

Евдокимов В.В., Родин В.Е., Викторовская Г.И., Павлючков В.А. Размножение морских ежей и приморского гребешка в прибрежных сообществах Японского моря // Онтогенез. 1997. Т. 286, № 1. С. 49–54.

Евдокимов В.В., Хомяк С.А., Евдокимов А.В. Продукционные возможности морских ежей и морфофункциональная оценка их гамет при размножении и прибрежных сообществах Японского моря // Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем. Апатиты: КНЦ РАН, 2001. С. 84.

Евдокимов В.В., Хотимченко Ю.С. Влияние температуры и некоторых других факторов на гаметогенез морских ежей // Экспериментальная экология морских беспозвоночных. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 67–69.

Евдокимов В.В., Хотимченко Ю.С. Регуляция репродуктивных процессов у морского ежа *Strongylocentrotus nudus* // Матер. IV Всесоюз. коллокв. по иглокожим. Тбилиси, 1979. С. 76–79.

Евсеева Н.В. О питании морских ежей *Strongylocentrotus intermedius* в прибрежье Южных Курильских островов // Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов. Владивосток: ТИНРО-Центр, 1999. С. 24–26.

Евсеева Н.В. Особенности питания морских ежей *Strongylocentrotus intermedius* (Agassiz) // Прибрежное рыболовство – XXI век. Тр. СахНИРО, 2002. Т. 3. С. 110–116.

Егоров У.А., Алехина В.А., Волобуева Т.М. и др. Новый биоантиоксидант «Гистохром» в клинике глазных болезней // Вестник офтальмологии № 2. 1999. С. 34–35.

Жерелова О.М., Чекурова Н.Р., Чайлахян Л.М. Влияние ингибиторов кальмодулина и блокаторов Ca^{2+}-каналов на развитие ранних зародышей морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Докл. АН СССР. 1998. Т. 338, № 2. С. 271–74.

Закирова А.Н., Иванова М.В., Голубятников В.Б. и др. Фармакокинетика и клиническая эффективность гистохрома у больных острым инфарктом миокарда // Эксперимент. клинич. фармакол., 1997. Т. 60, № 6. С. 21–24.

Закирова А.Н., Лебедев А.В., Кухарчук В.В. и др. Антиоксидант гистохром: влияние на перекисное окисление липидов и реологическкие свойства крови у больных нестабильной стенокардией // Тер. Арх. 1996. Т. 68, № 8. С. 12–14.

Залуцкая Е.А. Сезонная динамика гликогена в семенниках морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Биол. моря 1988. № 1. С. 65–67.

Зенкевич Л.А. Фауна и биологическая продуктивность моря. Т. 1. Мировой океан. М.-Л.: Наука, 1951. 588 с.

Зернов С.А. Общая гидробиология. М.-Л., 1949. 588 с.

Зименко Н.П., Шевченко И.Н., Санамян Н.И. и др. Кормодобывающая деятельность калана на ограниченной акватории (бухта Глинка, остров Медный, Командорские острова: визуальные наблюдения и копрологический анализ // Зоол. журн. 1988. Т. 77, № 9. С. 1041–1050.

«Золотой рог» ТИБОХ ДВО РАН // Справочник биологически активных пищевых добавок, разработанных на основе дальневосточного сырья животного, растительного, минерального происхождения. Владивосток, 2000. 50 с.

Иваненков В.Н. Гидрохимия Берингова моря. М.: Наука, 1964. 138 с.

Иванов А.В. и др. Большой практикум по зоологии беспозвоночных: Учеб. пособие для студ. биол. спец. ун-тов. В 3-х ч. 3-е изд. перераб. и доп. Ч. 3. М.: Высш. шк., 1985. 390 с.

Ильин Г.В., Несветова Г.И., Петров В.С., Цехоцкая Л.К. Биогенные элементы и режим кислорода // Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. Мурманск: Апатиты, 1985. С. 46–62.

Касьянов В.Л. Половой диморфизм у морских ежей *Strongylocentrotus nudus, S. intermedius* и *Scaphechinus mirabilis* // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 11. С. 1745–1748.

Касьянов В.Л., Крючкова Г.А., Куликова В.А., Медведева Л.А. Личинки морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. М.: Наука, 1983. 216 с.

Касьянов В.Л., Кукин А.Ф., Медведева Л.А., Яковлев Ю.М. Сроки размножения и состояние гонад в нерестовый период у массовых видов двустворчатых моллюсков и иглокожих залива Восток Японского моря // Биологические исследования залива Восток. Владивосток, 1976. С. 157–167.

Касьянов В.Л., Медведева Л.А., Яковлев С.Н., Яковлев Ю.М. Размножение иглокожих и двустворчатых моллюсков. М.: Наука, 1980. 206 с.

Кауфман З.С. Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных. Л.: Наука, 1977. 265 с.

Кафанов А.И., Павлючков В.А. Экология промысловых морских ежей рода *Strongylocentrotus* материкового япономорского побережья России // Изв. ТИНРО, 2001. Т. 128. С. 349–373.

Кизеветтер И.В. Лов и обработка промысловых беспозвоночных дальневосточных морей // Владивосток: Прим. кн. изд-во, 1962. 224 с.

Кизеветтер И.В., Калетина Е.И. Технохимическая характеристика нерыбных объектов Приморья // Изв. ТИНРО, 1939. Т. 17. С. 63–70.

Кинтаро-Кимура. Обработка рыбы и других водных промысловых / Пер. с японск. под ред Н.Т. Березиной. Ч. 1. М.-Л.: Пищепромиздат, 1939. 328 с.

Киселева М.И., Звягинцева Т.Н. Стимулирующее действие фукоиданов из некоторых бурых водорослей на развитие эмбрионов морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Биоактив-

ные вещества из морских макро- и микроорганизмов и наземных растений Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 82–84.

Киселева М.И., Звягинцева Т.Н., Елякова Л.А. Влияние водорастворимых полисахаридов бурых водорослей на развивающиеся эмбрионы морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Исследования в области физико-химической биологии и биотехнологии. Владивосток: Дальнаука, 1998. С. 165–166.

Колдаев В.М., Щепин Ю.В. Влияние электромагнитного излучения и некоторых химических веществ на эмбрионы морского ежа // Новые медицинские технологии на Дальнем Востоке. Владивосток: Дальнаука, 1998. С. 45–46.

Колдаев В.М., Щепин Ю.В., Кашенко С.Д., Гнездилова С.М. Влияние сверхвысокочастотных излучений разной мощности на раннее развитие морских ежей // Вторая всес. конф. по рыбохозяйственной токсикологии. СПб., 1991. С. 54–55.

Комаров Е. Рыбаки отомрут вместе с рыбой // Двенадцать разгневанных стихий. Вып. 5. Владивосток: Делин, 2002. С. 43–46.

Коммерческий бюллетень Госкомрыболовства РФ. Владивосток, 1997. Вып. 1. 40 с.

Комплексное использование морских организмов / Зайцев В.П., Ажгихин И.С., Гандель В.Г. и др. М.: Пищ. пром-сть, 1978. 279 с.

Коротченко О.Д., Мищенко Т.Я., Исай С.В. Простагландины иглокожих // Матер. IV Всесоюз. коллокв. по иглокожим. Тбилиси, 1979. С. 128.

Крупнова Т.Н., Павлючков В.А. Питание серого морского ежа (*Strongylocentrotus intermedius*) в северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО, 2000. Т. 127. С. 372–381.

Крупнова Т.Н., Павлючков В.А., Жук А.П. Создание эколого-экономического поликультурного хозяйства // Экологический вестник Приморья. Марикультура. 2000. № 4. С. 12–17.

Крючкова Г.А. Морфологические особенности личинок и ювенильных особей морских ежей // Матер. IV Всесоюз. коллокв. по иглокожим. Тбилиси, 1979. С. 11–115.

Крючкова Г.А. Краткий определитель личинок морских ежей, офиур и голотурий залива Петра Великого Японского моря // Препринт № 22. Владивосток: ИБМ ДВНЦ, 1987. 56 с.

Кудерский Л.А. Распределение иглокожих (Echinodermata) в Онежском заливе Белого моря // Уч. зап. / Карельск. пед. ин-т, 1963. Т. 15. С. 205–220.

Кузнецов А.П. Материалы по экологии некоторых массовых форм бентоса из района Восточной Камчатки и Северных Курильских островов // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. 1961. Т. 46. С. 85–97.

Кузнецов А.П. Фауна донных беспозвоночных прикамчатских вод Тихого океана и Северных Курильских островов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 269 с.

Кузнецов В.В. Питание и рост растениеядных морских беспозвоночных Восточного Мурмана // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1946. № 4. С. 431–457.

Кусакин О.Г. Фауна и экология равноногих ракообразных *(Crustacea, Isopoda)* литорали Курильских островов // Растительный и животный мир литорали Курильских островов. Новосибирск: Наука, 1974. С. 227–275.

Лебедев А.М. Методы оценки незаконного вылова особо ценных морских биологических ресурсов на Дальнем Востоке России. Владивосток, 2000. 39 с. (Рукопись. Грант № 1977/RU0075. 01/GLP).

Лебедев А.В., Богуславская Л.В., Левицкий Д.О., Максимов О.Б. Механизмы ингибирования Fe_2^+-индуцированного окисления фосфатидилхолина полигидроксинафтахинонами // Биохимия, 1998. Т. 53, № 4. С. 598–603.

Лебедев А.В., Иванова М.В., Красновид Н.И., Кольцова Е.А. Кислотные свойства и взаимодействие с супероксид-анионрадикалом эхинохрома А и его структурных аналогов // Вопр. мед. химии. 1999а. Т. 45, № 2. С. 123–130.

Лебедев А.В., Иванова М.В., Красновид Н.И. Взаимодействие природных полигидрокси-1,4-нафтохинонов с супероксидным анионрадикалом // Биохимия. 1999б. Т. 64, вып. 11. С. 1507–1513.

Лебская Т.К., Двинин Ю.Ф., Константинова Л.А. и др. Химический состав и биохимические свойства гидробионтов прибрежной зоны Баренцева и Белого морей. Мурманск: ПИНРО, 1998. 150 с.

Левашев А.М. Операция «Путина-99»: итоги, задачи // Рыбак Сахалина, 18–24.02.2000.

Левин В.С. Распределение и запасы макробентоса бухты Троица: Диплом. работа. Владивосток, 1969. 68 с.

Левин В.С. Аномальная особь морского ежа *Strongylocentrotus nudus* (Camarodonta, Strongylocentrotidae) // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 3. С. 453–455.

Левин В. С. Промысловая биология морских донных беспозвоночных и водорослей. СПб.: ПКФ «ОЮ-92», 1994. 240 с.

Левин В.С., Бакулин С.В. Морфологическая изменчивость *Strongylocentrotus intermedius* и вопрос о таксономическом статусе *S. pulchellus* (Camarodonta, Strongylocentrotidae) // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 11. С. 1661–1670.

Левин В.С., Коробков В.А. Экология шельфа: проблемы промысла донных организмов. СПб.: Элмор, 1998. 224 с.

Левин В.С., Коробков В.А. Морские ежи России. Биология, промысел, использование. СПб.: ДОРН, 2003. 256 с.

Левин В.С., Найденко В.П. Использование искусственного корма при лабораторном содержании морского ежа *S. intermedius* // Биол. моря. 1987. № 6. С. 50–56.

Левин В.С., Найденко Т.Х. Изменчивость морфологических признаков морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в культуре // Биология морских беспозвоночных. Владивосток. 1990. С. 84–90.

Левин В.С., Найденко В.П., Туркина Н.А. Интенсивность питания морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в экспериментальных условиях // Исследования иглокожих дальневосточных морей. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987 С. 56–82.

Левицкий Д.О., Лебедев А.В., Садретдинов С.М. и др. Полигидрокси-1,4-нафтахиноны, обладающие свойством протектора миокарда при его ишемии и реперфузии // Патент РФ 1833544. БИ, 1993. № 21.

Леонов А.К. Региональная океанография. Л.: Гидрометиздат, 1960. Ч. 1. 765 с.

Лепская Н.В. Изучение разнообразия окраски гонад морских ежей Приморья // Дальневост. регион, конф. мол. ученых «Фундаментальные проблемы охраны окружающей среды». Кн. 1. Владивосток, 1997. С. 62–63.

Лепская Н.В., Задорожный П.А. Составление шкалы цветности гонад промысловых видов морских ежей // Пробл. экологии и рационального природопользования Дальнего Востока. Владивосток: 1998. С. 46–48.

Лукин В.И. Сообщества макробентоса верхней сублиторали о-ва Симушир // Биол. шельфа Курильских о-вов. М.: Наука, 1979. С. 11–60.

Лукин В.И. Сообщества макробентоса сублиторали острова Симушир (Большая Курильская гряда): Автореф. дис. … канд. биол. наук. Владивосток, 1980. 23 с.

Лукин В.И. Биономические типы верхней сублиторали дальневосточных морей СССР // Биология шельфовых зон Мирового океана. Тез. докл. Второй всес. конф. по морской биологии. Владивосток, ДВНЦ АН СССР, 1982. Ч. 1. С. 44–45.

Лукин В.И. Макробентос шельфовой зоны Курильских островов // III Всесоюзная конференция по морской биологии (Севастополь, 18–20 октября 1988 г.): Тез. докл. Киев. 1988. Ч. 1. С. 225–226.

Макарычева А.М. Устойчивость морского ежа *Strongylocentrotus imdiis* к высокой температуре в эмбриональном и раннем личиночном периодах развития // Биол. моря. 1983. № 2. С. 26–31.

Максимов О.Б., Кольцова Е.А., Мищенко Н.П. и др. Новый кардиопротекторный препарат гистохром // Здоровье населения Дальнего Востока. Региональная ассамблея. Владивосток: Уссури, 1996а. С. 260.

Максимов О.Б., Кольцова Е.А., Мищенко Н.П. и др. Применение препарата гистохром в офтальмологии // Здоровье населения Дальнего Востока. Региональная ассамблея. Владивосток: Уссури, 1996б. С. 259.

Максимов О.Б., Горовой П.Г., Кольцова Е.А., Кулеш Н.И. Природные антиоксиданты // Вестник ДВО РАН, 1996в. № 1. С. 40–51.

Малкин Е.М. Принцип регулирования промысла на основе концепции репродуктивной изменчивости популяций // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35, № 4. С. 537–540.

Межевикина М.Л., Попов В.П., Галат В.В., Чайлахян Л.М. Изменение ультраструктуры яйцеклеток морского ежа при действии диметилсульфоксида // Докл. АН, 1995. Т. 344, № 3. С. 417–420.

Мензорова Н.И., Гафуров Ю.М., Рассказов В.А. Выделение и некоторые свойства Ca,Mg-зависимой дезоксинуклеазы из эмбрионов морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Биохимия. 1976. Т. 41, № 11. С. 2007–2017.

Мензорова Н.И., Маркова А.В., Рассказов В.А. Высокостабильная Ca,Mg-зависимая ДНКаза из гепатопанкреаса краба // Биохимия. 1994. Т. 59, № 3. С. 449–456.

Мензорова Н.И., Рассказов В.А. Ca, Mg-зависимая ДНКаза эмбрионов морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* специфична к локальным конформациям В-ДНК // Докл. АН, 1983. Т. 26, № 6. С. 1501–1504.

Мензорова Н.И., Сибирцев Ю.Т., Рассказов В.А. Сравнение свойств ДНКаз из яйцеклеток и сперматозоидов морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Биоактивные вещества из морских макро- и микроорганизмов и наземных растений Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 119–121.

Милованов В.К., Кольцова Е.А., Шайдуллин И.Н., Варнавская В.А. Химическая природа антиоксидантов и их действие при замораживании семени баранов // Животноводство. 1981. № 3. С. 42–43.

Милованов В.К., Максимов О.Б., Кольцова Е.А. и др. Применение эхинохрома при искусственном осеменении овец // Животноводство. 1983. № 9. С. 45–46.

Милованов В.К., Соколовская И.И., Абилов А.И. и др. Среда для разбавления спермы сельскохозяйственных животных. А. с. СССР № 1080819. БИ, 1984. № 11.

Морозов Н.Н. Некоторые особенности экологии морских ежей рода *Strongylocentrotus* // Вестн. зоол. 1981. № 6. С. 77–79.

Мотавкин П.А., Евдокимов В.В. Экспериментальная регуляция оогенеза у морских ежей // Цитология. 1976. Т. 18. № 1. С. 22–26.

Мотавкин П.А., Евдокимов В.В. Гибридные морские ежи рода *Strongylocentrotus* // Докл. АН СССР, 1978. Т. 241, № 6. С. 1451–1453.

Найденко Т.Х., Дзюба С.М. Рост и размножение морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в лабораторных условиях // Биол. моря. 1982а. № 4. С. 20–24.

Найденко Т.Х., Дзюба С.М. Рост и размножение морских ежей в лабораторных условиях // Проблемы рационального использования промысловых беспозвоночных. Калининград: АтлантНИРО, 1982б. С. 128–130.

Найденко Т.Х., Кольцова Е.А. Использование антиоксиданта эхинохрома А при криоконсервации эмбрионов и личинок морских ежей // Биол. моря. 1998. Т. 24, № 3. С. 198–201.

Найденко В.П., Третьяков А.С., Школдин А.В. Зависимость сроков полового созревания морских ежей *Strongylocentrotus intermedius* в заливе Посьета от условий местообитания // Подводные гидробиологические исследования. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 142–146.

Наумов А.Д., Оленев А.В. Зоологические экскурсии на Белом море: Пособие для летней учебной практики по зоологии беспозвоночных / Под. ред. А.А. Стрелкова. Л.: ЛГУ, 1981. 176 с.

Низяев С., Букин С. Квотирование промысла донных беспозвоночных // Рыб. хоз-во. 1999. № 1. С. 29.

Новиков В.Л. Синтез и свойства вторичных метаболитов некоторых высших растений и морских беспозвоночных и родственных им соединений // Успехи в изучении природных соединений. Владивосток: Дальнаука, 1999. С. 33–84.

Оганесян С.А. Динамика размножения морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* Баренцева моря в связи с условиями обитания // Современное состояние и перспективы исследований экосистем Баренцева, Карского морей и моря Лаптевых. Мурманск, 1995. С. 70–71.

Одинцов В.С., Рябушко В.И. Влияние содержания кислорода в воде на дыхание некоторых иглокожих // Биол. моря. 1979. № 3. С. 57–61.

Одинцова Н.А. Основы культивирования клеток морских беспозвоночных. Владивосток: Дальнаука, 2001. 162 с.

Океанографическая энциклопедия. Л.: Гидрометиздат, 1974. 631 с.

Орлова Т.Ю., Коновалова Г.В., Ошурков В.В. «Красный прилив», вызванный цветением инфузории *Mesodinium rubrum* в Авачинской губе (Камчатка) // Биол. моря. 1985. № 6. С. 54–61.

Ошурков В.В., Бажин А.Г., Лукин В.И. Изменение структуры бентоса Командорских островов под влиянием хищничества калана // Природные ресурсы Командорских островов. М.: МГУ, 1991. С. 171–184.

Ошурков В.В., Бажин А.Г., Лукин В.И., Севостьянов В.Ф. Хищничество калана и структура сообществ бентоса Командорских островов // Биол. моря. 1989. № 6. С. 50–60.

Павлючков В.Н., Крупнова Т.Н. Морские ежи — ценные морепродукты Приморья // Рыб. хозво. 1999. № 1. С. 38–39.

Павлючков В.Н., Крупнова Т.Н. Как сохранить морских ежей? // Марикультура. Экологический вестник Приморья. Владивосток, 2000. С. 18–19.

Поганкин М.В. Материалы по экологии иглокожих залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. 1952. Т. 37. С. 175–200.

Погребов В.Б., Кашенко В.П. Донные сообщества твердых грунтов залива Восток Японского моря // Биол. исслед. зал. Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 63–82.

Погребов В.Б., Пропп М.В., Тарасов В.Г. Экологическая система фиордовой губы Баренцева моря. 2. Донные сообщества // Биол. моря. 1975. № 4. С. 51–60.

Попов А.М. О фауне Авачинской губы и ее распределение по биоценозам // Докл. АН СССР. 1935. Т. 4 (9), № 8–9. С. 353–356.

Препарат – гистохром // Научные разработки для практического использования. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука, 1999. 56 с.

Прогноз возможного вылова промысловых гидробионтов на ДВ-бассейне России в 2000 г. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2000. 124 с.

Пропп М.В. Донные сообщества ламинарий и литотамния в верхней сублиторали Восточного Мурмана // Тр. Мурм. морск. биол. ин-та. 1966. Т. 11, № 15. С. 92–114.

Пропп М.В. Экология прибрежных донных сообществ Мурманского побережья Баренцева моря. Л.: Наука, 1971. 197 с.

Пропп М.В. Экология морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* Баренцева моря: метаболизм и регуляция численности // Биол. моря. 1977. № 1. С. 39–51.

Пропп М.В., Денисов В.А., Погребов В.Б., Рябушко В.И. Экологическая система фиордовой губы Баренцева моря. 1. Гидрологическая и гидрохимическая характеристика // Биол. моря. 1975. № 3. С. 44–56.

Пропп М.В., Пропп Л.Н., Тарасов В.Г. Гидрохимические условия и суточная динамика кислорода, хлорофилла и биогенных элементов в бухте Кратерной // Биол. моря. 1989. № 3. С. 36–44.

Раков В.А. Регулирование промысла и воспроизводства морских ежей в Японском море // Рыбохозяйственные исследования океана: Мат-лы юбил. науч. конф. Владивосток: Дальрыбвтуз, 1996. Ч. 2. С. 147–148.

Раков В. А., Табунков В. Д. Находка морского ежа *Pseudocentrotus depressus* у Южных Курильских островов // Биол. моря. 2001. Т. 27. № 6. С. 456–457.

Рассказов В.А., Звягинцева Т.Н., Сова В.В., Елякова Л.А. Ферменты из морских организмов. Основные свойства и перспективы их использования // Вестник ДВО РАН, 1999. № 4. С. 56–66.

Рассказов В.А., Мензорова Н.И., Кожемяко В.Б. и др. Нуклеазы и фосфатазы морских организмов: свойства, специфичность и перспективы их использования // Успехи в изучении природных соединений. Владивосток: Дальнаука, 1999. С. 141–149.

Ромашина Н.А. Морские беспозвоночные как источник эйкозапентаеновой и других полиеновых кислот // Биол. моря. 1983. № 1. С. 66–68.

Рудникова Л.Т. Липиды гонад морского ежа *Strongilocentrotus nudus* на основных стадиях полового цикла: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Владивосток, 1975. 27 с.

Рябушко В.И. Влияние факторов среды на дыхание морских ежей *Strongylocentrotus droebachiensis* // Биол. моря. 1975. № 5. С. 23–28.

Сарафанова Л.А. Применение пищевых добавок. Технические рекомендации. СПб.: Изд-во «ГИОРД», 2001. 176 с.

Сафронова В.Г., Вараксина Г.С., Чемерис Н.К. Повреждающее действие магнитных полей на ранних стадиях развития морских ежей *Strongylocentrotus intermedius* // Биол. мембран, 1992. Т. 9, № 10–11. С. 1169–1171.

Седова Л.Г. Влияние температуры воды на скорость потребления кислорода морским ежом *Strongylocentrotus intermedius* // Биол. моря. 2000. Т. 26, № 1. С. 53–54.

Седова Л.Г., Брегман Ю.Э. и др. Скорость потребления и усвояемость различных кормов морскими ежами *Strongylocentrotus intermedius* (Agassiz) // Рыбохозяйственное исследование Мирового океана. Владивосток: Дальрыбвтуз, 1999. С. 159–160.

Седова Л.Г., Викторовская Г.И. Влияние репродуктивной активности на скорость питания у морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (Agassiz) // Изв. Тихоокеан. н.-и. рыбохоз. центра. 2002. 131. С. 315–320.

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

Сенников А.М., Матюшкин В.Б. Состояние запасов морского ежа в прибрежье Мурмана и перспективы их промыслового освоения // Материалы отчетной сессии по итогам НИР ПИНРО 1993 г. Мурманск, 1994. С. 199–203.

Сенников А.М., Матюшкин В.Б. Морской еж — перспективный объект добычи у Мурманского побережья // Биопромысловые и экономические вопросы мирового рыболовства // М.: ВНИЭРХ, 1996. Вып. 3–4. С. 14–20.

Сенников А.М., Лебская Л.А., Шаповалова Л.А. Перспективы промысла и пищевая ценность морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* (O.F. Müller), обитающего в Баренцевом море // VI Всероссийская конференция по промысловым беспозвоночным: Тезисы докладов. М.: ВНИРО, 2002. С. 182–184.

Серебров Л.И. Орудия для сбора морского ежа с малых плавсредств // Нетрадиционные объекты морского промысла и перспективы их использования. Мурманск, 1997. С. 141–143.

Серебров Л.И., Тарасова Г.П. Простые орудия лова морского ежа // Промысловые и перспективные для использовании водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1998. С. 443–452.

Сибирцев Ю.Г. Кислая сайт-специфичная ДНКаза яйцеклеток морского ежа *Strongylocentrotus intermedius:* выделение, свойства и специфичность: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1990. 22 с.

Сибирцев Ю.Т., Конечный А.А., Рассказов В.А. Выделение и свойства кислой сайт-специфичной эндонуклеазы из зрелых яйцеклеток морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Биохимия, 1985, Т. 50. № 7. С. 1095–1104.

Сибирцев Ю.Т., Мензорова Н.И., Рассказов В.А. Специфичность действия кислой ДНКазы яйцеклеток морского ежа *S. intermedius* по отношению к синтетическим и природным субстратам // Исследования в области физико-химической биологии и биотехнологии. Владивосток: Дальнаука, 1998. С. 42–44.

Сибирцев Ю.Т., Мензорова Н.И., Шастина В.В., Рассказов В.А. Множественность ДНКаз в спермиях морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Докл. АН, 2001а. Т. 376, № 1. С. 117–119.

Сибирцев Ю.Т., Мензорова Н.И., Шастина В.В., Рассказов В.А. Множественность ДНКаз в половых продуктах морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Биоактивные вещества из морских макро- и микроорганизмов и наземных растений Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2001б. С. 180–183.

Сибирцев Ю.Т., Рассказов В.А. Эндонуклеазы зрелых яйцеклеток морского ежа *Strongylocentrotus intermedius*, производящие ограниченный гидролиз ДНК // Докл. АН, 1983. Т. 271, № 2. С. 478–480.

Скарлато О.А., Голиков А.Н. Биоэнергетические ресурсы шельфа Восточной Камчатки и закономерности их распределения // Фауна и гидробиология шельфа западной тихоокеанской части. Материалы 14-й Тихоокеанской научной конференции. Вып. 4. Владивосток, 1982. С. 35–42.

Скарлато О.А., Голиков А.Н., Василенко С.В., Цветкова Н.А., Грузов Е.Н., Несис К.Н. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посьет (Японское море) // Биоценозы залива Посьет Японского моря. Л.: Наука, 1967. Т. 5 (13). С. 5–61.

Скорик В. Отчет по экспорту морских ежей и других объектов марикультуры из Приморского края в Японию. Отару, 1999. 17 с. (рукопись)

Смирнов А.В. Фауна иглокожих залива Анива Охотского моря // Фауна и гидробиология шельфовых зон Тихого океана: Матер. 14-й Тихоокеан. науч. конгр. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1982. Вып. 4. С. 112–117.

Смирнов А.В., Смирнов И.С. Иглокожие моря Лаптевых // Экосистемы Новосибирского мелководья и фауна моря Лаптевых и сопредельных вод. Л.: Наука, 1990. т. 37 (45).С. 411–462.

Степанов В.В. Характеристика температуры и солености воды залива Восток Японского моря // Биол. исслед. зал. Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 12–22.

Стехова С.И., Шенцова Е.Б., Кольцова Е.А., Кулеш Н.И. Антимикробная активность полигидроксинафтохинонов из морских ежей // Антибиотики и химиотерапия. 1988. Т. 33, № 11. С. 831–833.

Стрелков А.А. Тип Echinodermata — иглокожие. Класс Echinoidea — морские ежи. *Strongylocentrotus droebachiensis* // Большой практикум по зоологии беспозвоночных. Ч. II. М.: Наука, 1946. С. 565–580.

Сухин И.Ю. Особенности питания серого и черного морских ежей на участке о. Путятин – м. Островной // Тез. докл. регион. конф. по актуальным проблемам биологии и экологии, Владивосток: ДВГУ, 1998. С. 128–129.

Сухин И.Ю. Сравнительная оценка пищевого спектра черного и серого морских ежей в разные сезоны на экспериментальных полигонах в бухте Прогулочной (Японское море) // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. 2002а. 131. С. 423–429.

Сухин И.Ю. Сравнительный анализ состава содержимого кишечников серого и черного морских ежей // Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра. 2002б. 131. С. 306–314.

Сухин И.Ю. Зависимость размеров и формы тела черного и серого морских ежей от состава пищи и условий обитания. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центр. Владивосток, 2002в. 16 с. Деп. в ВНИЭРХ 14.01.02, N 1379-рх200.

Сухин И.Ю. Сезонная динамика пищевых рационов серого и черного морских ежей // Междунар. научный форум «Техника и технологии в рыбной отрасли XXI века»: Тр. 2 Междунар. науч. конф., Владивосток, 25–27 сент. 2002 г. Т. 1. Рыбохозяйственные исследования Мирового океана. Владивосток, 2002. С. 114–116.

Сухин И.Ю. Влияние температуры на скорость потребления пищи правильными морскими ежами рода *Strongylocentrotus* // Тез. докладов Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 140-летию со дня рождения Н.М. Книповича (Мурманск, 23–25 апр., 2002). Мурманск, 2002д. С. 189–190.

Табунков В.Д. Экология и продукция некоторых промысловых видов и их роль в биоценозах шельфа Южного Сахалина // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л.: Наука, 1974. С. 114–115.

Табунков В.Д. О межвидовой конкуренции двух видов морских ежей рода *Strongylocentrotus* в биоценозах мелководья Юго-Западного Сахалина // Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. Биол. продуктивн. и биохимия Мирового океана. Л.: Наука, 1978. С. 84–86.

Таникава И. Продукты морского промысла Японии. М.: Пищ. пром-сть, 1975. 352 с.

Тарасов В.Г., Жирмунский А.В. Исследования экосистемы бухты Кратерной (Курильские острова) // Биол. моря. 1989. № 3. С. 4–12.

Татаренко Д.Е., Полтораус А.Б. Генетическое единство морских ежей *Strongylocentrotus intermedius* и *S. pulchellus* (Echinoidea, Strongylocentrotidae) // Зоол. журн. 1988. Т. 67, вып. 5. С. 713–718.

Татаренко Д.Е., Полтараус А.Б. Принадлежность морского ежа *Pseudocentrotus depressus* к семейству Strongylocentrotidae и выделение в этой группе нового рода *Mesocentrotus* по данным ДНК-ДНК-гибридизации и сравнительной морфологии // Зоол. журн. 1993. Т. 72, вып. 2. С. 61–72.

Терентьева Н.А., Немцева Ю.А., Терентьев Л.Л., Рассказов В.А. Определение уровня активности тимидин- и тимидилаткиназ в гонадах морских беспозвоночных // Биоактивные ве-

щества из морских макро- и микроорганизмов и наземных растений Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 194–195.

Терентьев Л.Л., Терентьева Н.А., Захарова Л.А., Рассказов В.А. Тимидинкиназа из яйцеклеток морского ежа // Биохимия. 1990. Т. 55, № 12. С. 2293–2300.

Терентьев Л.Л., Терентьева Н.А., Захарова Л.А., Рассказов В.А. Тимидин- и тимидилаткиназы из яйцеклеток морского ежа // Биологически активные вещества гидробионтов — новые лекарственные, лечебно-профилактические и технические препараты. Владивосток, 1991. С. 29–30.

Терентьев Л.Л., Терентьева Н.А., Рассказов В.А. Выделение и некоторые свойства тимидилаткиназы морского ежа // Биохимия. 1999. Т. 64, № 1. С. 99–105.

Терехова Т. А. Обмен липидов в раннем развитии морского ежа: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Киев, 1981. 23 с.

Тихий океан (Серия: География Мирового океана). Л.: Наука, 1981. 388 с.

Толкачева В.Ф., Лебская Т.К., Ильина Л.П. Технология масла икорного из гонад кукумарии и морского ежа // 10-я науч.-техн. конф. профессорско-препод. состава МГТУ. Мурманск, 1999. С. 419.

Турпаева Е.П. Питание и пищевые группировки донных беспозвоночных // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1953. Т. 7. С. 259–300.

Турпаева Е.П. Влияние природных факторов среды на морских беспозвоночных животных // Биол. объектов марикультуры: Экол. и культивирование беспозвоноч. и водорослей. М., 1987. С. 15–20.

Тутельян В.А. Стратегия разработки, применения и оценки эффективности биологически активных добавок к пище // Вопр. питания. 1996. № 6. С. 3–11.

Тутельян В.А., Попова Т.С. Новые стратегии в лечебном питании. М.: Медицина, 2002. 144 с.

Тутельян В.А., Суханов Б.П., Австриевских А.Н., Позняковский В.М. Биологически активные добавки в питании человека. Томск: Изд-во НТЛ, 1999. 296 с.

Фадеев В.И. Макробентос верхней сублиторали в районе Сихотэ-Алинского биосферного заповедника // Биол. моря. 1980. № 6. С. 13–20.

Фадеев В.И. Сообщества макробентоса верхней сублиторали острова Монерон // Бентос шельфа острова Монерон. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 18–40.

Фадеев В.И., Ивин В.В. Фауна морских ежей шельфа острова Монерон // Бентос шельфа острова Монерон. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 114–127.

Хайлов К.М., Зевалко С.Н., Каменир Ю.Г., Парчевский В.П. Биологические и физические параметры обрастаний в море и конструирование искусственных рифов // Искусствен. рифы для рыбн. хоз-ва: Тез. докл. Всес. конф. (Москва, 2–4 декабря 1987). М.: ВНИРО, 1987. С. 35–37.

Хилборн Р., Уолтерс К. Количественные методы оценки рыбных запасов. Выбор, динамика и неопределенность. СПб.: Политехника, 2001. 228 с.

Химический состав и биологическое действие икры морских ежей. Научный отчет. Владивосток: Институт биологически активных веществ, 1969. 198 с. (Рукопись)

Холодов В.И. Трансформация органического вещества морскими ежами (Regularia). Киев: Наукова думка, 1981. 158 с.

Холодов В.И., Нгуен Так Ан, Рябушко В.И. Некоторые особенности трофодинамики и метаболизма неполовозрелого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Биол. моря. 1983. №3. С. 58–65.

Хотимченко Ю.С. Регуляция гаметогенеза у иглокожих // Гистофизиология эффекторных и рецепторных механизмов нервной системы морских организмов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 7–20.

Хотимченко Ю.С. Влияние адренотроиных и холинотропных веществ на рост, созревание и вымет яйцеклеток морского ежа *Strongylocentrotus nudus* // Биол. моря. 1982. № 2. С. 57–63.

Хотимченко Ю.С. Биохимический состав и морфология гонады морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в течение репродуктивного цикла // Владивосток: ИБМ ДВО АН СССР, 1987. 25 с. Деп. в ВИНИТИ, № 8061–В87.

Хотимченко Ю.С. Моноаминергическая и холинергическая регуляция размножения у иглокожих и двустворчатых моллюсков: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 1989. 47 с.

Хотимченко Ю.С., Деридович И.И., Мотавкин П.А. Биология размножения и регуляция гаметогенеза и нереста у иглокожих. М.: Наука, 1993. 168 с.

Христофорова Н.К. Острова Ушишир: физико-географическая характеристика // Биол. моря. 1989. № 3. С. 12–19.

Царева Л.М. Возможности организации промысла морских ежей вида *Strongylocentrotus nudus* и *Strongylocentrotus intermedius* с помощью ловушек // Сырьевые ресурсы и биологические основы рационального использования промысловых беспозвоночных. Владивосток: ТИНРО, 1988. С. 132–133.

Царева Л.М. Ловушки для промысла морских ежей / Совершенствование и создание новых способов и орудий лова. Владивосток: ТИНРО, 1990. С. 101–104.

Цехоцкая Л.К. Водные массы // Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. Мурманск: Апатиты, 1985. С. 42–45.

Швилкин А.В., Афонская Н.И., Черпаченко Н.М. и др. Исследование протективного действия полигидрокси-1,4-нафтохинонов на модели экспериментальной окклюзии-реперфузии миокарда // Кардиология. 1991а. Т. 31, № 10. С. 81–82.

Швилкин А.В., Серебрякова Л.И., Цкиташвили О.В. и др. Влияние эхинохрома на экспериментальное реперфузионное повреждение миокарда // Кардиология. 1991б. Т. 31, № 11. С. 79–81.

Широкова Н.И., Сова В.В., Назарова Н.И., Елякова Л.А. Бета-1,3-глюконаза морского ежа // Биологически активные вещества гидробионтов — новые лекарственные, лечебно-профилактические и технические препараты. Владивосток, 1991. С. 32–33.

Широколобов В.Н. Соленость воды // Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. Мурманск: Апатиты. 1985. С. 37–38.

Шкуратов Д.Ю., Дроздов А.Л. Влияние электромагнитных волн сверхвысокой частоты, низкоинтенсивного лазерного излучения и некогерентного инфракрасного излучения на гаметы, эмбрионы и личинки морских беспозвоночных // Новые медицинские технологии на Дальнем Востоке. Владивосток: Дальнаука, 1998. С. 35–45.

Шкуратов Д.Ю., Кашенко С.Д., Щепин Ю.В. Влияние электромагнитных излучений на раннее развитие морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Биол. моря. 1998. Т. 24, № 4. С. 236–239.

Шорыгин А.А. Иглокожие Белого моря // Тр. Плавуч. Морск. ин-та. М., 1926. Т. 2, вып. 1. 59 с.

Шорыгин А.А. Иглокожие Баренцева моря // Тр. Морск. науч.-иссл. ин-та. 1928. Т. 3, № 4. 128 с.

Шорыгин А.А. Тип Echinodermata — Иглокожие // Определитель фауны и флоры северных морей СССР. М.: «Советская наука», 1948. С. 465–495.

Шульгина Н.А., Догадова Л.П., Тихомирова Н.М. и др. Способ лечения ожогов глаз // Патент РФ 2038088. БИ, 1995. № 18.

Щепин Ю.В. Свободные аминокислоты гонад морского ежа *Strongylocentrotus nudus* на основных стадиях полового цикла // IV Всес. коллокв. по иглокожим. Тбилиси, 1979. С. 205–207.

Юрьева М.И., Викторовская Г.И., Акулин В.Н. Состав липидов гонад морского ежа *Strongylocentrotus pallidus* // Изв. ТИНРО, 2000. Т. 127. С. 483–489.

Явнов С.В. Монтаж и постановка искусственных рифов в прибрежных водах зал. Петра Великого Японского моря // Искусственные рифы для рыбн. хоз-ва. М.: ВНИРО, 1990. С. 27–36.

Яковлев С.Н. Размножение морских ежей *Strongylocentrotus nudus* и *S. intermedius* в заливе Восток Японского моря // Биологические исследования залива Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 136–142.

Яковлев С.Н. Плодовитость морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* и методы ее оценки // Биол. моря. 1987. № 5. С. 46–52.

Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П. Адаптивная пластичность планктотрофных личинок морских беспозвоночных // III Всес. конф. по морской биологии: Тез. докл. Киев, 1988. Ч. 1. С. 100.

Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П. Влияние опреснения на разные стадии развития морских ежей рода *Strongylocentrotus* // Биол. моря. 1991. № 6. С. 47–52.

Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П. Адаптивные возможности личинок морского ежа *Strongylocentrotus nudus* при продолжительном и кратковременном опреснении // Биол. моря. 1992. № 1–2. С. 59–68.

Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П. Определение оптимальных температур для дробления морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Биол. моря. 1994. Т. 20. № 4. С. 311–316.

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.

Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П., Кашенко С.Д. Вертикальное распределение личинок морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* при поверхностном опреснении // Биол. моря. 2002. Т. 28, № 3. С. 208–213.

Agassiz A., Clark H.L. Preliminary report on the Echini collected in 1906 by the U.S. Fish Commission steamer «Albatross». Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. 1907. 51 (5): 109–139.

Agatsuma Y. *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz). Fishes and marine invertebrates of Hokkaido: Biology and fisheries / K. Nagasawa, M. Torisawa (eds), Sapporo: Kita-Nihon Kaiyo Center Co. Ltd. 1991. P. 324–329.

Agatsuma Y. Ecological studies on the population dynamics of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus*. Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. Stn. 1997. 51: 1–66.

Agatsuma Y. Aquaculture of the sea urchin (*Strongylocentrotus nudus*) transplanted from coralline flats in Hokkaido, Japan. J. Shellfish Research. 1998. 17: 1541–1547.

Agatsuma Y. Gonadal growth of the sea urchin, *Strongylocentrotus nudus,* from trophically poor coralline flats and fed excess kelp, *Laminaria religiosa*. Suisanzoshoku. 1999. 47: 325–330.

Agatsuma Y. Ecology of *Strongylocentrotus intermedius* // Edible sea urchins: biology and ecology / J.M. Lawrence (ed.), Amsterdam: Elsevier Science. 2001a. P. 333–346.

Agatsuma Y. Ecology of *Strongylocentrotus nudus* // Edible sea urchins: biology and ecology. J.M. Lawrence (ed.), Amsterdam: Elsevier Science. 2001b. P. 347–361.

Agatsuma Y., Momma H. Release of cultured seeds of sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz), in the Pacific coastal waters of southern Hokkaido. Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. Stn. 1988. № 31. P. 15–25.

Agatsuma Y, Kawamata K., Motoya S. Reproductive cycle of cultured seeds of the sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* produced from geographically separated population // Suisanzoshoku. 1994. 42: 63–70.

Agatsuma Y., Nakao S., Motoya S. et al. Relationship between year-to-year fluctuations in recruitment of juvenile sea urchins Strongylocentrotus nudus and seawater temperature in southwestern Hokkaido. Fish. Sci. 1998. 64 (1): 1–5.

Agatsuma Y., Nakata A., Matsayama K. Feeding and assimilation of the sea urchin, *Strongylocentrotus nudus* for *Laminaria religiosa*. Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. Stn. 1993. 40: 21–29.

Allain, J.Y. Mortalidad natural de *Lytechinus variegatus* (Lamarck) (Echinodermata: Echinoidea) en la Bahia de Cartagena, Colombia // Museo del Mar. Bol. 1975. № 27. P. 51–60.

Allain J.Y. Age et croissance de *Paracentrotus lividus* (Lamarck) et *de Psammechinus miliaris* (Gmelin) des cotes Nord de Bretagne (Echinoidea) // Cah. Biol. Mar. 1987. № 19. P. 11–21.

Andrew N.L. The interaction between diet and density in influencing reproductive output in the echinoid *Evechinus chloroticus* (Val.). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1986. 97: 63–79.

Andrew N.L. Contrasting ecological implications of food limitation in sea urchins and herbivorous gastropods. Mar. Ecol. Progr. Ser. 1989. 51 (1–2): 189–193.

Andrew N.L., Agatsuma Y, Ballesteros E. et al. Status and management of world sea urchin fisheries // Oceanography and Marine Biology: An Annual Review. 2002. 40: 343–425.

Andrew N.L., Underwood A.J. Density-dependent foraging in the sea urchin *Centrostephanus rodgersii* on shallow subtidal reefs in New South Wales, Australia. Mar. Ecol. Progr. Ser. 1993. 99: 89–98.

Ball E.G., Cooper O. Echinochrome: its absorption spectra, pK_1 value, and concentration in the eggs, amoebocytes, and test of *Arbacia punctulata* // Biol. Bull. 1949. № 79. P. 353.

Balsamo V. Management of an aquaculture company: evaluation of economic and technical aspects. Yokota Y., Matranga V., Smolenika Z. The sea urchin: from basic biology to aquaculture. Lisse: A.A. Balkema Publishers, 2002. P. 177–189.

Barr L. Studies of populations of sea urchins, *Strongylocentrotus sp*., in relation to underground nuclear testing at Amchitka Island, Alaska. BioScience. 1971. 21: 614–617.

Bazhin A.G. Restructuring of the sea urchin communities under predation of sea otters. 31-st European Marine Biology Symposium, St.-Petersburg, Russia, 9-13 Sept., 1996. Thesis of report. P. 82.

Bazhin A.G. Sea urchin (*Strongylocentrotus* spp.) fisheries in Kamchatka: current condition and problems. Proceedings of the North Pacific symposium on invertebrate stock assessment and management / G.S. Jamieson, A. Campbell (eds). Canadian Special Publication of Fish, and Aquat. Sci. 1998. P. 417–422.

Bedard R.W. Sea urchin. Ottawa: Fisheries and Fish Products Division, Department of Industry, Trade. Commerce, 1973. 24 p.

Bernard F.R. Fishery and reproductive cycle of the red urchin, Strongylocentrotus franciscanus, in British Columbia. J. Fish. Res. Board. Can. 1977. 34: 604–610.

Bernard F.R., Miller D.C. Preliminary investigation on the red sea urchin resources of British Columbia *[Strongylocentrotus franciscanus* (Agassiz)] // Fish. Res. Bd. Canada. Tech. Rept. 1973. № 400. 37 p.

Bertalanffy L. Problems of life // John Wiley and Sons Inc., New York. 1952. 216 p.

Bianconcini M.S., Mendes E.G., Valente D. The respiratory metabolism of the lantern muscles of the sea urchin *Echinometra lucunter* L.-1. The respiratory intensity // Comp. Biochem. Physiol. 1985. № 80A. P. 1–4.

Biermann C.H. The molecular evolution of sperm binding in six species of sea urchins (Echinoida: Strongylocentrotidae) // Molecular Biology and Evolution. 1998. 15: 1761–1771.

Binyon J. Physiology of echinoderms. Oxford ets.: Pergamon Press, 1972. 264 p.

Black R., Codd C., Herbert D., Vink S., Burt J. The functional significance of the relative size of Aristotle's lantern in the sea urchin *Echinometra mathaei* (de Blainville). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1984. 77: 81–97.

Black R., Johnson M.S., Trendall J.T. Relative size of Aristotle's lantern in *Echinometra mathei* occurring at different densities // Mar. Biol. 1982. № 71. P. 101–106.

Bookbinder L.H., Shick J.M. Anaerobic and aerobic metabolism in ovaries of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. Mar. Biol. 1986. 93 (1): 103–110.

Botsford L.W., Castilla J.C, Peterson C.H. The management of fisheries and marine Ecosystems. Science. 1997. 277: 509–515.

Breen P.A., Adkins B.E. Growth rings and age in the red sea urchin, *Strongylocentrotus franciscanus* // Fish. Research Board of Canada, Manuscript Rept. Series. 1976. 1413 p.

Breen P.A., Mann K.H. Destructive grazing of kelp by sea urchins in Eastern Canada. J. Fish. Res. Can. 1976. 33: 1278–1283.

Brykov V.A., Kukhlevskii A.D. Isolation and some properties of origins of DNA-replication in developing sea-urchin embryos. Molec. Biol. 1987. 21 (5): 1115–1120.

Brykov V.A., Kukhlevskii A.D. Relationship of changes in the palindromic fraction to processes of DNA-replication in early development of the sea-urchin. Molec. Biol. 1988. 22 (2): 304–309.

Bustos E., Godoy C., Olave S., Troncoso R. Desarrollo de tecnicas de produccion de semillas y repoblacion de recursos bentonicos // Institute de Fomento Pesquero, Santiago de Chile. 1991.

Calow P. Exploring the adaptive landscapes of invertebrate life cycles // Adv. Invert. Reprod. 1984. № 3. P. 329–342.

Calow P., Townsend C.R. Energetics, ecology, and evolution // Townsend C.R. and Calow P. (eds). Physiological Ecology An Evolutionary Approach to Resource Use Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK. 1981. P. 3–19.

Cellario C., Fenaux L. *Paracentrotus lividus* (Lamarck) in culture (larval and benthic phases): parameters of growth observed during two years following metamorphosis // Aquaculture. 1990. № 84. P. 173–188.

Christiane H. Biermann C.H., Marks J.A., Vilela-Silva A.-C.E.S., Castro M.O., Mourao P.A.S. Carbohydrate-based species recognition in sea urchin fertilization: another avenue for speciation? Evolution & Development. 2004. 6 (5): 353–361.

Comely C.A., Ansell A.D. Population density and growth of *Echinus esculentus.* L. on the Scottish west coast // Est. Coastal Shellfish Sci. 1988. № 27. P. 311–334.

Conand C., Sloan N.A. World Fisheries for Echinoderm. Marine Invertebrate fisheries. Their Assessment and Management / Ed. by John F. Caddy. N.Y–London: John Wiley and Sons, Inc. 1989. P. 647–663.

Contreras S., Castilla J. C. Feeding behavior and morphological adaptations in two sympatric sea urchins species in central Chile // Mar. Ecol.—Prog. Ser. 1987. № 38. P. 217–224.

Creaser E.P., Weeks W. Sea urchin drag study report. Final report to Maine Department of Marine Resources, 1998. 10 p.

Dafni J. Abnormal growth pattern in the sea urchin *Tripneustes f. gratilla* (L.) under pollution (Echinodermata, Echinoidea). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1980. 47: 259–279.

Dafni J. Skeletal deformations in sea urchins due to pollution in the Gulf of Eilat Red Sea. Isr. J. Zool. 1981. 30: 107–108.

Dafni J. Aboral depression in the tests of the sea urchin *Tripneustes f gratilla* (L.) in the Gulf of Elat Red Sea. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1983. 67: 1–15.

Dafni J. Growth rate of the sea urchin *Tripneustes gratilla elatensis* // Isr. J. Zool. 1992. № 38. P. 25–33.

Dafni J., Tobol R. Population structure patterns of a common Red Sea echinoid *(Tripneustes gratilla elatensis)* // Isr. J. Zool. 1986/87. № 34. P. 191–204.

Delmas P. Etude des populations de *Paracentrotus lividus* (Lam.) (Echinodermata: Echinoidea) soumises a une pollution complexe en Provence nord-occidentale: densites, structure, processus de detoxication (Zn, Cu, Pb, Cd, Fe) // Doc. Sci. Thesis, Universite d'Aix-Marseille III, Marseille. 1992. 205 p.

Delmas P., Regis M.B. Impact of a massive domestic pollution on the biology and morphometry of the Echinoid Paracentrotus lividus: preliminary data. Comtes Rendus. Des seances de L'academie des sciences serie III: sciences de la vie. 1985. 300 (4): 143–146.

Department of mariculture, Hokkaido central fisheries experimental station, Shiribeshihokubu fisheries extension office and Hokkaido institute of mariculture: On the natural seed collection, intermediate culture and release of the sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* // Hokusuishi Geppo. 1984. 41: 270–315.

Devin M. Land-based echinoculture: a novel system to culture adult sea urchis. Yokota Y., Matranga V., Smolenika Z. The sea urchin: from basic biology to aquaculture. Lisse: A.A. Balkema Publishers, 2002. P. 145–159.

Dix T.G. Biology of *Evechinus chloroticus* (Echinodea: Echinometridae) from different localities. 3. reproduction // NZ J. Mar. Freshw. Res. 1970. № 4. P. 385–405.

Dix T.G. Biology of *Evechinus chloroticus* (Echinoidia: Echinometridae) from different localities. 4. Age, growth, and size // NZ J. Mar. Freshwater Res. 1972. № 6. P. 46–68.

Dixon J.D., Schroeter S.C., Ebert T.A. Increasing the growth, survival, and gonadal quality of red sea urchins by transplanting to areas of high food availability, and use of large scale transplantation of juvenile red sea urchins as a management tool. Technical Report to the California Department of Fish and Game. Sacramento: California Department of Fish and Game, 1999. 22 p.

DMR research priorities for sea urchin // DMR news, 2001. 04 http://www.fishresearch.org/RP.DMR.asp

Doherty P.J. Recruitment limitation is the theoretical basis for stock enhancement in marine populations. Stock enhancement and sea ranching / B. R. Howell et al. (eds), Oxford: Fishing News Books. 1999. P. 9–21.

Drouin G., Himmelman J.H., Bйland. Impact of tidal salinity fluctuations on echinoderm and mollusc populations. Can. J. Zool. 1985. 63(6): 1377–1387.

Drummond A.E. Reproduction of the sea urchin *Stomopneustes variolaris* (Lam.) on the east coast of South Africa // Invert. Reprod. Develop. 1991. № 20. P. 259–266.

Drummond A.E. Studies on the biology of three species of sea urchin (Echinodermata: Echinoidea), on the South African east coast // Ph.D. thesis. University of Natal. Pietermaritzburg. 1993. 185 p.

Ebert T.A. Growth rates of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* related to food availability and spine abrasion. Ecology. 1968. 49: 1075–1091.

Ebert T.A. Growth and mortality of postlarval echinoids // Amer. Zool. 1975. № 15. P. 755–775.

Ebert T.A. Relative growth of sea urchin jaws: an example of plastic resource allocation. Bull. Mar. Sci. 1980. 30: 476–474.

Ebert T.A. Longevity, life history, and relative body wall size in sea urchins. Ecol. Monogr. 1982. 52: 353–394.

Ebert T.A. An analysis of Allee effects in management of the red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus.* // R. Mooi and M. Telford (eds.). Echinoderms: San Francisco. Balkema, Rotterdam. 1998. P. 619–627.

Ebert T.A. Growth and survival of post-settlement sea urchins. Edible sea urchins: biology and ecology / J.M. Lawrence (ed.), Amsterdam: Elsevier Sci. 2001. P. 79–102.

Ebert T.A., Russell M.P. Growth and mortality estimates for red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* from San Nicholas Island, California // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1993. № 81. P. 31–41.

Edible sea urchins: biology and ecology / Lawrence J.M. (ed.). Amsterdam: Elsevier Science. 2001. 432 p.

Estes J.A., Palmisano J.F. Sea otter: their role in structuring nearshore communities. Science. 1974. 185: 1058–1060.

Estes J.A., Smith N.S., Palmisano J.F. Sea otter predator and community organization in the western Aleutian islands, Alaska. Ecology. 1978. 59: 822–833.

Evdokimov V.V., Birukova I.V., Khomyak S.A. Reproduction of sea urchins nearshore of the Northern Primotye. PICES. Abstracts. Vladivostok. 1999. P. 99.

Falk-Peterson I.B., Lonning S. Reproductive cycles of two closely related sea urchin species, *Strongylocentrotus droebachiensis* (O.F. Müller) and *Strongylocentrotus pallidus* (G.O.Sars). Sarsia. 1983. 68: 157–164.

Fernandez C., Boudouresque C.F. Phenotypic plasticity of Paracentrotus lividus (Echinodermata: Echinoidea) in a lagoonal environment. Mar. Ecol. Prog. Ser. 1997. 152 (1–3): 145–154.

Fernandez C., Boudouresque Ch.-F. Evaluating artificial diets for small *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea). Echinoderms: San Francisco / R. Mooi, M. Telford (eds), Rotterdam: Balkema. 1998. P. 651–656.

Fisher R.A. The genetical theory of natural selection (2nd ed.) // Dover, New York. 1958. 291 p.

Fletcher G.L., Pepper V.A., Kean J.C. A study of the biology of the Newfoundland sea urchin with emphasis on aspects important to the development of a fishery // Memorial University of Newfoundland. Mar. Sci. Res. Lab. Tech. Rept. 1974. № 11. 41 p.

Frantzis A., Berthon J.-F., Maggiore F. Relations trophiques entre les oursins *Arbacia lixula* et *Paracentrotus lividus* (Echinoidea Regu-laria) et le phytobenthos infralittoral superficiel dans la bate de Port Cros (Var, France) // Sci. Rept. Port-Cros Natl. Park, France. 1988. № 14. P. 81–140.

Fuji A. Studies on the biology of the sea urchin. II. Size at first maturity and sexuality of two sea urchins, *Strongylocentrotus nudus* and *S. intermedius*. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1960. 11: 43–48.

Fuji A. Ecological studies on the growth and food consumption of the Japanese common littoral sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz). Bull. Fac. Fish. Hokk. Univ. 1967. 15(2): 83–160.

Fuji A., Kawamura K. Studies on the biology of the sea urchin. VI. Habitat structure and regional distribution of *Strongylocentrotus intermedius* on a rocky shore of southern Hokkaido. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1970a. 36 (8): 755–762.

Fuji A., Kawamura K. Studies on the biology of the sea urchin. VII. Bio-economics of the population of *Strongylocentrotus intermedius* on a rocky shore of southern Hokkaido. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1970b. 36 (8): 763–775.

Fujisawa H. Thermosensitivity of sea urchin embryos is determined maternally. Zool. Sci. 1992. 9 (6): 1299.

Fujita D. Occurrence of marine algae, turban shell Turbo cornutus and sea urchin Strongylocentrotus nudus along the coast of Ikuji, Kurobe City, Toyama Prefecture. Bull. Toyama Prefect. Fish. Exp. Stn. 1996. 8: 11–20.

Gage J.D. Growth bands in the sea urchin *Echinus esculentus:* results from tetracycline-mark/recapture // J. Mar. Biol. Ass. U.K. № 72. P. 257–260.

Gao Xusheng, Sun Mianying, Li Guoyou, Li Shiying. Preliminary study on feeding habits of purple sea urchin *Strongylocentrotus nudus*. J. Fish. Chin. 1990. 14 (3): 227–232 (in Chinese).

Gao Xusheng, Sun Mianying, Hu Qingming, Li Guoyou. Temperature effect on different phases of development in the sea urchin *Strongylocentrotus nudus*. Oceanol. et Limnol. Sin. 1993. 24 (6): 634–640 (in Chinese).

Gebauer P., Moreno C.A. 1995. Experimental validation of the growth rings of *Loxechinus albus* (Molina 1782) in southern Chile (Echinodermata: Echinoidea) // Fish. Res. № 21. P. 423–435.

Geys J.F., Marquet R. *Strongylocentrotus pallidus* (G.O. Sars, 187 l), an addition to the echinoderm fauna of the Scaldisian (Pliocene) in Belgium // Mededelingen van de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie. 1979. 16:13 l–138.

Hall T.J., Grula J.W., Davidson E.H., Britten R.J. 1980. Evolution of sea urchin non-repetitive DNA // Journal of Molecular Evolution. V. 16. P. 95–110.

Goebel V., Barker M.F. Artificial diets supplemented with carotenoid pigments as feeds. Echinoderms: San Francisco / R. Mooi, M. Telford (eds). Rotterdam: Balkema. 1998. P. 667–672.

Gonor J.J. Gonad growth in the sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson) (Echinodermata: Echinoidea) and the assumptions of the gonad index methods // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1972. № 10. P. 89–103.

Gordon J.J. Gonad growth in the sea urchin, *S. purpurtus* (Stimpson) (Echinodermata: Echinoidea) and the assumptions of gonad index methods. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1972. 10 (2): 89–103.

Green J.D., Glas P.S., Cheng Sou-De, Lynn J.W. Fertilization envelope assembly in sea urchin eggs inseminated in chloride-deficient sea water. 2. Biochemical effects. Mol. Reprod. Dev. 1990. 25 (2): 177–185.

Grime J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // Amer. Natur. 1977. № 11. P. 1169–1194.

Grosjean Ph. Growth model of the reared sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816). Thesis submitted in fulfillment of the degree of Doctor in Agronomic Sciences. 2001. 271 p.

Hagen N.T. Destructive grazing of kelp beds by sea urchins in Vestfjorden, Northern Norway. Sarsia. 1983. 68: 177–199.

Hagen N. Effects of food availability and body size on out-of-season gonad yield in the green sea urchin. Echinoderms: San Francisco / R. Mooi, M. Telford (eds). Rotterdam: Balkema 1998. (Abstract only).

Hagen N.T. Survival and growth of juvenile green sea urchins on different macroalgal settlement substrates. Ann. Meet. Nation. Shellfish. Assoc., Halifax, NS (Canada), April 18–22, 1999. P. 281–335.

Hagstrom B.E., Lonning S.H. Experimental studies of *Strongylocentrotus droebachiensis* and *Strongylocentrotus pallidus*. Sarsia. 1967. 29: 165–176.

Halvorson H., Quezada F. The role of the public in sustainable aquaculture / Yokota Y., Matranga V., Smolenika Z. The sea urchin: from basic biology to aquaculture. Lisse: A.A. Balkema Publishers, 2002. P. 191–200.

Harris L.G. Sea ranching green sea urchins: a system for larval culture, juvenile grow out and out-planting. 2000. Online. Available HTTP: http://crdpm.cus. ca/oursin (accessed February 2001).

Hart M.W., Scheibling R.E. Heat waves, baby booms, and the destruction of kelp beds by sea urchins. Mar. Biol. 1988. 99: 167–176.

Harvey E.B. The American *Arbacia* and other sea urchins // Princeton University Press, Princeton, NJ. 1956. 298 p.

Harvey P.H., Greenwood P.J. Antipredator defense strategies: some evolutionary problems // Krebs J.R., Davies N.B. (eds.). Behavioral Ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK. 1978. P. 129–151.

Hayakawa Y., Kittaka J. Simulation of feeding behavior of sea urchin *Strongylocentrotus nudus*. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1984. 50 (2): 233–240.

Hill S. The effect of food level and temperature on the energy budget of *Arbacia punctulata* (Arbaciidae) and *Lytechinus variegatus* (Toxopneustidae) // Fifth European Echinoderm Conference, Milano. 1998. P. 32.

Himmelmann J.H. Factors regulating the reproductive cycles of some west invertebrates: Ph. D. thesis, University of British Columbia, Vancouver, B.C., 1976. 137 p.

Himmelmann J.H. The role of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, in the rocky subtidal, region of Newfoundland. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1980. 954: 92–119.

Himmelmann J.H. Urchin feeding and macroalgal distribution in Newfoundland, Eastern Canada. Nat. Can. 1984. 111 (4): 337–348.

Himmelmann J.H. Population biology of green sea urchins on rocky barrens. Mar. Ecol. Prog. Ser. 1986. 33: 295–306.

Himmelmann J.H., Guderley H.E., Vigneault G., Drouin G., Wells P.W. Response of sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, to reduced salinities: importance of size, acclimation, and interpopulation differences. Can. J. Zool. 1984. 62: 1015–1021.

Himmelmann J.H., Lavregne Y., Axelsen A., Cardinal A., Bourget E. Sea urchins in the St. Lawrence Estuary: their abundance, size structure, and suitability for commercial exploitation. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1983. 40: 474–486.

Himmelmann J.H., Steel D.H. Foods and predators of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* in Newfoundland waters. Mar. Biol. 1971. 9: 315–322.

Hoshikawa H., Agatsuma Y. Geographical variation in the reproductive cycle of the sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* in Hokkaido, Japan: implications for the selection of juveniles for relase. Suisan-ikushu. 1999. 27: 45–56.

Hoshikawa H., Takahashi K., Sugimoto T. The effects offish meal feeding on the gonad guality of cultivated sea urchin *Strongylocentrotus nudus* (A. Agassiz). Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. Stn. 1998. 52: 17–24.

Hyman L.H. The Invertebrates: Echinodermata. McGraw-Hill Book Company, New York, Toronto, London. 1955. 4: 1–747.

Ikeda H. The fauna of Akkesi Bay. VIII. Echinoidea. Annotnes. zool. jap. 1940. 19 (1): 1–8.

Imai T. On the sea urchins off Miura City. 1. The study of distribution, environment, growth and gonad in Jogashima. Bull. Kanagawa Prefect. Fish. Exp. Stn. 1980. 1: 35–49.

Imamura K. The organisation and development of sea farming in Japan. Stock enhancement and sea ranching / B.R. Howell et al. (eds). Oxford: Fishing News Books. 1999. P. 91–102.

Jack D. Combing the oceans for new therapeutic agents. Lancet. 1998. 352: 704.

Jackson R.T. Phylogeny of the Echini, with a revision of paleozoic species. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. 1912. 7: 1–491.

Jamieson G.S. Marine invertebrate conservation: evaluation of fisheries over-exploitation concerns. Amer. Zool. 1993. 33 (6): 551–567.

Jamieson G.S., Caddy J.K. Research advice and its application to management of invertebrate resource: an overview. North Pacific Workshop on stock assessment and management of invertebrates / Eds. Jamieson G.S., Bourne N. Ottawa: Dep. Fish. and Oceans, 1986. P. 416–424.

Jensen M. The response of two sea urchins to the sea star Marthasterias glacialis (L) and other stimuli. Ophelia. 1966. 3: 209–211.

Jensen M. The ultrastructure of the echinoid skeleton. Sarsia. 1972. 48: 39–48.

Jensen M. The Strongylocentrotidae (Echinoidea), a morphologic and systematic study. Sarsia. 1974. 57: 113–148.

Jewett S.C., Feder H.M. Epifaunal invertebrates of the continental shelf of the Eastern Bering and Chukchi Seas. The Eastern Bering sea shelf: oceanography and resources. Washington. 1980. 2: 1131–1153.

Kan A. Uni no siokara. Suisan meisanhin souran / E. Noguchi (ed.). Korin Shoin, Tokyo. 1968. P. 37–47.

Kato S. Sea urchin: A new fishery develops in California. Mar. Fish. Rev. 1972. 34 (9–10): 23–30.

Kato S., Schroeter S.C. Biology of the red sea urchin, *Strongylocentrotus franciscanus,* and its fishery in California. Marine Fisheries Review. 1985. 47 (3): 1–20.

Kawamata S. Effect of wave-induced oscillatory flow on grazing by a subtidal sea urchin, *Strongylocentrotus nudus* (A. Agassiz). J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1998. 224: 31–38.

Kawamura K. Ecological studies on sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius,* on the coast of Funadomari in the north region of Rebun Island // Sci. Rept. Hokkaido Fish. Exp. Sta. 1964. № 2. P. 39–59.

Kawamura K. Present state and problems of transplantation of sea urchins in Hokkaido. Aquaculture. 1965. 5: 10–22.

Kawamura K. Transplantation experiment of the sea urchin, *Strongylocentrotus nudu*s off Iwanai, sourthwestern Hokkaido. Hokusuishi Geppo. 1966a. 23: 20–27.

Kawamura K. On the age determining character and growth of a sea urchin // Sci. Rept. Hokkaido Fish. Exp. Sta. 1966b. № 6. P. 56–61.

Kawamura K. Sea urchin fisheries and present status of resource management and enhancement in Hokkaido/ Hokusuishi Geppo. 1969. 26: 608–637.

Kawamura K. Fishery biological studies on a sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz). Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. 1973. V. 16. P. 1–54.

Kawamura K., Hayashi T. Influence of temperature to feeding, growth, and gonad development of *Strongylocentrotus intermedius*. J. Hokkaido Fish. Sci. Inst. 1965. 22: 22–39.

Kawamura K., Taki Y. Ecological studies on the sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* on the coast of Funadomari in the north region of Rebun Island // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. 1965. 4: 22–40.

Khotimchenko Y.S. Effect of adrenotropic substances on the growth and maturation of oocytcs of the sea-urchin, *Strongylocentrotus nudu*s. Experientia. 1982. 38 (6): 696–697.

Kearns J.P., Lawrence J., Lawrence A. Commercial feeds for the sea urchin. International Aqua Feed. 2001. 4 (4): 26–30.

Keats D.W., Steele D.H., South G.R. Depth-dependent reproductive output of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis* (O.F.Müller*)*, in relation to the nature and availability of food. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1984. 80: 77–91.

Keesing J., Hall K. Review of harvests and status of world sea urchin Fish. points to opportunities for aquaculture. J. Shellf. Res. 1998. 17: 1597–1604.

Kenner M.C. Population dynamics of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* in a central California kelp forest: recruitment, mortality, growth, and diet // Mar. Biol. 1992. № 112. P. 107–118.

Kenner M.C., Lares M.T. Size at first reproduction of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* in a cental California kelp forest // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1991. № 76. P. 303–306.

Kim Song D., Kim Young Su, Pак II Jong. External inlluence on duration ol an incubation and life of larvae of the sea urchin *Strongylocentrotus pulchellus*. Mull. Acad. Sci. DPR Korea. 1992. 3: 46–49.

Kittaka J., Imamura K. Fundamental studies on control of marine fouling organisms by sea urchin. Marin Fouling. 1981. 3: 53–59.

Klinger T.S. Feeding rates *of Lytechinus variegatus* Lamarck (Echinodermata: Echinoidea) on differing physiognomies of an artificial food of uniform composition. // J. M. Lawrence (ed.). Echinoderms: Proceedings of the International Conference, Tampa Bay. Balkema. Rotterdam. 1982. P. 29–32.

Klinger T.S., Lawrence J.H., Lawrence A.L. Gonad and somatic production of *Strongylocentrotus droebachiensis* fed on manufactured feeds. Bull. Aquacult. Assoc, Canada. 1997. 97: 35–37.

Klinger T.S., Mitcheltree E.W., Lawrence J.M., Lawrence A.L. Effect of temperature, water flow, and feed formulation on feeding, respiration, and production of *Strongylocentrotus dmebachiensis* (Echinodermata: Echinoidea). Gulf Mex. Sci. 1998. 16 (l): 123.

Koldayev V.M., Shchepin Y.V. Effects of electromagnetic radiation on embryos of sea urchins. Bioelectrochem. Bioenerg. 1997. 43 (1): 161–164.

Koltsova E.A., Boguslavskaya L.V., Maximov O.B. On the functions of quinoid pigments in sea urchin embryos. Intern. J. Invertebr. Reprod. 1981. 4 (l): 17–23.

Korotchenko O.D., Mishchenko T.Y., Isay S.V. The season influences on B group prostaglandin contents of sea urchins from Japan sea // Abstr. of pap. of the 31st congress of pure and aplied chemistry held in Sofia, Bulgaria. 1987. l: 116.

Kramer D.F., Nordin D.M. Studies on the handling and processing of sea urchin roe. I. Fresh product Can. Fish. Mar. Serv., Tech. Rep. 870. Vancouver, B. C, 1979. 47 p.

Krupnova T.N. Some reasons for resource reduction of *Laminaria japonica* (Primorye region). Pices Sci. Report. 1996. 6: 341–344.

Krupnova T.N., Pavlyuchkov V.A. Prospects of *Laminaria japonica* and sea urchins joint cultivation. Pices Sci. Repot. 1999. 6: 102.

Kurata K., Taniguchi K., Takashima K. et al. Feeding-deterrent bromophenols from *Odontalia corymbifera* // Phytochemistry. 1997. 15: 485–487.

Lambert D.M., Harris L.G. Larval settlement of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, in the southern Gulf of Maine. Invertebrate-Biol. 2000. 119 (4): 403–409.

Lange R. The osmotic adjustment in the echinoderm, *Strongylocentrotus droebachiensis*. Comp. Biochem. Physiol. 1964. 13: 205–216.

Laur D.R., Ebeling A.W., Reed D.C. Experimental evaluations of substrate types as barriers to sea urchin (*Strongylocentrotus spp*.) movement. Mar. Biol. 1986. 93: 209–215.

Lawrence J.M. On the relationship between marine plants and sea urchins. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 1975. 13: 213–286.

Lawrence J.M. The energetic echinoderm // B.F. Keegan and B.D.S. O'Connor (eds.). *Echinodermata.* Balkema, Rotterdam. 1985. P. 47–67.

Lawrence J.M. Echinodermata // T.J. Pandian and F.J. Vernberg. (eds.). Animal Energetics, vol. 2. Bivalvia through Reptilia. Academic Press, San Diego. 1987. P. 229–321.

Lawrence J.M. The effect of stress and disturbance on echinoderms // Zool. Sci. 1990. № 7. P. 17–28.

Lawrence J.M. Sea urchin roe cuisine. Edible sea urchins: biology and ecology. Amsterdam: Elsevier Science. 2001. P. 415–416.

Lawrence J.M., Bazhin A.G. Strategies and life-history characteristics as criteria for evaluating the suitability of sea-urchin species for fisheries and aquaculture // Workshop on the Management and Biology of the Green Sea Urchin Strongylocentrotus droebachiensis, 1994. Massachusetts Division of Marine Fisheries, Sandwich. 1995. P. 94–101.

Lawrence J.M., Bazhin A. Life-history strategies and the potential of sea urchins for aquaculture. J. Shel. Res. 1998. 17 (5): 1515–1522.

Lawrence J.M., Lawrence A.L., McBride S.C. et al. Developments in the use of prepared feeds in sea urchin aquaculture. World Aquaculture. 2001. September. P. 34–39.

Lawrence J.M., Robbins B.R., Bazhin A.G. Phenotypic plasticity in *Strongylocentrotus droebachiensis* at Petropavlovsk-Kamchatsky // R. Mooi and M. Telford (eds.). Echinoderms: San Francisco. Balkema, Rotterdam. 1998. P. 725–728.

Lawrence J.M., Vasquez J., Robbins B.D., Vega A. Lack of plasticity of the body form, Aristotle's lantern, and spines of *Tetrapygus niger* (Echinodermata: Echinoidea) // Gay ana Oceanol. 1996. № 4. P. 93–97.

Le Direac'h J.-P., Boudouresque C.-F., Antolic B., Kocatas A., Panayotidis P., Pdncucci A., Semroud R., Span A., Zaouall J., Zavodnik D.C.-F. Colloque International sur *Paracentrotus lividus* et les Oursins Comestibles // GIS Posidonie Publ., Marseilles. 1987. P. 329–334.

Lee Youn-Ho. Molecular Phylogenies and Divergence Times of Sea Urchin Species of Strongylocentrotidae, Echinoida // Mol. Biol. Evol. 2003. 20 (8): 1211–1221.

Leighton D.L. Ecological investigation of sea urchin populations along the Palos Verdes Peninsula. Kelp Hab. Proj. A. Rep. 1967. P. 41–54.

Leighton P. Contributions toward the development of echinoculture in North Atlantic waters with particular reference to *Paracentrotus lividus* (Lamarck) // Ph.D. thesis, National University of Ireland, Galway. 1995. 222 p.

Leighton D.L., Jones L.G. Ecological investigation of sea urchin populations along the Palos Verdes Peninsula. Kelp Hab. Proj. A. Rep. 1968. P. 39–62.

Leighton D.L., Jones L.G., North W.J. Ecological relationships between giant kelp and sea urchins in Southern California. Proc. Fifth Int. Seweed Symp. Halifax, Canada. Pergamon Press, Oxford. 1966. P. 141–153.

Levitan D.R. Skeletal changes in test and jaws of sea urchin *Diadema antillarum* in response food limitation // Mar. Biol. 1991. № 111. P. 431–435.

Lewis J.B. The biology of the tropical sea urchin *Tripneustes esculentus* Leske in Barbados, British West Indies // Can. J. Zool. 1958. № 36. P. 607–621.

Lewis J.B. Growth and breeding in the tropical echinoid *Diadema antillarum* Philippi // Bull. Mar. Sci. Gulf Carib. 1966. № 16. P. 151–158.

Liao Chengyi, Qio Tiekai. A preliminary study on the artifical rearing of the larvae and juveniles of the purple sea urchin. J. Fish. Chin. 1987. 11 (4): 277–283 (in Chinese).

Lowry L.F., Pears J.S. Abalones and sea urchins in an area inhabitated by sea otters. Marine Biology. 1973. 23: 213–219.

Luktrativt krakebolleoplleoppdrett med nytt forl. Fiskets Gang. 1999. № 10. S. 11–12. (Рыбн. х-во. Сер. «Марикультура». 2000. Вып. 4. С. 14–15.)

MacMunn C.A. On the chromatology of the blood of some invertebrates. Q. J. Microsp. Sci., 259. 1885. 469–490.

Maharavo J. Etude de 1''oursin comestible *Tripneustes gratilla* (L.1758) dans la region de Nosy-Be (cote nord-ouest de Madagascar): densite, morphometrie, nutrition, croissance, processus reproducteurs, impact de 1''exploitation sur les populations // Thesis, Universite Aix-Marseille III. Marseille. 1993. 155 p.

Manchenko G.P., Yakovlev S.N. Genetic divergence between three sea urchin species of the genus *Strongylocentrotus* from the Sea of Japan. Bioch. System. Ecol. 2001. 29 (1): 31–44.

Mann K.H. Kelp, sea urchins and predators: a review of strong interactions in rocky subtidal systems in eastern Canada. Neth. J. Sea Res. 1982. 16: 414–423.

Mann K.H., Wright J.L., Welsford B.E., Hatfield E. Response of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* (O.F. Müller*)* to water-borne stimuli from potential predator and potential food algae. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1984. 79 (3): 233–244.

Matsui I. The propagation of the sea urchins. 1968. V. 12. P. 1–105.

Matsuno T., Tsushima M. Carotenoids in sea urchins. Edible sea urchins: biology and ecology. Amsterdam: Elsevier Science. 2001. P. 115–138.

McCaley J.E., Carey A.G. Echinoidea of Oregon. J. Fish. Res. Bd. Canada. 1967. 24 (6): 1385–1401.

McClendon J.F. Echinochrome, a red substance in sea urchins // J. Biol. Chem. 1912. № 11. P. 435–441.

McEdward L.R., Miner B.G. Echinoid larval ecology. Edible sea urchins: biology and ecology. Amsterdam: Elsevier Science. 2001. P. 59–78.

McLean J.H. Sublittoral ecology of kelp beds of the open coast areas near Carmel, California. Biol. Bull. 1962. 122: 95–114.

McPherson B.F. Contributions to the biology of the sea urchin *Tripneustes ventricosus* // Bull. Mar. Sci. Gulf. Carib. 1965. № 15. P. 228–244.

McShane P.E., Anderson O.F. Resource allocation and growth rates in the sea urchin *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae) // Mar. Biol. 1997. № 128. P. 657–663.

McShane P.E., Gerring P.K., Anderson O.A., Stewart R.A. Population differences in the reproductive biology of *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae) // NZ J. Mar. Freshwater Res. 1996. № 30. P. 333–339.

Meidel S.K., Scheibling R.E. Size and age structure of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* in different habitats // Echinoderms: San Francisco / R. Mooi, M. Telford (eds). Rotterdam: Balkema. 1998. P. 737–742.

Menzorova N.I., Rasskazov V.A. The recognition of substrate conformation changes under variations of solution ionic strength by Ca, Mg-dependent DNAase from sea urchin embryos. III Intern. conf. on chem. and biotechn. of biol. active natural products. Sofia. 1985. 4: 57–62.

Miller R.J. Succession in sea urchin and seaweed abundance in Nova Scotia, Canada. Mar. Biol. 1985. 84: 285–286.

Miller R.J., Mann K.H. Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. III. Energy transformations by sea urchins. Mar. Biol. 1973.18: 99–114.

Moore H.B., Jutare T., Bauer J.C et al. The biology of *Lytechinus variegatus*. Bull. Mar. Sci. Gulf. Carib. 1963. 13 (1): 23–53.

Morikawa T. Status and prospects on the development and improvement of coastal fishing ground. Marine ranching: global perspectives with emphasis on the Japanese experience. FAO Fisheries Circular 943. 1999. P. 136–239.

Mortensen Th. A monograph of the Echinoidea. III (3) Camarodonta II. C.A. Reitzel, Copenhagen. 1943. 446 p.

Mottet M.G. The fishery biology of sea urchin in the family Strongylocentrotidae. Technical report 20. Washington Department of fisheries. Seattle, 1976. 66 p.

Nabata S., Hoshikawa H., Sakai Y. et al. Food value of several algae for growth of the sea urchin, *Strongylocentrotus nudus*. Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. 1999. 54: 33–40.

Nabata S., Sakai P. Animal net production of the second year frond of *Laminaria diabolica*. Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. 1996. 49: 1–5.

Nagayama F. Bioactive marine resources. Biotechnology and technology in fisheries. Tokyo. 1990. P. 119–139.

Naidenko T.Kh., Gakhova E.N., Veprintsev B.N. Evaluation of viability of sea urchin larvae after cryopreservation of embryos // Biology of Echinodermata. Rotterdam: Balkema. 1991. P. 261–269.

National fisheries research and development institute 2000. Annual seedling production at national fisheries. Seoul, South Korea: NFRDI Press. 2000.

Newfoundland sea urchin roe potential for development. Project Summary. Canada. Newfoundland Inshore Fisheries Development Agreement. 1990. 4: 1–4.

Nichols D., Sime A.A.T., Bishop G.M. Growth in populations of the sea urchin *Echinus esculentus* L. (Echinodermata: Echinoidea) from the English Channel and Firth of Clyde // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1985. № 86. P. 219–228.

Nisiyama S. The echinoid fauna from Japan and adjacent regions. Part 1 // Palaeontological Society of Japan, Special Papers. 1966. 11: 1–277.

Nishimura S. The zoogeographical aspects of the Japan sea. Part 3. Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 1966. 13 (5): 365–384.

Niu Ming Kuan, Wang Zi Chen. Preliminary study on the wintering of the hatchery juveniles of sea urchin *Strongylocentrotus nudus* A. Fish. Sci. 1991. 10 (1): 1–5 (in Chinese).

North W.J. In: Kelp Hab. Imp. Proj. Calif. Inst. Technol.: 1965. 33–41.

Oganesyan S.A. Reproductive cycle of the echinoid *Strongylocentrotus droebachiensis* in the Barents Sea // Echinoderms: San Francisco / R. Mooi, M. Telford (eds), Rotterdam: Balkema. 1998. P. 765–768.

Ohshima T. Recovery and use of nutraceutical products from marine resources. Food technology. 52 (6): 50–54.

Oliver G.D. Population dynamics of *Lytechinus variegatus* // M.S. thesis, University of Miami, Coral Gables, Florida. 1987. 104 p.

Orensanz J.M., Jamieson J.S. The assessment and management of spatially structured stocks: an overview of the North Pacific Symposium on invertebrate stock assessment and management. Proceedings of the North Pacific symposium on invertebrate stock assessment and management / J.S. Jamieson, A. Campbell (eds). Canad. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 1998. 125: 441–459.

Osanai K. Interspecific hybridization of sea urchins, *Strongylocentrotus nudus* and *Strongylocentrotus intermedius*. Bull. Mar. Biol. Stn. Asamushi. Tohoku University. 1974. 15 (1): 37–47.

Osanai K. Notes on the sexual dimorphism in the genital papilla of sea urchins. Bull. Mar. Biol. Stn. Asamushi, Tohoku Univ. 1980. 16 (4): 231–235.

Otaki K., Shimozono S., Tenjin A. Studies on the artificial production of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus* (A. Agassiz). I. Practical mass culturing technique of plutei and metamorphic larvae // Bull. Fukushima Pref. Fish Farm. Exp. Stn. 1984. 1: 1–18.

Parker D., Kalvass P. Sea urchins. California's Living Marine Resources and Their Utilization / Eds W.L. Leet et al. University of California, Davis. 1992. P. 41–43.

Penfold R., Hughson S., Boyle N. The potential for sea urchin fishery in Shetland. Fisheries Development Note. 1996. 5: 1–6.

Pearse J.S., Pearse V.B., Dasis K.K. Photoperiodic regulation of gametogenesis and growth in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus.* J. Exp. Zool. 1986. 237 (l): 107–118.

Pearse C.M., Scheibling R.E. Effect of macroalgae, microbial films, and conspecifics on the induction of metamorphosis of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* (Müller). J.Exp. Mar. Biol. Ecol. 1991. 147: 147–162.

Pequignat E. Skin digestion and epidermal absorption in irregular and regular urchin and their probable relation to the outlow of sperule-coelomocytes. Nature. 1966. 210(5034): 397–399.

Pequignat E. Some new data of skin digestion and absorption in sea urchins and sea stars (Asterias and Henricia). Marine Biol. 1972. 12 (1): 28–41.

Philip G.M. The Tertiary echinoids of South-eastern Australia. III. Stirodonta, Aulodonta and Gamarodonta // Proceedings of the Royal Society of Victoria. 1965. 76 (2): 181–226.

Prince J.S., LeBlanc W.G. Comparative feeding preference of *Strongylocentrotus droebachiensis* (Echinoidea) for the invasive seaweed *Codium fragile* spp. tomentosoides (Chlorophyceae) and four other seaweeds. Mar. Biol. 1992. 113: 159–163.

Raa J. Urchins can grow to greater value // Fish Farm. Int. 1995. 22 (8): 8.

Ramachandran A., Terushige M. Sea urchin for Japan. INFOFISH International. 1991. № 5/91. P. 20–23.

Rasskazov V.A., Elyakova L.A., Kozlovskaya E.P. et al. Hydrolytic enzymes of marine invertebrates and prospect for their utilization. J. Marine Tecnol. Society (USA). 1996. 30 (1): 29–34.

Regis M.-B. Croissance de deaux echinoides du Goife de Marseille (*Paracentrotus lividus* (Lmk) et (*Arbacia lixula* L.), aspects ecologique de la microstructure du squelette et de 1"evolution des indices physiologiques // Thesis. Universite d'Aix-Marseille III. 1978. 221 p.

Ricker W.E. (ed.). Methods for the assessment offish production in freshwaters // Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK. 1968. 313 p.

Roller R.A., Stickle W.B. Effects of salinity on larval tolerance and early development rates of four species of echinoderms. Can. J. Zool. 1985. 63: 1531–1538.

Runnstrom S. Uber die larvae von *Strongylocentrotus droebachiensis* O.F. Müller. Nytt. Mag. Naturvidensk. 1927. 65: 307–319.

Russel M.P., Ebert T.A., Petraitis P.S. Field estimates of growth and mortality for the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensi*. Ophelia. 1998. 48: 137–153.

Sabourin T.D., Stickle W.B. Effect of salinity on respiration and nitrogen excretion in two species of echinoderms. Mar. biol. 1981. 65: 91–99.

Saito K. Japan's sea urchin enhancement experience. Sea urchins, abalone, and kelp: their biology, enhancement and management / C.M. Dewees, L.T. Davies (eds), La Jolla: California Sea Grant College, University of California. 1992. P. 21.

Saito K., Miyamoto T. Ecological studies on sea urchins, *S. intermedius* (A. Agassiz) and *S. nudus* (A. Agassiz) in an artificial channel of tidal rock flat // Sci. Rep. Hokkaido Fiosh. Exp. Stn. 1983. 25: 21–34.

Sakata K., Iwase Y., Kato K. et al. A simple feeding inhibitor assay for marine herbivorous gastropods and the sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* and its application to unpalatable algal extracts. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1991. 57 (2): 261–265.

San Martin G.A. Contribution a la gestion des stocks d'oursins: etude des populations et transplantations de *Paracentrotus lividus* a Marseille (Prance, Mediterranee) et production de *Loxechinus albus* a Chiloe (Chite, Pacifique) // Thesis, Universite de Aix-Marseille II. 1995. 166 p.

Sano M., Omori M., Taniguchi K. et al. Distribution of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus* in relation to marine algal zonation in the rocky coastal area of the Oshika Peninsula, Northern Japan. Benthos Res. 1998. 53: 79–87.

Scheibling R.E., Hamm J. Interactions between sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) and their predators in field and laboratory experiments. Mar. Biol. 1991. 110 (l): 105–116.

Scheibling R.E., Hatcher B.G. The ecology of *Strongylocentrotus droebachiensis*. Edible sea urchins: biology and ecology / J.M. Lawrence (ed.). Amsterdam: Elsevier Sci. 2001. P. 271–306.

Scheibling R.E., Hennigar A.W., Balch T. Destructive grazing, epiphytism, and disease: the dynamics of sea urchin – kelp interactions // Canad. J. al of Fish, and Aquat. Sci. 1999. 56: 2300–2314.

Scheibling R.E., Stephenson R.L. Mass mortality of *Strongylocentrotus droebachiensis (Echinodermata: Echinoidea)* off Nova Scotia, Canada. Mar. Biol. 1984. 78: 153–164.

Sea urchins. Sea Grant Extension Program Publication. University of California Cooperative Extention. CUIMR-G-95-002 C2. Davis, CA. 1995. Circulating Copy. 9 p.

Shaw W.N. Sea urchin culture. Aquacult. Mag. 1987. 13 (3): 60–61.

Shigei Michio. A study of the echinoid fauna of the East China Sea and the coastal waters of Southern Korea, Kyushu, Ryukyu and Taiwan // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 1981. V. 26. № 1/3. P. 191–241.

Shigei Michio. The sea urchins of Sagami Bay. Tokyo, 1986. 68 p.

Shiraishi K., Taniguchi K., Kurata K., Suzuki M. Effects of the methanol extracts from the brown alga *Dictyopteris divaricata* on feeding by the sea urchin *Strongylocentrotus nudus* and the abalone *Haliotis discus hannai*. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1991. 57 (10): 1945–1948.

Simenstad C.A., Estes J.A., Kenyon K.W. Aleuts, sea otters, and alternate stable-state communities. Science. 1978. 200: 403–411.

Shokita S., Kakazu K., Tomori A., Toma T. (eds.). Yamaguchi M. (English editor). Aquaculture in tropical areas // Midori Shobo Co., Ltd., Tokyo. 1991. 360 pp.

Singh P. Design and development of sea urchin processing system. California Sea Grant Progress Report, Project R/F-l18 California Sea Grant College Programm, University of California, La Jolia, CA, 1990. 14 p.

Sivertsen K., Hopkins C.C. Demography of the echinoid *Strongylocentrotus droebachiensis* related to biotope in Northern Norway. Ecology of Fjords and Coastal Waters. Amsterdam: Elsevier Science. 1995. P. 549–571.

Shkuratov D.Y., Kashenko D., Drozdov A.L. Influence of low intensity lazer radiation and super-high-frequency electro-magnetic fields on sea urchin gametes and embryos. // Ecinoderms. San Francisco / R. Mooi, M. Telford (eds.) Rotterdam: Balkema. 1998. P. 819.

Sloan N.A. Echinoderm fisheries of the world: a review. Proceed. Fifth. Internat. Echinoderm. Conf., Galway. B.F. Keegan, B.D.S. Connor (eds). Rotterdam, Balkema. 1985. P. 109–124.

Sloan N.A., Lauridsen C.P., Harbo R.M. Recruitment characteristics of the commercially harvested red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* in Southern British Columbia. Fish. Res. 1987. 5 (1): 55–69.

Son Y.-S. Some ecological characteristics of sea urchin *Strongylocentrotus intermedius*, *Strongylocentrotus nudus* and *Hemicentrotus pulcherrimus* in the east coast of Korea. Bull. Natl. Fish. Res. Dev. Inst. Korea. 1999. 57: 56–66.

Son Y.-S., Park Y.-J., Kim J.-D., Lee S.-D. Study on ecology and transplantation of the sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz) in the coast of Kangwon-do in Korea. Bull. Natl. Fish. Res. Dev. Inst. Korea. 1999. 57: 56–66.

Stephens R.E. Studies on the development of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. 1. Ecology and normal development. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole. 1972. 142: 132–144.

Stikle W.B., Ahokas R. The effects of tidal fluctuation of salinity on the previsceral fluid composition of several echinoderms. Comp. Biochem. Physiol. 1974. 47A: 469–476.

Stickle W.B., Denoux G.J. Effect of in situ tidal salinity fluctuation on osmotic and ionic composition of body fluid in southeastern Alaska rocky intertidal fauna. Mar. Biol. 1976. 37: 125–135.

Stickle W.B., Li-Lian Liu, Foltz D.W. Allozymic and physiological variation in population of sea urchins (*Strongylocentrotus spp*.). Can. Jour. Zool. 1990. 68 (1): 144–149.

Starr M., Himmelman J.H., Therriault J.-C. Direct coupling of marine invertebrate spawning with phytoplankton blooms. Science (Wash.). 1990. 247 (4946): 1071–1074.

Strathmann R.R. On barriers to hybridization between *Strongylocentrotus droebachiensis* (O.F.Müller) and *S. pallidus* (G.O. Sars). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1981. 55: 39–47.

Styan C.A. Inexpensive and portable sampler for collection eggs of free-spawning marine invertebrates underwater. Mar. Ecol. Progr. Ser. 1997. 150: 293–296.

Swan E.F. The *Strongylocentrotidae* (Echinoidea) of the Northeast Pacific. Evolution. 1953. 7 (3): 269–273.

Swan E.F. Growth and variation in sea urchins of York, Main. J. Mar. Res. 1958. 17 (5): 505–522.

Swan E.F. Evidence suggesting the existense of two species of *Strongylocentrotus (*Echinoidea*)* in the Norhteast Atlantic. Can. J. Zool. 1962. 40: 1211–1222.

Tajima K., Fukuchi M. Studies on the artificial seed production of the sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius.* 1. The growth of early juveniles in winter. Can. Transl. Fish. Aquat. Sci. 1991. 5528: 1–17.

Tajima K., Lawrence J.M. Disease in edible sea urchins. Edible sea urchins: biology and ecology. Amsterdam: Elsevier Science. 2001. P. 139–148.

Tajima K., Tomita K., Kudo K. et al. A comparison of the gonadal maturation of a sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius*, from Soya and Rebun Islands in Northern Hokkaido. Mon. Rep. Fish. Exp. Stn. Hokkaido Univ. 1978. 35 (2): 1–9.

Taki J. Population dynamics of *Strongylocentrotus intermedius* in Akkesi Bay. Sci. Rept. Hokkaido Fish. Exp. Sta. 1986. 28: 33–43.

Taki J., Higashida I. Investigation and problem on introduction of rocks to fishing grounds to enhance the sea urchin *Hemicentrotus pulcherrimus* in Fukui Prefecture. Aquaculture. 1964. V. 12. P. 37–47.

Taniguchi K. Marine algal recolonization on the denuded sublittoral rock surface off Oshika Peninsula, Japan. Bull. Tohoku Nat. Fish. Res. 1991. Inst. 53: 1–5.

Tegner M.J., Dayton P.K. Sea urchin recruitment patterns and implications of commercial fishing. Science. 1977. 196: 324–326.

Tegner M.J., Dayton P.K. Population structure, recruitment and mortality of two sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*) in a kelp forest. Mar. Ecol. Prog. Ser. 1981. 5: 255–268.

Tegner M.J., Dayton P.K. Ecosystem effects of fishing in kelp forest communities. ICES Journal of Marine Science. 2000. 57: 579–589.

Telford M. Domes, arches and urchins: skeletal architecture of echinoids (Echinodermata). Zoomorphology. 1985. 105 (2): 114–124.

The fishery biology of sea urchin in the family Strongylocentrotidae. Technical report 20. Washington Department ofl Fisheries, Seattle. 1976. 66 p.

The sea urchins // Mariculture. 1983. V. 10. P. 255–270.

Thomas W.K., Maa J., Wilson A.C. Shifting constraints on tRNA genes during mitochondrial DNA evolution in animals // New Biologist. 1989. 1: 93–100.

Unuma T. Gonadal growth and its relation to aquaculture in sea urchins / Yokota Y., Matranga V., Smolenika Z. The sea urchin: from basic biology to aquaculture. Lisse: A.A. Balkema Publishers. 2002. P. 115–127.

Utinomi H. Echinoids from Hokkaido and the neighbouring subarctic waters. Publ. Seto Mar. biol. Lab. 1960. 8 (2): 337–350.

Vadas R.L., Beal B., Dowling T., Fegley J. Experimental field tests of natural algal diets on gonad index and quality in green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis:* a case for rapid summer production in post-spawned animals. Aquaculture. 2000. 182: 115–135.

Vader W., Petersen B.S.H., Lonning S. Morphological differences between two closely related sea urchins species, *Strongylocentrotus droebachiensis* and *S. pallidus*, in Northern Norway (*Echinodermata, Echinoidea*). Fauna norvegica. 1986. Ser. A. №. 7. P. 10–14.

Vawter L., Brown W.M. Nuclear and mitochondrial DNA comparisons reveal extreme rate variation in the molecular clock // Science. 1986 (234): 194–196.

Vasquez J.A., Buschmann A.H. Herbivore-kelp interactions in Chilean subtidal communities: a review // Rev. Chilena Hist. Nat. 1997. № 70. P. 41–52.

Vasseur E. *Strongylocentrotus pallidus* (G.O. Sars) and *S.droebachiensis* (O.F. Müller) distinguished by means of spermagglutination with egg water and ordinary morphological characters. Acta Borealia. A. Scientia. 1951. 2: 1–16.

Vasseur E. Geographic variation in the Norwegian sea-urchins *Strongylocentrotus droebachiensis* and *S. pallidus*. Evolution. 1952. 6: 87–100.

Wahle R.A. An in-situ study of the impact of sea urchin dragging on the benthos. Final report to the Maine Department of Marine Resources. Boothbay Harbor: Maine Department of Marine Resources. 1999. 25 p.

Walker C.W., Lesser M.P., McGinn N.A., Harrington L. Manipulation of food and photoperiod promotes out-of-season gametogenesis in the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*: Implications for land-based aquaculture//Gulf Mex. Sci. 1998. (16) 1: 122–123.

Walker C.W., Unuma T., McGinn N.A., Hamngton L.M., Lesser M.P. Reproduction of sea urchin. Edible sea urchins: biology and ecology. Amsterdam: Elsevier Science. 2001. P. 5–26.

Wheatley K., Brown R.G., Scheiblind R. E. Coelomocyte oxidative activity of the green sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*) following challenge by bacterial and amoebic pathogens. Echinoderms: San Francisco / R.. Mooi, M. Telford (eds). Rotterdam: Balkema. 1998. P. 881–886.

Vick D.M. Concrete revetment mat systems for shore erosion control on offshore embankments. 16th. Ann. Offshore Technol. Conf, Houston, Tex. 1984. Proc. V. 1. Dallas, Tex., 1984. P. 229–238.

Vokser med krakeboller, krabbe og skjell // Fiskaren. 1999. № 88. S. 4–5. (Рыбн. х-во. Сер. «Марикультура». 2000. Вып. 1. С. 14–15.)

Williams C.T., Harris L.G. Growth of juvenile green sea urchins jy natural and artificial diets. Echinoderms: San Francisco / R. Mooi, M. Telford (eds). Rotterdam: Balkema. 1998. P. 887–892.

Wolff W.J. The *Echinodermata* of the estuarine region of the rivers Rhine, Meuse, and Scheldt, with a list of species occuring in the coastal waters of the Netherlands. Neth. J. Sea Res. 1968. 4: 59–85.

Yano K., Akeda S., Satoh J. et al. Influence of current and water temperature on the feeding behavior of sea urchins. Techno-ocean 94. Internat. Sympos. Proceed. 1, Kobe: Japan Shipbuilding Industry Foundation. 1994. P. 195–198.

Бажин А.Г., Степанов В.Г.

Морские ежи семейства Strongylocentrotidae морей России

Редактор — Науменко Е.А.
Макет, верстка, дизайн обложки — Гагаркина Е.К.
Корректор — Борисова Т.В.

Лицензия на издательскую деятельность
Министерства Российской Федерации по делам печати,
телерадиовещания и средств массовых коммуникаций
серия ИД №04483 от 09.04.01

Камчатский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии
683000, Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

Отпечатано в типографии ООО «Камчатпресс»
683017, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Кроноцкая 12а
Подписано в печать 05.09.2012. Формат 60×84 1/8. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 23,48. Тираж 100 экз.

А.Г. Бажин, В.Г. Степанов

МОРСКИЕ ЕЖИ СЕМЕЙСТВА STRONGYLOCENTROTIDAE МОРЕЙ РОССИИ



ЦВЕТНАЯ ВКЛАДКА



Рис. 1. *Strongylocentrotus droebachiensis*



Рис. 2. *Strongylocentrotus pallidus*

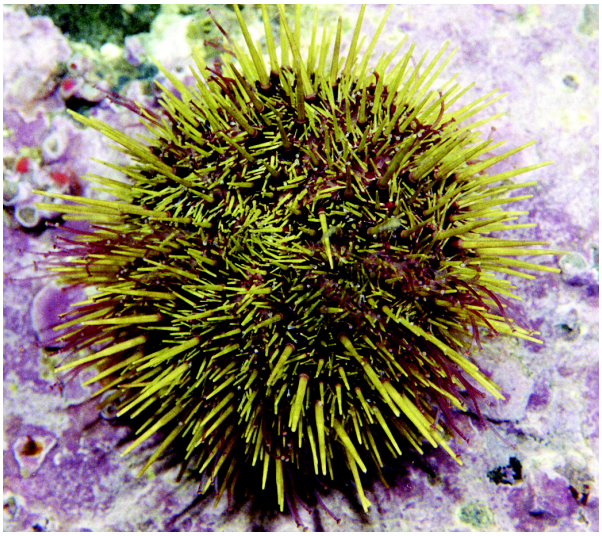


Рис. 3. *Strongylocentrotus polyacanthus*

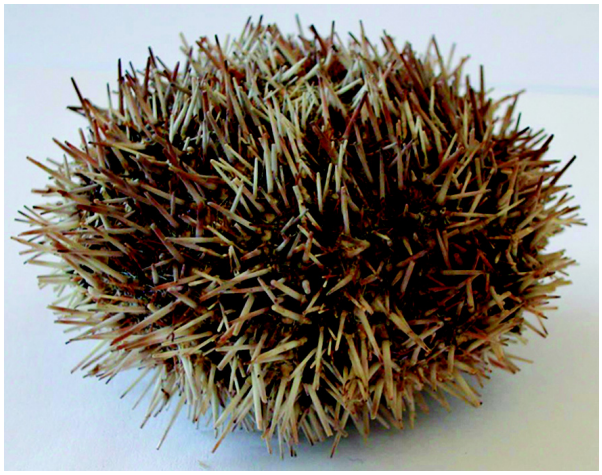


Рис. 4. *Strongylocentrotus intermedius*

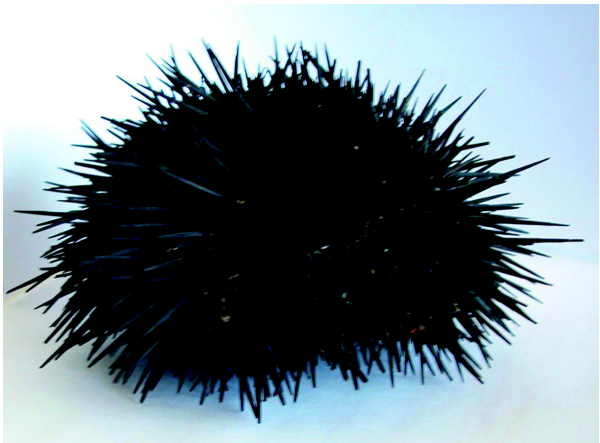


Рис. 5. *Mesocentrotus nudus*

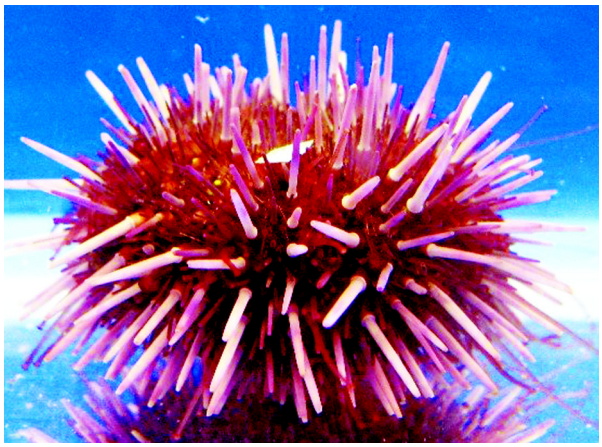


Рис. 6. *Pseudocentrotus depressus*

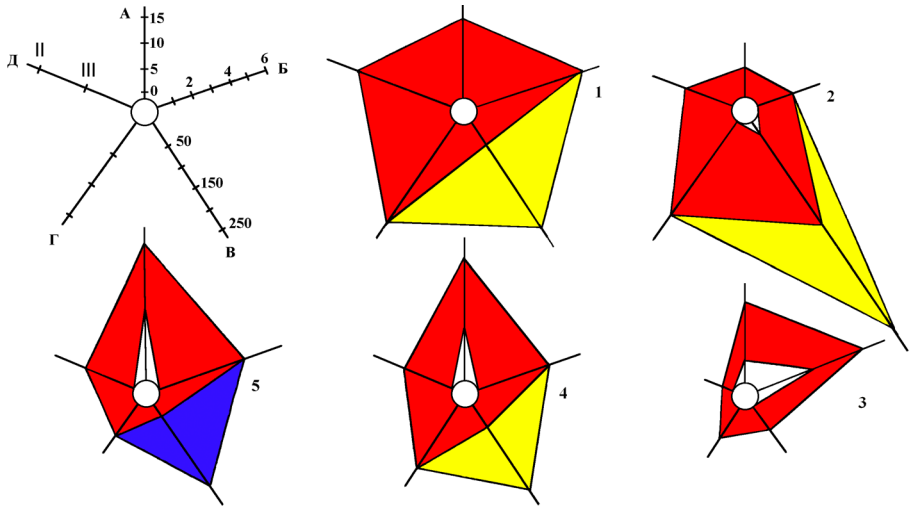


Рис. 7. Аутэкологические характеристики видов. 1 — *Strongylocentrotus droebachiensis*, 2 — *S. pallidus*, 3 — *S. polyacanthus*, 4 — *S. intermdius*, 5 — *M. nudus*. Оси: А — температура летнего прогрева, °С; Б — степень прибойности, баллы; В — глубина, м; Г — эдафичность вида (1 — стеноэдфичный; 2 — менее эвриэдафичный; 3 — эвриэдафичный); Д — уровни барьерных соленостей (II — 16–20‰, III — 26–30‰). Красная заливка — частая встречаемость; желтая заливка — редкая встречаемость; синяя заливка — встречаемость по литературным данным



Рис. 8. Типичный способ укладки икры морских ежей на деревянные лотки для оптовой продажи



Рис. 9. Выемка и обработка гонад из морских ежей

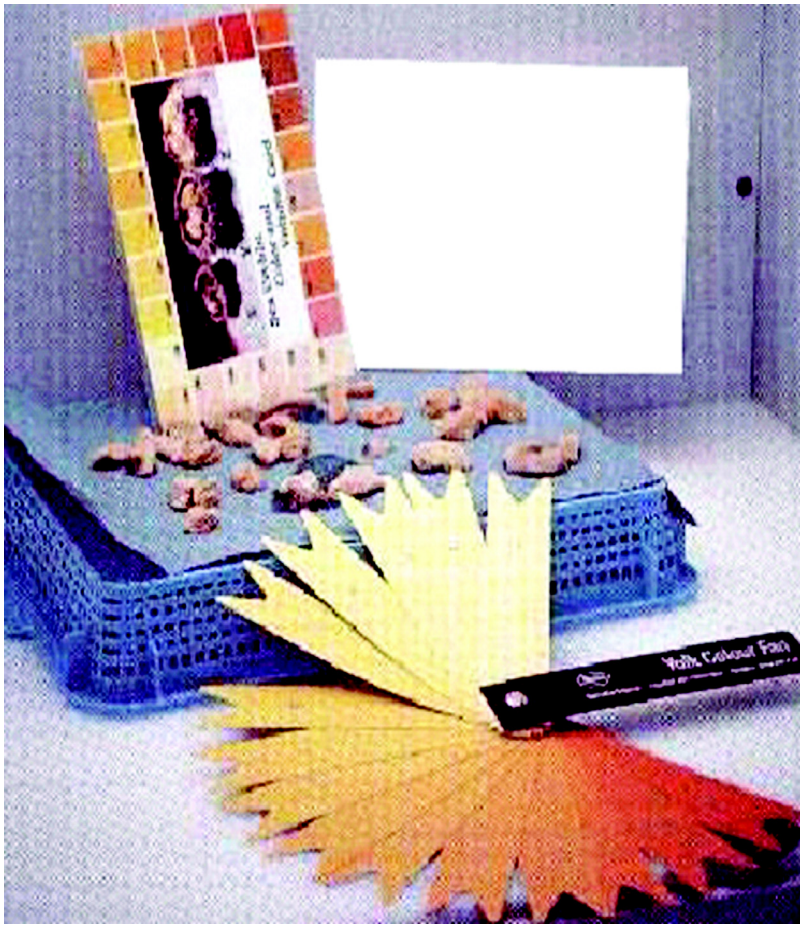


Рис. 10. Градация икры морских ежей по цвету



Рис. 11. *Strongylocentrotus pallidus* (фото Дирка Шориеса (Dirk Schories))

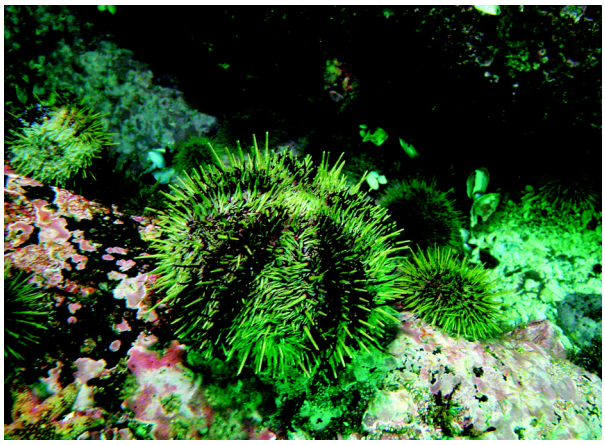


Рис. 12. *Strongylocentrotus polyacanthus* (фото Дирка Шориеса (Dirk Schories))

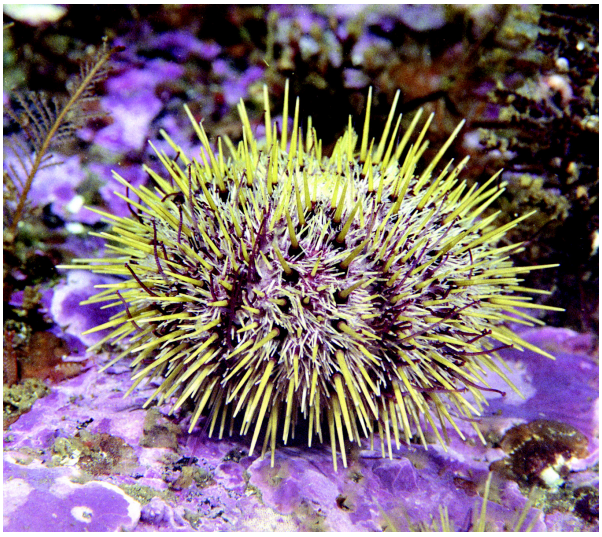


Рис. 13. *Strongylocentrotus polyacanthus* (фото Н.П. Санамян)



Рис. 14. *Strongylocentrotus polyacanthus* (фото Дирка Счориеса (Dirk Schories))



Рис. 15. *Strongylocentrotus polyacanthus* (фото Н.П. Санамян)

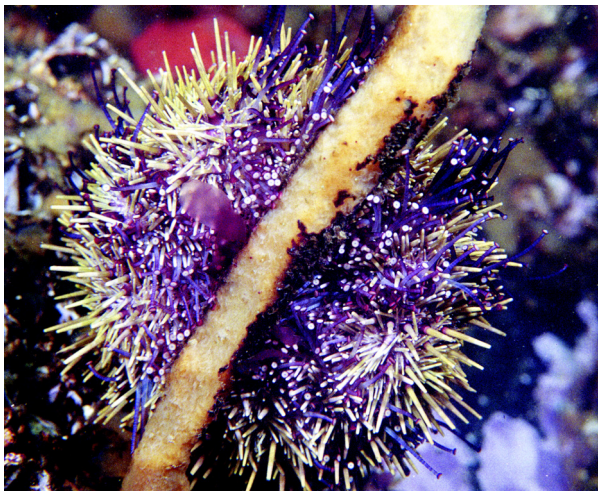


Рис. 16. *Strongylocentrotus polyacanthus* питающийся ламинарией (фото Н.П. Санамян)

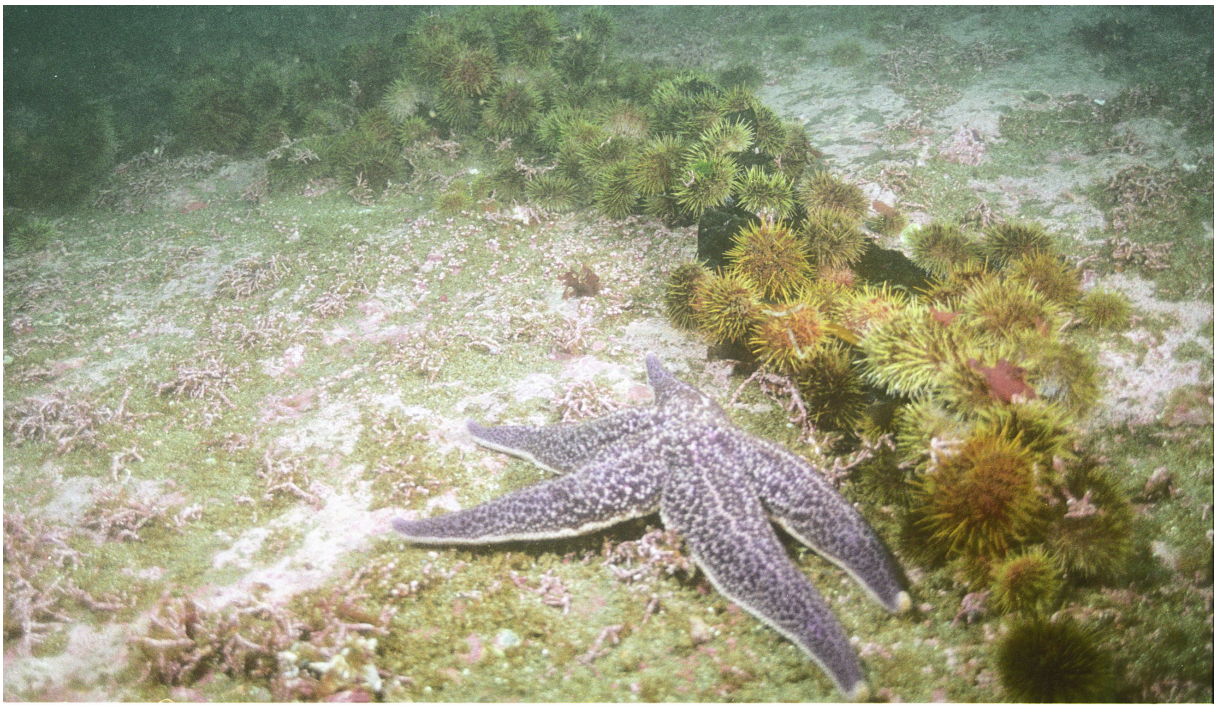


Рис. 17. *Strongylocentrotus polyacanthus* питающийся ламинарией (фото Н.П. Санамян)

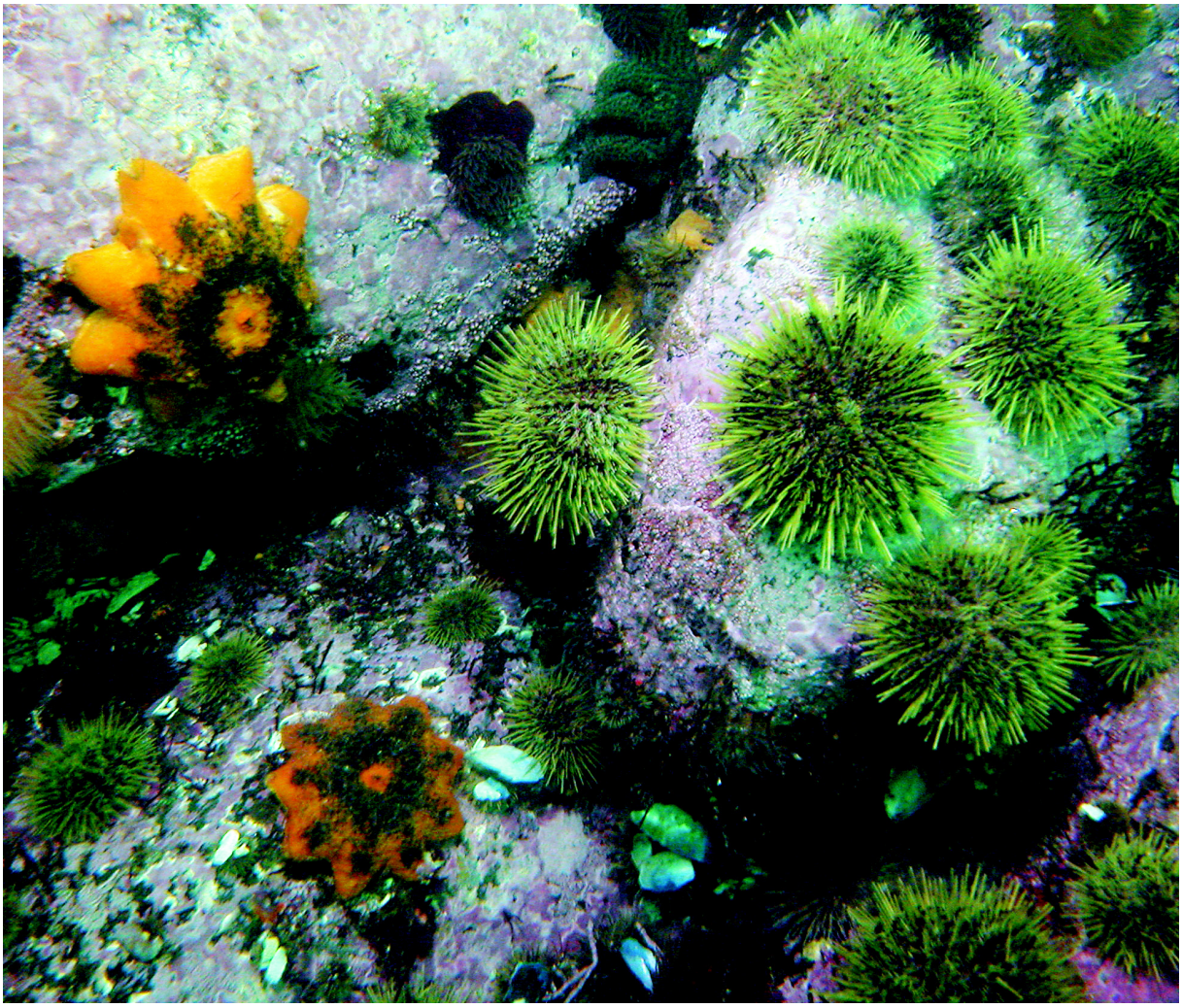


Рис. 18. *Strongylocentrotus polyacanthus* (фото Дирка Счориеса (Dirk Schories))