

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 перистомы.

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 кожей, 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-

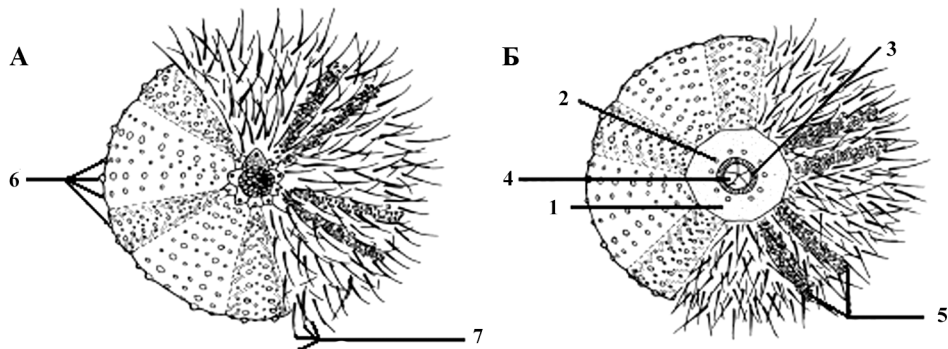


Рис. 1.1.1. Внешнее строение морского ежа рода *Strongylocentrotus*. А — вид сверху (с аборальной стороны), Б — вид снизу (с оральной стороны): 1 — кожа перистомального поля, 2 — перистомальные амбулакральные ножки, 3 — околоротовой валик, 4 — ротовое отверстие с высовывающимися зубами Аристотелева фонаря,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

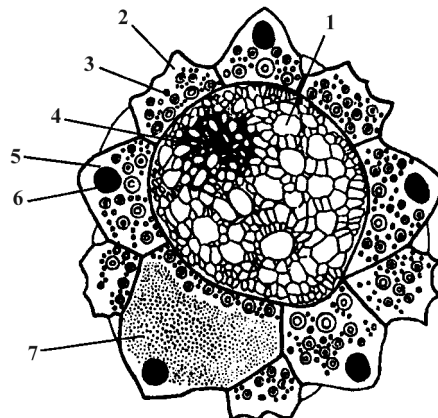


Рис. 1.1.2. Апикальное поле морского ежа рода *Strongylocentrotus* (по: Иванов и др., 1981): 1 — пластинка перипрокта, 2 — глазная пластинка, 3 — глазная пора, 4 — анальное отверстие, 5 — половая пластинка, 6 — половая пора, 7 — мадрепоровая пластинка

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.

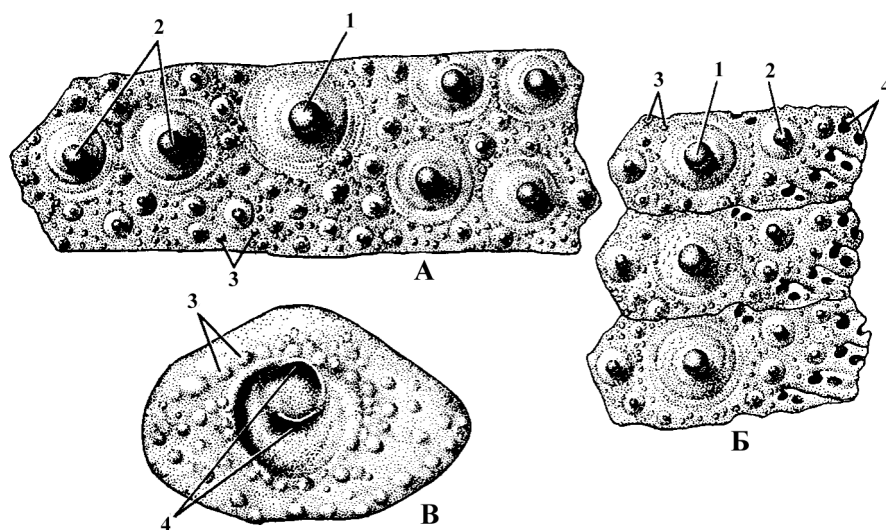


Рис. 1.1.3. Скелетные пластинки морского ежа рода *Strongylocentrotus*. А — интеррадиальная пластинка, Б — три радиальных пластинок, В — одна из десяти перистомальных амбулакальных пластинок (по: Иванов и др., 1981): 1 — первичные бугорки, 2 — вторичные бугорки, 3 — милиарные бугорки, 4 — амбулакальные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

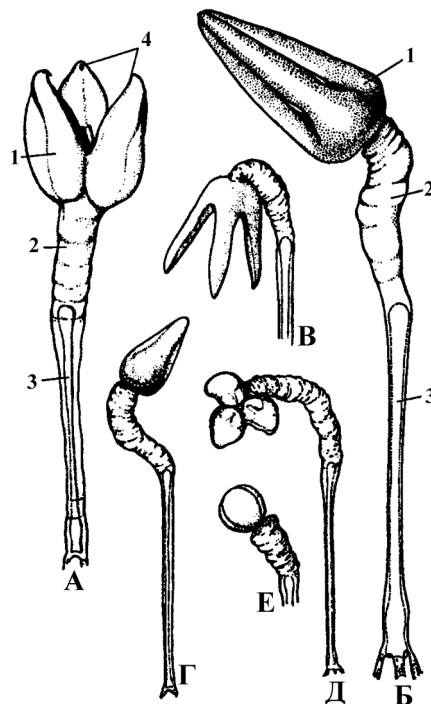


Рис. 1.1.4. Педицеллярии морского ежа рода *Strongylocentrotus*. А — глобиферная; Б — тридентная с сомкнутыми створками; В — тридентная раскрытая; Г — офицефальная; Д — трифидная раскрытая; Е — трифидная с сомкнутыми створками (по: Иванов и др., 1981): 1 — головка, 2 — шейка, 3 — ножка, 4 — дистальные 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 (запираания) поднятой иглы. Вся игла, за исключением голой вершины, покрыта тонким слоем эпителия. Иглы на интерамбулакральных пластин-

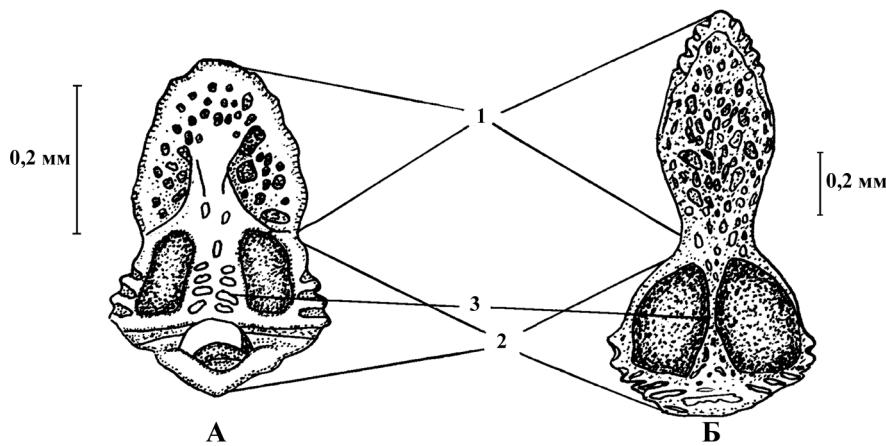


Рис. 1.1.5. Строение створки офицефальной (А) и тридентной (Б) педицеллярии (ориг.): 1 — лопасть, 2 — базальная часть, 3 — апофиз

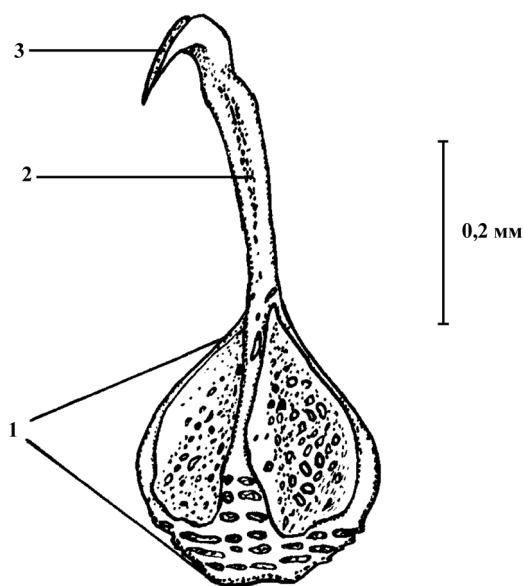


Рис. 1.1.6. Строение створки глобиферной педицеллярии (ориг.): 1 — базальная часть, 2 — шейка, 3 — крючок

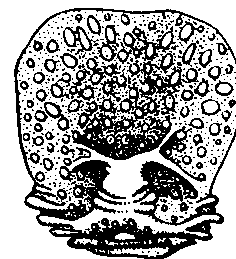


Рис. 1.1.7. Створка трифильной педицеллярии (по: Иванов и др., 1981)

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 видимые 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 перистомы 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. 1.1.12, 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

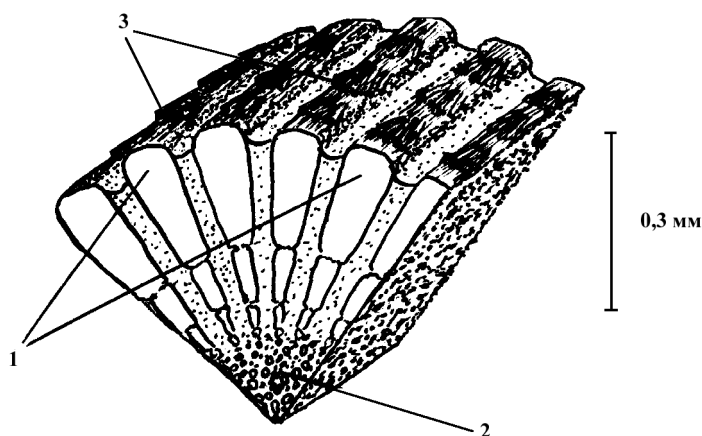


Рис. 1.1.8. Поперечный срез первичной иглы морского ежа рода *Strongylocentrotus* (сектор) (ориг.): 1 — продольные ребра, 2 — сердцевина, 3 — зубчики

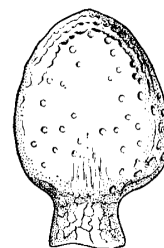


Рис. 1.1.9. Сферидий морского ежа рода *Strongylocentrotus* (по: Иванов и др., 1981)

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 обуславливает 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-призмennую 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).

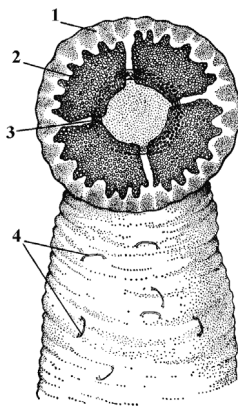


Рис. 1.1.10. Амбулакральная ножка морского ежа рода *Strongylocentrotus* (по: Иванов и др., 1981): 1 — присоска ножки, 2 — известковые пластинки присоски, 3 — известковое кольцо присоски, 4 — известковые спикюлы в толще стенки ножки

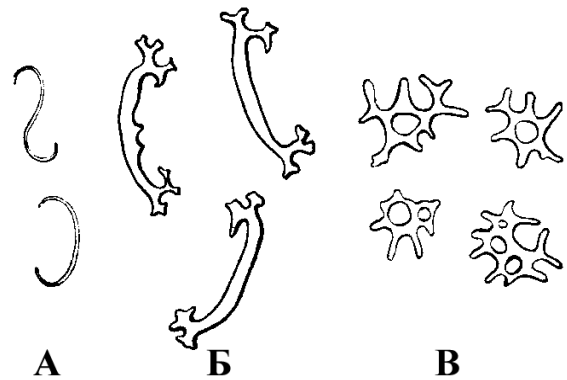


Рис. 1.1.11. Спикулы в толще глобиферной педицеллярии (А), стенки амбулакральной ножки (Б) и стенках жабр (В) (по: Иванов и др., 1981)

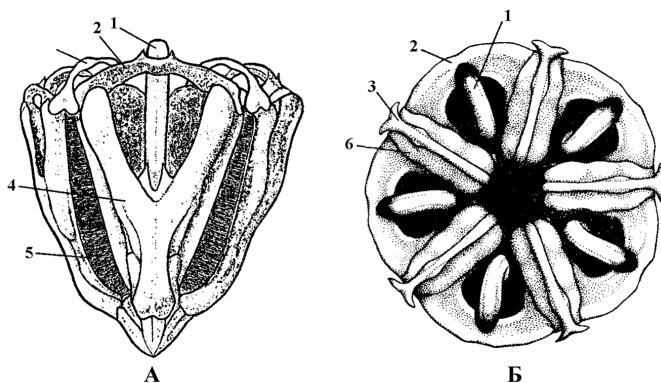


Рис. 1.1.12. Аристотелев фонарь морского ежа рода *Strongylocentrotus*. Вид сбоку (А) и сверху (Б) (с аборального полюса) (по: Иванов и др., 1981): 1 — зуб, 2 — эпифизы, 3 — дужка, 4 — пирамидка, 5 — мышцы между пирамидками, 6 — скобка

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 кия (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

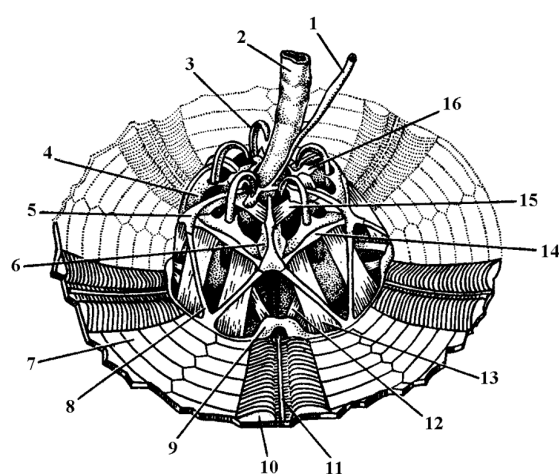


Рис. 1.1.13. Мускулатура аристотелева фонаря и органы, концентрирующиеся вокруг него. Вид изнутри (по: Иванов и др., 1981): 1 — осевой комплекс, впадающий в окологлоточный сосуд амбулакральной системы, 2 — пищевод, 3 — аборальный крючок зуба, 4 — аборальный край пирамидки (эпифизы), 5 — дужка, 6 — скобка, 7 — интеррадиальные пластинки скорлупы, 8 — мышечный пучок, протянутый между дужкой и оральным краем скорлупы, 9 — ауркулы, 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

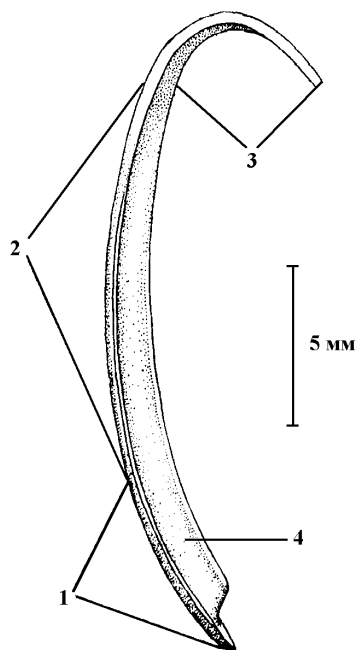


Рис. 1.1.14. Зуб морского ежа рода *Strongylocentrotus* (вид сбоку) (ориг.): 1 — жевательная часть; 2 — стержневая часть; 3 — плюмла; 4 — киль

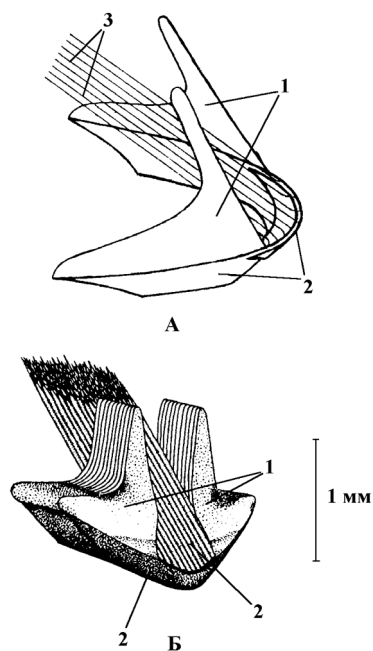


Рис. 1.1.15. Схема расположения пластин в зубном элементе (А) и зубных элементов в зубе (Б) (ориг.): 1 — вторичные зубные пластины; 2 — первичные зубные пластины; 3 — известковые стержни центральной пластинчато-игло-призменной системы

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.

Амбулакральная система. Мадрепорная пластинка замыкает начальный отдел амбулакральной системы — каменный канал. Его конец образует полость — ампулу непосредственно под madreporitom. Очень тонкий каменный 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), называемые 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 каналы короткие и довольно быстро вздуваются, превращаясь в ампулу. Каждая ампула имеет треугольную форму. Боковые каналы впадают около основания треугольника медианно, и от него же, но латерально, отходят те два каналы, которыми ампула связывается с амбулакральной ножкой. Эти каналы 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-

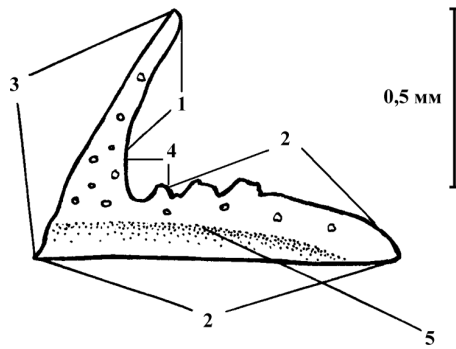


Рис. 1.1.16. Строение вторичной зубной пластины (ориг.): 1 — каринальный отросток, 2 — латеральная часть, 3 — базальная сторона, 4 — каринальная сторона, 5 — внутренний угол

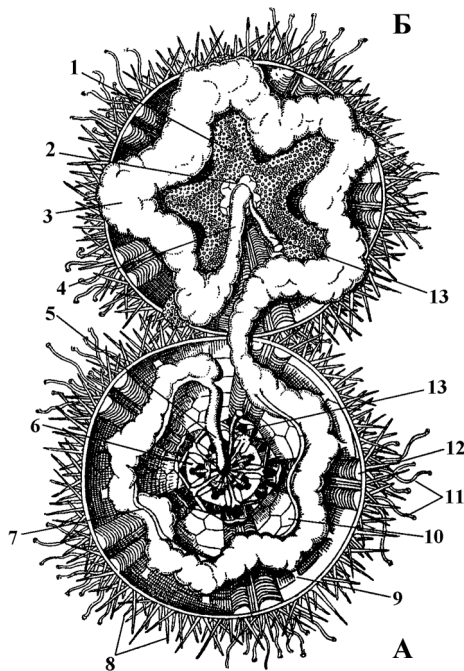


Рис. 1.1.17. Общий вид вскрытого морского ежа рода *Strongylocentrotus*. А — оральная и Б — аборальная половинки (по: Иванов и др., 1981): 1 — половая железа, 2 — ее проток, 3 — средняя кишка, 4 — задняя кишка, 5 — пищевод, 6 — аристотелев фонарь с его мускулатурой, 7 — сифон, 8 — иглы, 9 — мезентерии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

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 перистомы. 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 клеток, а близкое расположение этой системы к нервной дает возможность предположить, что она служит не только опорой для кровеносной системы, но и для питания нервных тканей 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 эпинеуральных 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 (А. 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, 1958a, 1958b; 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 (А. 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 перекрытия, 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 кия 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.

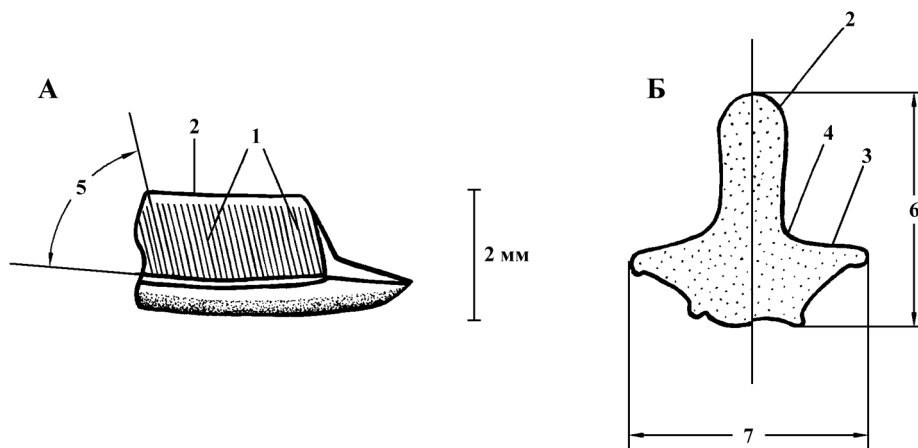


Рис. 1.2.1. Общая морфология зуба морского ежа рода *Strongylocentrotus*. А — жевательная часть, вид сбоку; Б — поперечный срез в стержневой части (ориг.): 1 — каринальные отростки вторичных пластин, 2 — киль, 3 — адаксиальная поверхность латеральной части зуба, 4 — угол вдоль основания кия, 5 — угол 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 (А. 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 установленный 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 apicimaxis* 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* А. Агассиз и Кларка.

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, Полтораус, 1988) вида *S. pulchellus*, считавшегося длительное время сомнительным (А. Агассиз, Кларк, 1907; Дьяконов, 1938, 1939, 1949, 1958а, 1958б; Mortensen, 1943; Баранова, 1957, 1962, 1971; Jensen, 1974), дают основание рассматривать его как младший синоним *S. intermedius* (А. Агассиз), что доказывают и В.С. Левин с соавторами (Левин, Бакулин, 1984; Левин, Найдено, 1990).

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

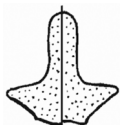
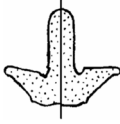

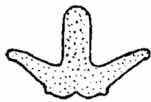


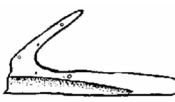
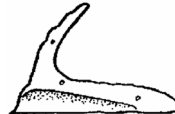

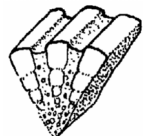
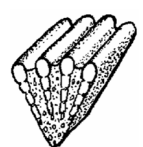
Таким образом, вдоль побережья морей России встречаются четыре представителя рода *Strongylocentrotus*: *S. pallidus* (Sars), *S. droebachiensis* (O.F. Müller), *S. polyacanthus* А. Агассиз и Кларка, *S. intermedius* А. Агассиз; один представитель рода *Mesocentrotus*: *S. nudus* (А. Агассиз) и один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

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. приводится 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	
<i>S. pallidus</i>	<i>S. droebachiensis f. pallida</i>	<i>S. pallidus</i>	<i>S. pallidus</i>
	<i>S. droebachiensis sachalinica</i>	<i>S. golikovi</i>	
	<i>S. sachalinicus</i>	<i>S. sachalinicus</i>	
	<i>S. echinoides</i>	<i>S. echinoides</i>	<i>S. droebachiensis</i>
?	<i>S. droebachiensis</i>	<i>S. droebachiensis</i>	
<i>S. droebachiensis</i>	<i>S. droebachiensis f. atroviolaceus</i>	<i>S. chlorocentrotus</i>	
		<i>S. polyacanthus apicimaxis</i>	<i>S. polyacanthus</i>
<i>S. polyacanthus</i>	<i>S. polyacanthus</i>	<i>S. djakonovi</i>	
<i>S. intermedius</i>	<i>S. intermedius</i>	<i>S. polyacanthus</i>	<i>S. intermedius</i>
<i>S. pulchellus</i>	<i>S. pulchellus</i>	<i>S. intermedius</i>	
		<i>S. pulchellus</i>	

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 кия	
		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, удлинённая, края ровные, складка глубокая	
		8	Узкая, менее удлинённая, края ровные, складка глубокая	
		9	Узкая, менее удлинённая, 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

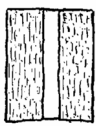









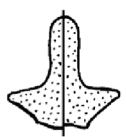
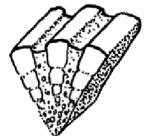
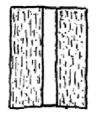

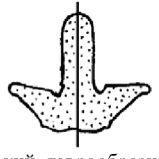



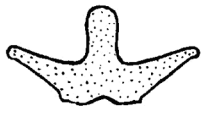
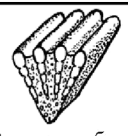
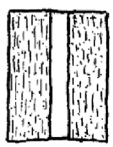

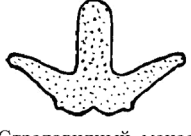
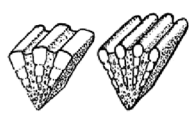
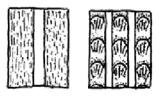

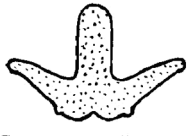


Структура	Обозначение		Признак	
			Описание	Изображение
Наружная поверхность ребер первичных игл	Г	12	Ровная, без бугорков или зубчиков	
		13	С бугорками или зубчиками	
Створка офицефальных педицеллярий	Д	14	С перетяжкой в средней части, апофиз широкий	
		15	Без перетяжки в средней части, апофиз широкий	
		16	Триденитообразная, 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
<i>S. pallidus</i>	+				+					+		+		+			+			
<i>S. droebachiensis</i>		+				+					+		+					+		
<i>S. polyacanthus</i>			+				+				+				+				+	
<i>S. intermedius</i>				+				+		+	+	+	+		+		+			+
<i>M. nudus</i>				+					+		+		+	+		+	+			+

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
<i>Strongylocentrotus pallidus</i> (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.				
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i> (O.F. Müller, 1776) – Зеленый морской еж.		 Высокий, таврообразный, с бороздой вдоль кия	 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.				
<i>Strongylocentrotus polyacanthus</i> 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.				
<i>Strongylocentrotus intermedius</i> (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.				
<i>Mesocentrotus nudus</i> (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), *Alloccentrotus* Mortensen, 1942, *Hemicentrotus* Mortensen, 1942, *Mesocentrotus* Tatarenko et Poltarau, 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, В (2), С (6).

Strongylocentrotus droebachiensis atroviolaceus: Баранова, 1977: 447.

Strongylocentrotus polyacanthus apicimaxis: 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. Амбулакralных пор на пластинке 5, ребе 6 пар, расположены одной косо́й дуго́й.

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 амбиту́са — 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 $0,97 \pm 0,02$. В проксимальной части вдоль угла у основания кия 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 кия. Угол наклона каринальных отростков к оси зуба $74,0^\circ \pm 2,1^\circ$. 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 кия 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 А, 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. 98В.

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), 5А, 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 кривой 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 амбигуса 18–24, ребра монолитные, с наружной стороны уплощенные, гладкие, шероховатые или с продольной штриховкой.

Педицеллярии. На абсорбальной 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 $1,00 \pm 0,03$. В проксимальной части вдоль основания кия 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 $71,8^\circ \pm 1,7^\circ$. 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 кия 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 пластинках, 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 В–С, 7 F, 12 С, 19 С, D; Бажин, 1987: 15; 1989а: 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 кривой 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 амбигусе 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 $0,55 \pm 0,03$. Угол в проксимальной части вдоль основания кия плавно закруглен, поверхность ровная, слегка ребристая. Адаксиальная поверхность латеральной части расположена под острым углом к плоскости кия. Угол наклона каринальных отростков вторичных зубных пластин на плоскости кия к оси зуба $38,0^\circ \pm 2,3^\circ$, они прямые, короче, чем у других видов, их длина составляет не более двух третей высоты кия.

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, 1958a: 264; 1958b: 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; 1958a: 264; 1958b: 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 амбигусе 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 килью к его ширине $0,73 \pm 0,01$. Угол в проксимальной части вдоль основания кия плавно закруглен. Адаксиальная поверхность латеральной части расположена под острым углом к плоскости кия, дистально несколько выпуклая. Угол наклона каринальных отростков вторичных зубных пластин на плоскости кия к оси зуба $59,0^\circ \pm 1,9^\circ$.

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, Kikhlevskii, 1987, 1988; Manchenko, Yakovlev, 2001). Несмотря на генетические различия между этими двумя видами известны случаи гибридизации между *M. nudus* и *S. intermedius* (Osanaï, 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 Poltarau, 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; Fujii, 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, Полтораус, 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 кривой дугой.

Иглы. Игольный покров относительно густой. Иглы крепкие, очень длинные, первичные примерно равны по длине радиусу панциря. Количество ребер первичных игл на амбигусе 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 $0,71 \pm 0,02$. Угол в проксимальной части вдоль основания кия плавно закруглен. Адаксиальная поверхность латеральной части расположена под острым углом к плоскости кия, дистально несколько выпуклая. Угол наклона каринальных отростков вторичных зубных пластин на плоскости кия к оси зуба $49,2^\circ \pm 1,9^\circ$.

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 кия 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 перистоста. С верхней стороны панциря, от экватора к апикальному полю, длина таких игл уменьшается до 7,5–10 мм. Однако в районе макушки резко возрастает количество мелких игл другого типа длиной 4–6 мм (Раков, Табунков, 2001).

Зубы. До недавнего времени *P. depressus* входил в семейство Тохорнеустиды (Mortensen, 1943). Основные морфологические отличия зубных пластинок стронгилоцентротид от тохорнеустидного 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 Тохорнеустиды 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.