

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 батии. 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	<i>S. pallidus</i>	<i>S. droebachiensis</i>
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.

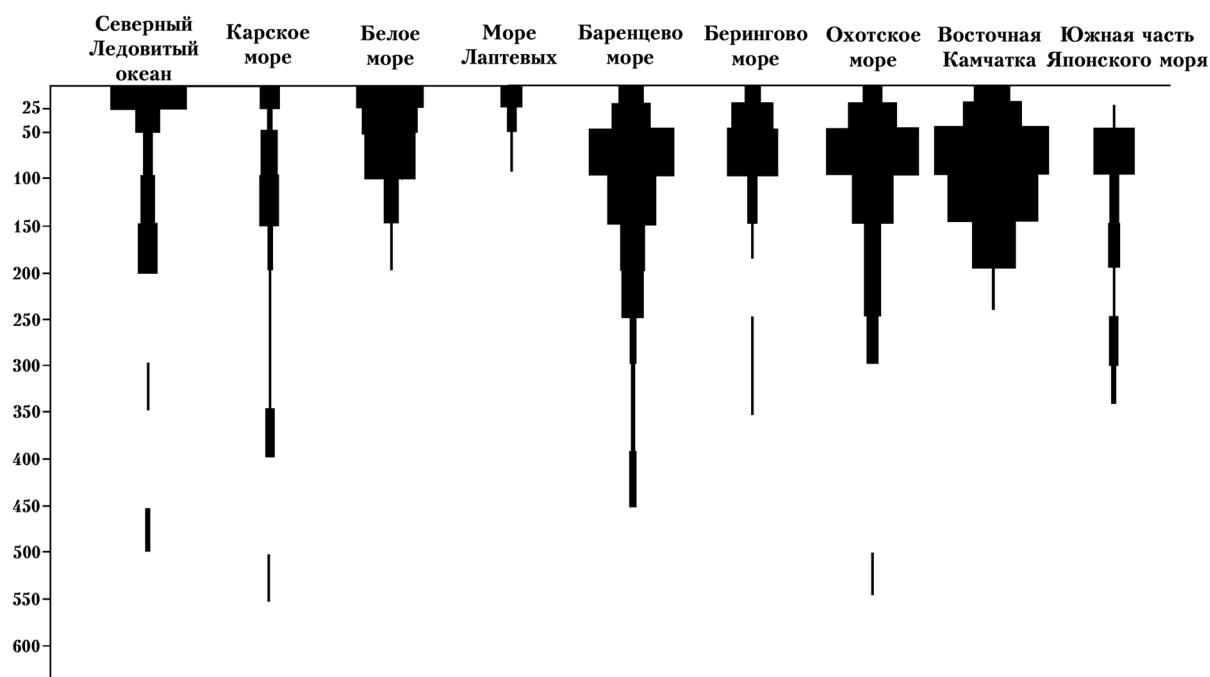


Рис. 3.1.1. Батиметрическое распределение *Strongylocentrotus pallidus* в морях России. По вертикали — глубина, м. Ширина столбиков соответствует количеству находок вида в соответствующем интервале глубин

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

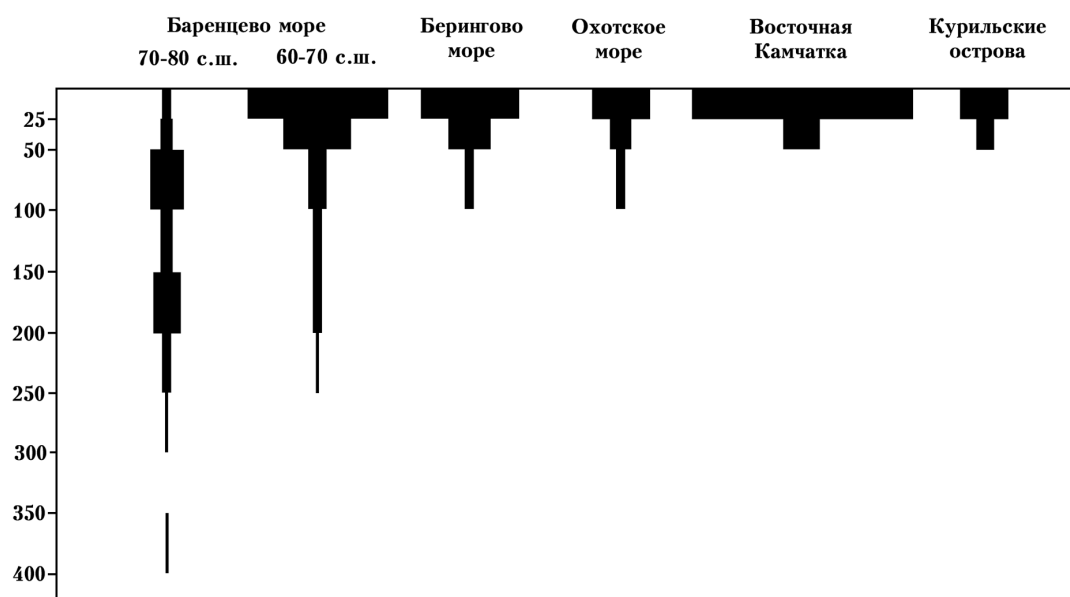


Рис. 3.1.2. Батиметрическое распределение *Strongylocentrotus droebachiensis*. Обозначения как на рис. 3.1.1

Strongylocentrotus polyacanthus

S. polyacanthus 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 — Шемя 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)

<i>S. intermedius</i>		<i>S. pulchellus</i>		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, 19586
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.

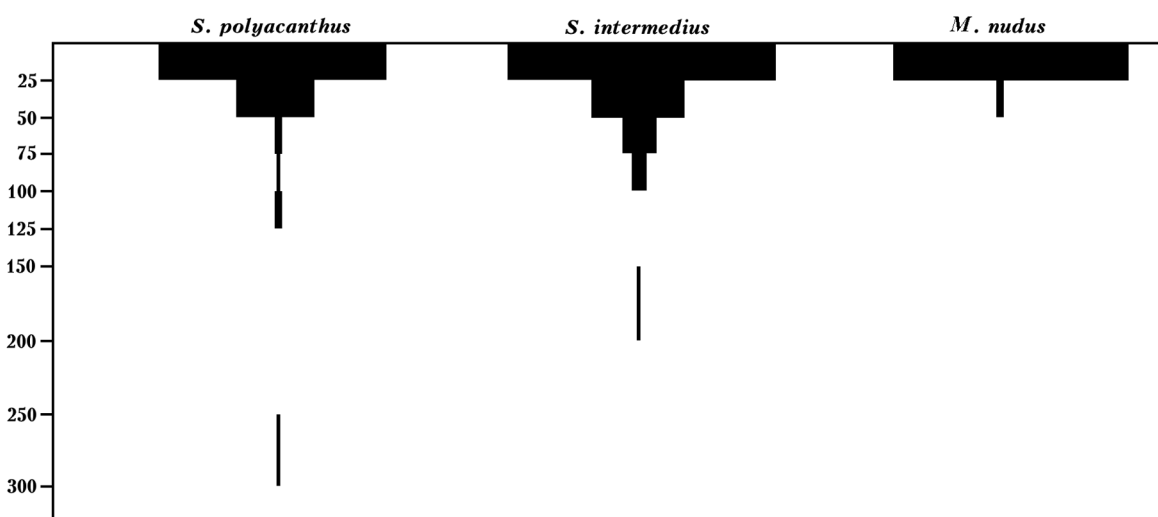


Рис. 3.1.3. Батиметрическое распределение *Strongylocentrotus polyacanthus*, *S. intermedius* и *M. nudus* на различных глубинах. Обозначения как на рис. 3.1.1

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 прилива 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 слаботорбулентных 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, слаботорбулентные 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

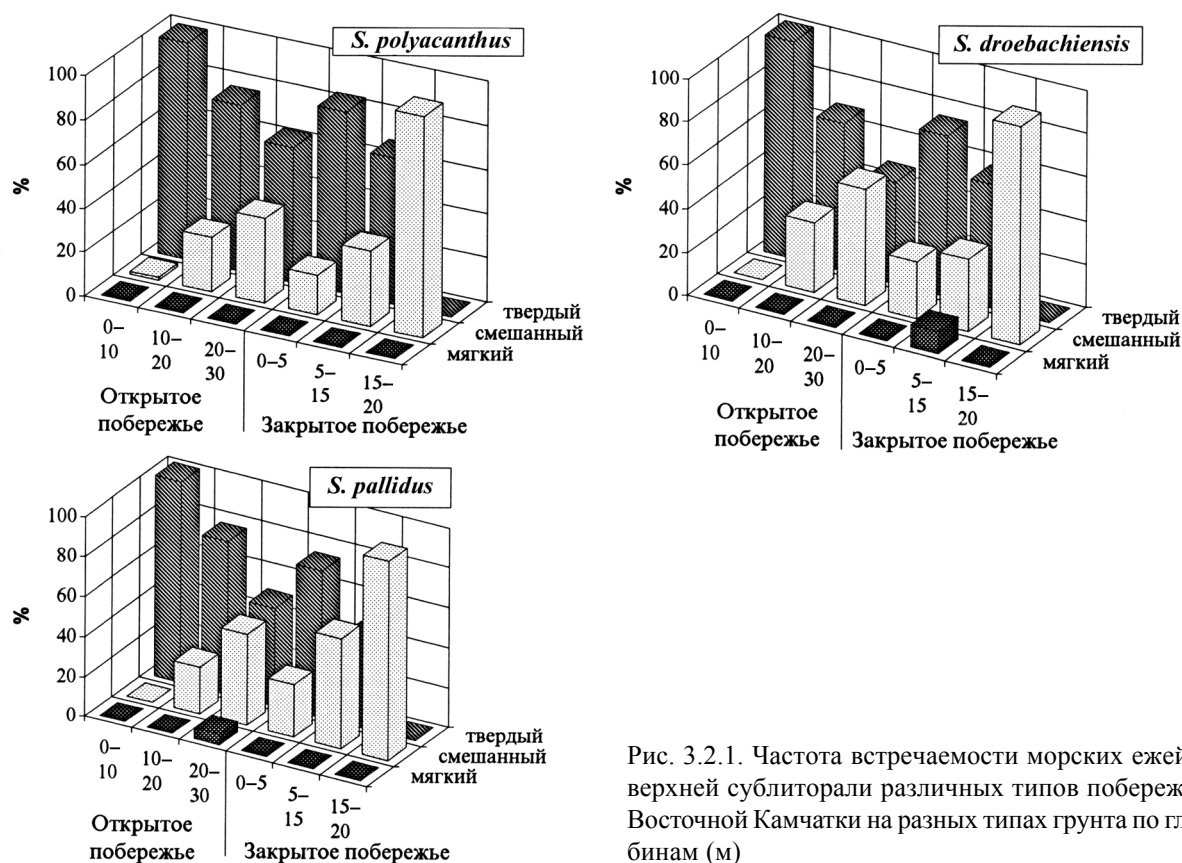


Рис. 3.2.1. Частота встречаемости морских ежей в верхней сублиторали различных типов побережья Восточной Камчатки на разных типах грунта по глубинам (м)

как *S. droebachiensis atrovioleaceus*; 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

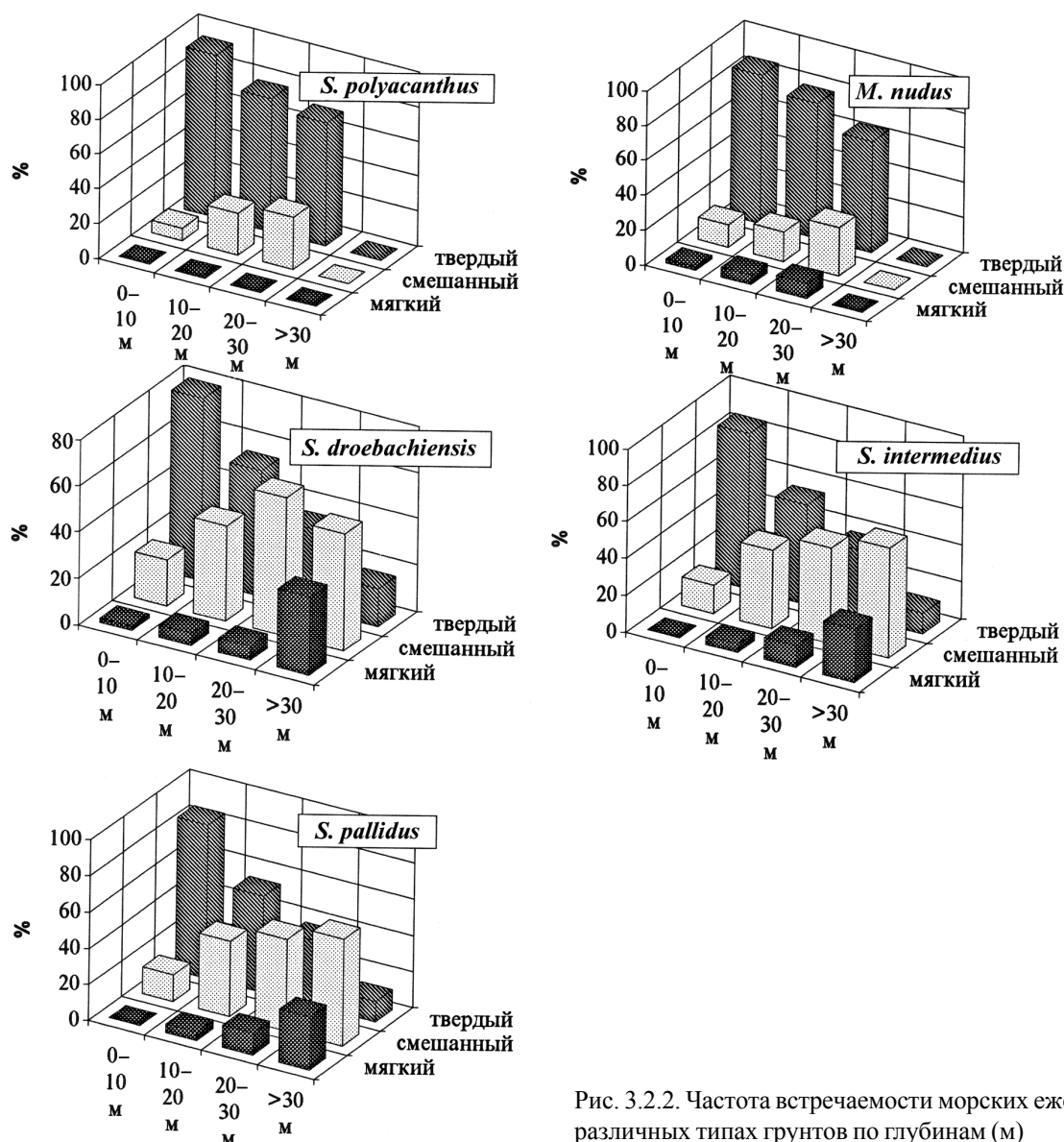


Рис. 3.2.2. Частота встречаемости морских ежей на различных типах грунтов по глубинам (м)

(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; Найдено 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 предпочтительности 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 батии 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, ракушка, 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 прилива. С увеличением глубины и снижением степени турбулентности значимость этого фактора снижается.

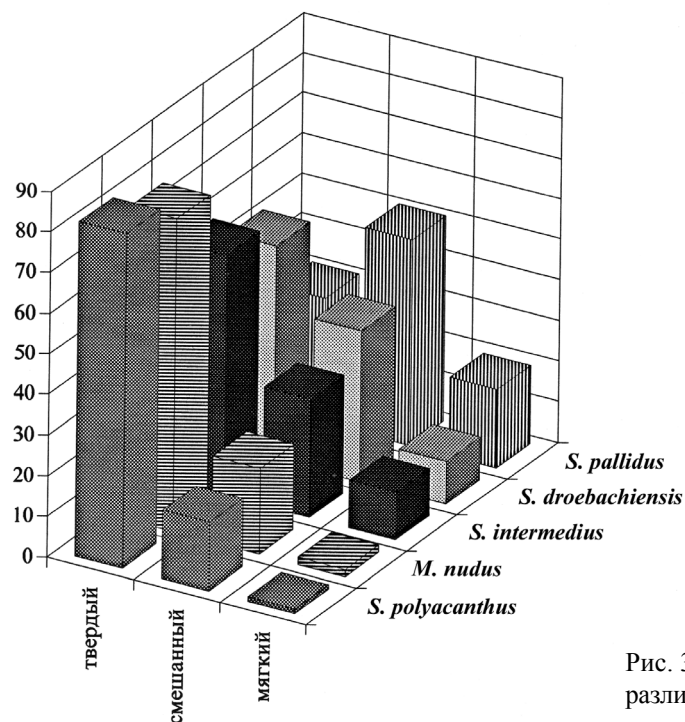


Рис. 3.2.3. Частота встречаемости морских ежей на различных типах грунтов

3. *Воздействие подвижных частиц.* Субстраты, имеющие в своем составе мелкие подвижные фракции (гравий, ракуша, песок и т.д.), в зоне повышенной гидродинамики способны нанести 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 амбулаторными 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	++	+	++	О	++	О	++	++
Смешанный	+	++	+	О	—	О	+	++
Мягкий	—	+	—	О	—	О	—	—

Примечание: «++» — благоприятные условия, «+» — менее благоприятные условия, «—» — неблагоприятные условия, «О» — 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 (*Himmelman 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-

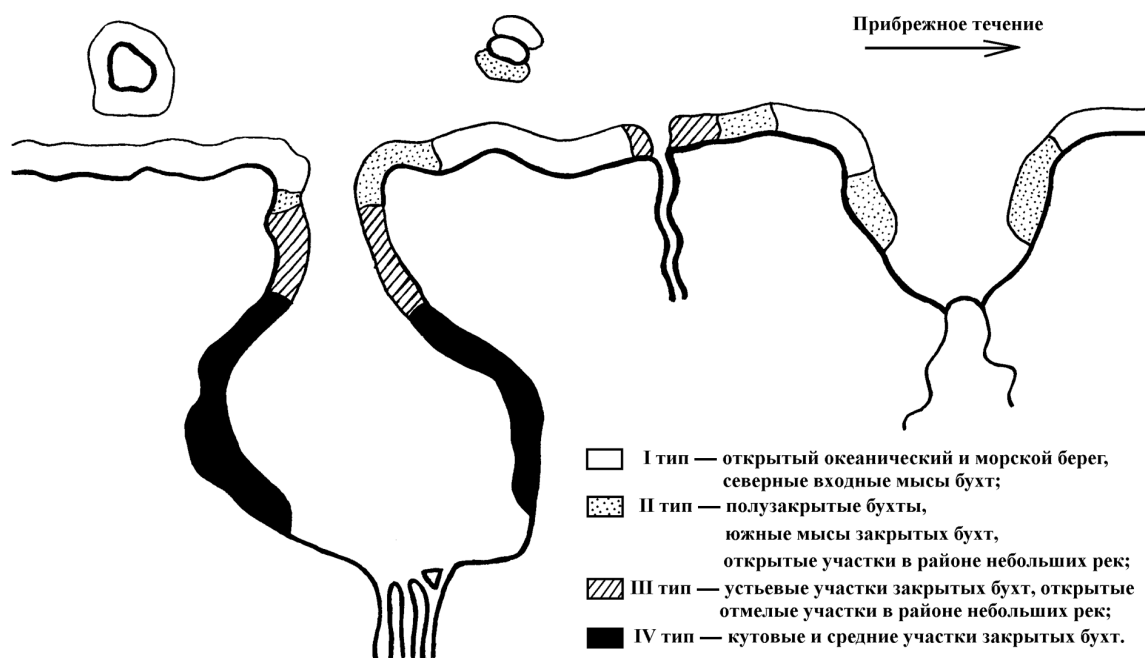


Рис. 3.3.1.1. Классификация биотопов скалистого побережья Восточной Камчатки

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
	гл. 0,5 м	$\frac{12,6}{10,4 \pm 0,4}$	—	—	$\frac{15,2}{13,1 \pm 0,3}$
Температура, °C	гл. 5 м	$\frac{12,4}{9,9 \pm 0,3}$	—	—	$\frac{13,7}{11,9 \pm 0,2}$
	гл. 10 м	$\frac{12,0}{9,1 \pm 0,2}$	—	—	$\frac{13,6}{10,5 \pm 0,3}$
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. Вилучинская	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°C. 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 обуславливает 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 Куриль-

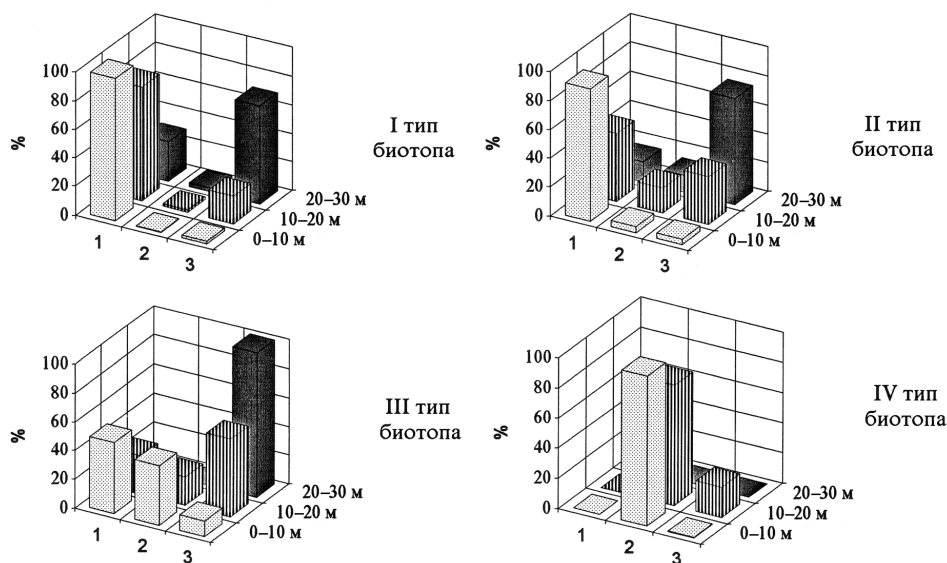


Рис. 3.3.2.1. Относительное количество особей морских ежей на разной глубине (м) верхней сублиторали Восточной Камчатки. 1 — *S. polyacanthus*; 2 — *S. droebachiensis*; 3 — *S. pallidus*

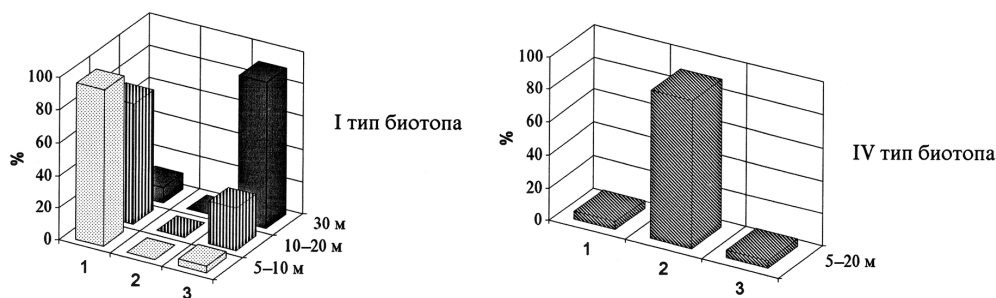


Рис. 3.3.2.2. Относительное количество морских ежей на разной глубине (м) верхней сублиторали о. Симушир (по данным: Лукин, 1979). Обозначения как на рис. 3.3.1.1

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

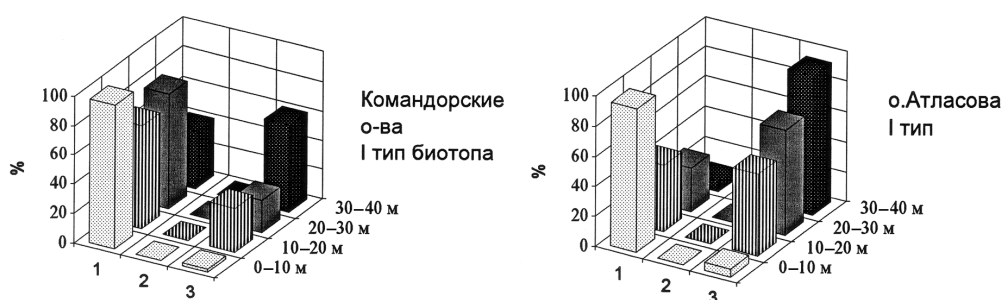


Рис. 3.3.2.3. Относительное количество морских ежей на разной глубине (м) верхней сублиторали биотопа I типа на Командорских островах и о. Атласова (Северные Курильские острова). Обозначения как на рис. 3.3.1.1

Таблица 3.3.2.1. Средняя температура (°C) 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, °C
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, обуславливает 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, обуславливающих 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 значительно. 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 верхне-сублиторальной 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 холодно-водной 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, обуславливающее 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, обуславливают характер батиметрического распределения гидробионтов.

Придонные слои Баренцева моря при постоянной, близкой к океанической, солёности 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 обуславливает 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 углублению дна поступают более теплые атлантические воды (Добровольский, Залогин, 1982).

В Белом море, несмотря на своеобразный термический режим и пониженную солёность, 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 Канда拉克шском 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 солёности 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 °C, лишь на мелководьях летом она может локально повышаться до 3–4 °C (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 °C (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 °C (Himmelman, 1980, 1984; Keats et al., 1984). Сходные температуры (12–15 °C) наблюдаются у побережья Новой Шотландии (Scheibling, Stephenson, 1984; Mann et al., 1984). В более южных районах (зал. Мэн) вид существует при максимальной температуре 17 °C, а возле южной границы ареала вида в Северо-Западной Атлантике у п-ва Кейп-Код ее летние значения могут достигать 22 °C (Stephens, 1972). Однако такую высокую температуру могут выдерживать лишь взрослые особи, тогда как верхним пределом для нормального развития личинок является 9–10 °C (Runnstrom, 1927; Stephens, 1972) и 13–15 °C (Hart, Scheibling, 1988). До 12–15 °C прогревается вода на побережье о. Ванкувер (Himmelman, 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 (Himmelman 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 стратифицированной эстуарии этого региона отдельные особи *S. droebachiensis* могут выдерживать понижение солености даже до 10‰ (Stickle, Ahokas, 1974). Во внутренних заливах о. Ванкувер, населенных этими ежами, соленость может опускаться до 20‰ (Himmelman, 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).

Низнебореальные 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 низкореальных 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./м², соответственно), тогда как на закрытых участках и в закрытых бухтах средняя плотность обоих видов достоверно не различается: 1,2 и 1,6 экз./м². 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 обуславливает 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 полужакрытых 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. Аутоэкологические 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: термотолерантность 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 побережье 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 обуславливают 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 побережья 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 аутоэкологическим 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 экотон 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 интерамбулак- ральных 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 $1,28 \pm 0,04$ мм) обладают особи, обитающие в зоне наиболее сильного прибоя, на глубине до 5 м. С увеличением глубины толщина панциря снижается, достигая минимума ($0,55 \pm 0,03$ 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 $1,16 \pm 0,03$ 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 $0,37 \pm 0,06$ мм на глубине 100–200 м у *S. droebachiensis* и до $0,35 \pm 0,04$ 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.

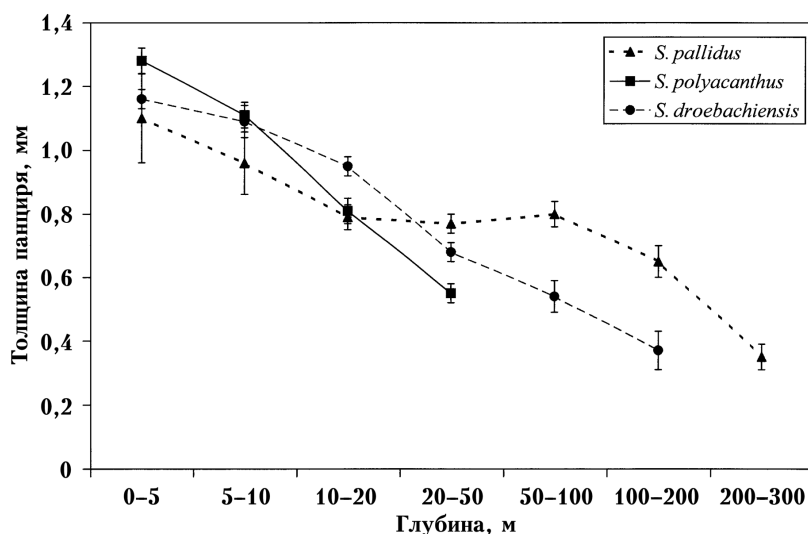


Рис. 3.5.2.1. Зависимость толщины панциря *Strongylocentrotus pallidus*, *S. polyacanthus* и *S. droebachiensis* в различных районах северных и дальневосточных морей от глубины обитания. Вертикальными линиями указан доверительный интервал

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, обуславливает 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 $1,82 \pm 0,04$ мм (рис. 3.5.3.1, 3.5.3.2). На глубине 10–20 м относительный диаметр панциря *S. pallidus* остается неизменным ($1,83 \pm 0,02$ мм), но с увеличением глубины он увеличивается, достигая максимума $2,06 \pm 0,05$ 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 $2,14 \pm 0,6$ 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 $1,94 \pm 0,04$, на 5–10 м — $1,99 \pm 0,06$, на 10–20 м — $2,03 \pm 0,04$, а на 20–50 м — $1,95 \pm 0,05$. 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

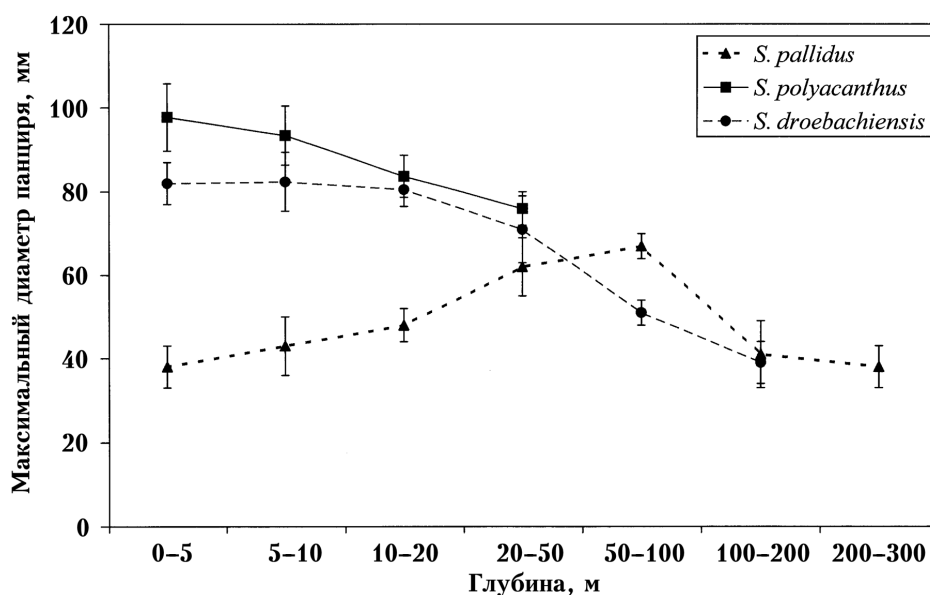


Рис. 3.5.2.2. Зависимость максимального размера панциря *Strongylocentrotus pallidus*, *S. polyacanthus* и *S. droebachiensis* в различных районах северных и дальневосточных морей от глубины обитания

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, обуславливающее 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. Уплотнение 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.

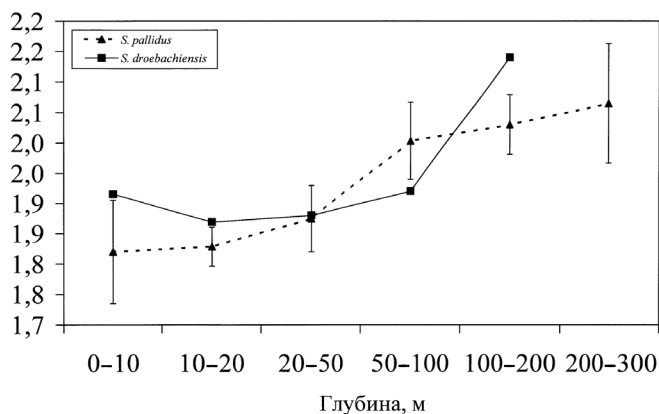


Рис. 3.5.3.1. Зависимость формы панциря *Strongylocentrotus pallidus* и *S. droebachiensis* в различных районах северных и дальневосточных морей от глубины обитания. Здесь и на рисунке 3.5.3.2 по оси ординат — отношение диаметра панциря к его высоте

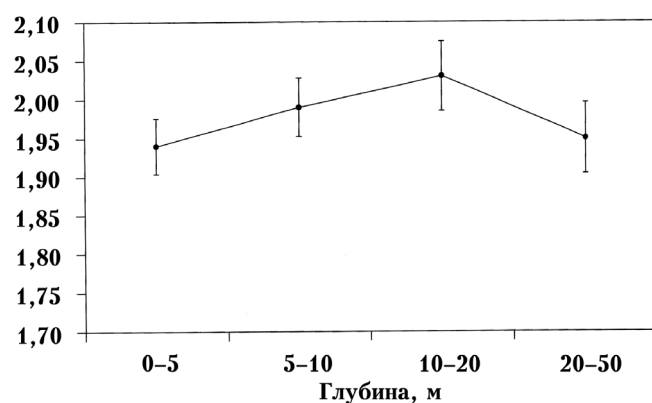


Рис. 3.5.3.2. Зависимость формы панциря *Strongylocentrotus polyacanthus* в различных районах ареала от глубины обитания

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, баянусы 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 верхне-сублиторальных 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* уравнивается 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	<i>S. polyacanthus</i>	<i>M. nudus</i>	<i>S. droebachiensis</i>	<i>S. intermedius</i>	<i>S. pallidus</i>
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 эвриэдафического, 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.