

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МОРСКИХ ЕЖЕЙ РОДА *STRONGYLOCENTROTUS* В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

© 2002 г. А. Г. Бажин, В. Г. Степанов

Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,

Петропавловск-Камчатский, 683000

e-mail: bzhin@kamnir.o.kamchatka.ru

Поступила в редакцию 10.05.2001 г.

Вдоль побережья Камчатки, в Амурском заливе, заливе Посыет и на о-ве Сахалин в 1979–1991 гг. были проведены исследования с целью выявления зависимости между изменчивостью некоторых структур скелета морских ежей рода *Strongylocentrotus* и факторами среды, такими как глубина обитания и степень прибойности. Показано, в какой степени эти факторы влияют на форму, толщину и максимальный диаметр панциря и игольный покров (количество первичных игл, их длина и количество ребер на первичных иглах) у разных видов морских ежей, а также рассмотрено адаптивное значение этих изменений.

Морфологическая изменчивость видов правильных морских ежей рода *Strongylocentrotus* является объектом пристального внимания многочисленных исследователей. При этом практически во всех таксономических работах, касающихся этих животных, обсуждается консервативность систематически важных морфологических структур. В то же время показано наличие связи между морфологической изменчивостью и условиями существования морских ежей. Согласно данным некоторых исследователей (Dafni, 1980, 1981, 1983; Delmas, Regis 1985), загрязнение прибрежных вод вызвало изменения в окраске тела и патологические деформации панциря и игл.

Часто для изучения вопроса географической и индивидуальной изменчивости стронгилоцентротид используют меристические и счетные признаки игл и панциря (Jackson, 1912; Дьяконов, 1946; Vasseur, 1952; Swan, 1958 и др.). Придавая слишком большое таксономическое значение таким сильно изменчивым индивидуальным признакам, как количество первичных игл (равно как и бургов) и их длина, форма панциря и количество ребер на первичных иглах, А.М. Дьяконов и З.И. Баранова в большинстве своих публикаций рассматривали экоморфы видов иглокожих под новыми видовыми названиями (Бажин, 1995). Поэтому попытки разобраться в закономерностях появления вариантов изменчивости с экологической точки зрения без четкого разделения видов были обречены.

Количество игл в амбулакральных и интерамбулакральных рядах и количество ребер на иглах являются видоспецифичными признаками морфологии игольного покрова. Однако у особой од-

ного вида, обитающих в различных биотопах значения этих признаков нередко перекрываются с таковыми близких видов. Эта изменчивость часто ставила в тупик систематиков, считающих признаки видоспецифичными.

Целью настоящей работы является попытка выявить наличие и степень зависимости между изменчивостью некоторых структур скелета морских ежей рода *Strongylocentrotus* и такими факторами среды, как глубина обитания и степень прибойности. Перед исследователями не стояла задача проанализировать географическую изменчивость того или иного вида в пределах ареала. Поэтому животных для анализа отбирали независимо от географического расположения того или иного поселения только по следующим критериям: глубине обитания и характеру турбулентности биотопа в разных точках ареала того или иного вида. Сортировка выборок произведена в соответствии с грациями данных факторов среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Морфологический анализ выполняли на сухих, фиксированных в спирте или формалине экземплярах. С целью минимизации размерной изменчивости для анализа использовали особей с диаметром панциря 50 ± 5 мм. После установления видовой принадлежности подсчитывали количество интерамбулакральных и амбулакральных пластин (и, соответственно, количество первичных игл) в рядах, число ребер на первичных иглах, взятых в районе амбитуса. Измеряли диаметр и высоту панциря без игл с точностью до 1 мм

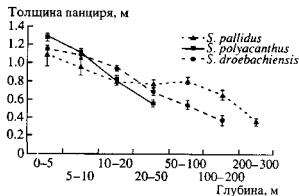


Рис. 1. Зависимость толщины панциря *S. pallidus*, *S. polyacanthus* и *S. droebachiensis* от глубины обитания в различных районах северных и дальневосточных морей. Вертикальными линиями указан доверительный интервал. Объем выборки: *S. pallidus* — 354 экз., *S. polyacanthus* — 528 экз., и *S. droebachiensis* — 402 экз.

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:

$$I = \frac{W}{N} \times 100,$$

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

$$N = (N_1 + N_2) \times 10,$$

где N_1 и N_2 — 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:

$$F = 100 \frac{X}{Y},$$

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

Под твердым субстратом понимали гравинеподвижный тип грунта (скалы, валуны, крупные булыжники и камни). Статистические расчеты производили при уровне значимости 0.05.

Основной материал был собран авторами в составе экспедиций Камчатского отдела Института биологии моря ДВО РАН, г. Петропавловск-Камчатский, Тихоокеанского института географии ДВО РАН, г. Владивосток, Камчатского отдела природопользования Тихоокеанского института географии ДВО РАН, г. Петропавловск-Камчатский, Камчатского отдела морской био-

логии и биотехнологии Тихоокеанского океанологического института ДВО РАН, г. Петропавловск-Камчатский, Института биологии моря ДВО РАН, г. Владивосток, на побережье восточной Камчатки от мыса Лопатка до бухты Оссора, на Северных Курильских островах (о-ве Атласова, о-ве Шумшу, о-ве Парамушир), в Беринговом море (о-ве Беринга, о-ве Медный, заливе Олюторский, побережье Корякского нагорья), в Японском море (Амурском заливе, заливе Поцсет), на о-ве Сахалин с 1979 по 1991 г.

Помимо собственных сборов обработаны материалы ряда экспедиций из коллекций Зоологического института РАН, г. Санкт-Петербург, Института биологии моря ДВО РАН, г. Владивосток и Института океанологии РАН, г. Москва.

Всего за период исследования просмотрены 29293 образца с 916 станций, в том числе: *S. pallidus* — 9627, *S. droebachiensis* — 5130, *S. polyacanthus* — 10799, *S. intermedius* — 2376, *S. nudus* — 1370 экз. Для статистического анализа отобраны особи с диаметром панциря 50 ± 5 мм: *S. pallidus* — 354, *S. droebachiensis* — 402, *S. polyacanthus* — 528, *S. intermedius* — 241, *S. nudus* — 53 экз.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Толщина панциря

Защитой морских ежей от механических повреждений, помимо игольного покрова, является панцирь, форма и толщина которого имеет первостепенное значение. Из рис. 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 особой вида *S. polyacanthus*, типичное местообитание которого — мелководный открытый океанический скалистый берег. Наиболее толстым панцирем (в среднем 1.28 ± 0.04 мм) обладают особи, обитающие в зоне наиболее сильного прилива, на глубине до 5 м. С увеличением глубины толщина панциря плавно снижается, достигая минимума (0.55 ± 0.03 мм) на глубине 20–50 м. Таким образом, толщина панциря у особей данного вида, живущих в зоне, не подверженной воздействию прилива, по меньшей мере в 2 раза 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 приливной мелководной зоне меньше, чем у *S. polyacanthus*: в среднем 1.16 ± 0.03 мм у *S. droebachiensis* и 1.10 ± 0.14 мм у *S. pallidus*. С другой стороны, обитая в более широком диапазоне глубин, по сравнению с

чисто сублиторальным видом *S. polyacanthus*, у данных видов происходит значительное истончение панциря в более глубоководных участках шельфа: до 0.37 ± 0.06 мм на глубине 100–200 м у *S. droebachiensis* и до 0.35 ± 0.04 мм на глубине 200–300 м у *S. pallidus*.

Логично предположить, что особям с более толстой и, соответственно, более крепкой скорлупой легче противостоять механическим воздействиям. Сравнивая возможность получения повреждений тела (уязвимость) особей разных видов в прибойной 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 вид *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. 2), при этом средняя толщина его панциря по сравнению с аналогичным показателем у других видов оказывается выше (см. рис. 1). По мере дальнейшего увеличения глубины резкое снижение толщины панциря до минимальной ($0.3\text{--}0.35$ 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 (см. рис. 2).

Таким образом, согласно данным 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* адаптирован к существованию в более глубоководной слаботурбулентной зоне в диапазоне глубин 20–200 м.

Совершенно очевидно, что реализовать свои морфологические адаптивные возможности жи-

Максимальный диаметр панциря, мм

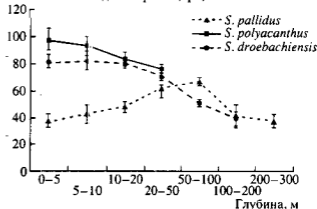


Рис. 2. Зависимость максимального размера панциря *S. pallidus*, *S. polyacanthus* и *S. droebachiensis* от глубины обитания в различных районах северных и дальневосточных морей. Объем выборки как на рис. 1.

вотные 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 (морских звезд, 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.

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

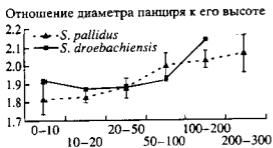


Рис. 3. Зависимость формы панциря *S. pallidus* и *S. droebachiensis* в различных районах северных и дальневосточных морей от глубины обитания. Объем выборки как на рис. 1.

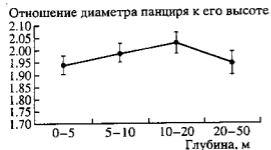


Рис. 4. Зависимость формы панциря *S. polyacanthus* от глубины обитания в различных районах ареала. По оси абсцисс — глубина, м; по оси ординат — отношение диаметра панциря к его высоте.

1.82 ± 0.04 мм (рис. 3, 4). На глубине 10–20 м относительный диаметр панциря *S. pallidus* остается неизменным (1.83 ± 0.02 мм), но с увеличением глубины он увеличивается, достигая максимума 2.06 ± 0.05 мм на глубине 200–300 м, панцирь уплощается.

У *S. droebachiensis* на глубине от 0 до 100 м относительный диаметр панциря несколько варьирует в пределах 1.87–1.92 мм, не демонстрируя достоверных изменений. Однако с дальнейшим увеличением глубины он резко возрастает до 2.14 ± 0.6 мм, что свидетельствует о заметном уплощении формы панциря (см. рис. 3).

У *S. polyacanthus* эта зависимость имеет иной характер: на глубине 0–5 м отношение диаметра панциря к его высоте 1.94 ± 0.04 , на 5–10 м — 1.99 ± 0.06 , на 10–20 м — 2.03 ± 0.04 , а на 20–50 м — 1.9 ± 0.05 . При увеличении глубины от 0–5 до 10–20 м происходит незначительное увеличение относительного диаметра панциря (см. рис. 4), но эти различия недостоверны. Единственное достоверное различие обнаружено в диапазонах глубин 10–20 и 20–50 м. Таким образом, у особей данного вида 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* (см. рис. 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 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 трифилиными 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 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.

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, микроорганизмы

Количественные характеристики некоторых скелетных структур видов морских ежей рода *Strongylocentrotus*

Признак	<i>S. polyacanthus</i>	<i>S. nudus</i>	<i>S. droebachiensis</i>	<i>S. intermedius</i>	<i>S. pallidus</i>
Объем выборки	528	53	402	241	354
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

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, 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 сестонифаг он обладает большим количеством педицеллярной, а как детритофаг-соскребатель — более крупным челюстным аппаратом. Другими словами, в условиях глубоководья особи этого вида оказываются более конкурентноспособными по сравнению, в частности, с особями *S. droebachiensis*, а также с особями других верхнесублиторальных видов, так как при помощи вышеупомянутых адаптивных механизмов он способен более эффективно использовать скудные пищевые ресурсы.

Первичные иглы

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 (таблица).

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 *S. nudus* уравновешивается максимальным количеством продольных ребер и длиной игл (в 2-3.5 раза 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 (см. таблицу). 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 *S. nudus* и *S. polyacanthus*, которые не нуждаются в дополнительной защите панциря от механических повреждений. Тело представителей первых трех видов часто покрыто обломками ра-

ковин и мелкими камнями, которые рассредоточивают энергию ударов прибою на большее количество игл даже при остроаправленном внешнем воздействии.

Более наглядно упомянутые зависимости прослеживаются при рассмотрении индекса игл, который характеризует степень защиты панциря первичными иглами. Т.е. игольный покров у видов отражает физические особенности наиболее типичных для вида биотопов, иными словами экологические характеристики видов, рассмотренные ранее (Бажин, 1995). Действительно, индекс игл, учитывающий количество ребер первичных игл и их густоту достигает максимального значения у литофильных, обитающих на прибойном мелководье видов (*S. polyacanthus* и *S. nudus*), минимальное – у эвриадафичного, 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 уменьшается 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 обитания данного вида. У видов, обитающих в более широком диапазоне глубин (*S. pallidus* и *S. droebachiensis*), была отмечена тенденция уплощения панциря морских ежей с увеличением глубины. Рассмотренные типы морфологической изменчивости имеют адаптационный характер и отражают способность животных приспосабливаться к неблагоприятным условиям среды, повышают их выживаемость.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бажин А.Г., 1995. Видовой состав, условия существования и распределение морских ежей рода *Strongylocentrotus* морей России // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток.

Баранова З.И., 1973. Некоторые особенности распределения и экологии морских ежей рода *Strongylocentrotus* в Баренцевом море // Состав, распределение и экология донной фауны Баренцева моря. Мурманск. С. 72–75. – 1977. Иголокоже Земли Франца-Иосифа и сопредельных вод // Биоценозы шельфа Земли Франца-Иосифа и фауна сопредельных акваторий. Л.: Наука. С. 435–465. (Исследования фауны морей, т.14(22)).

Дьяконов А.М., 1938. Иголокоже (Echinodermata) залива Саяху в Японском море // Тр. Гидробиол. экспед. ЗИН АН СССР 1934 г. на Японском море. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Вып. 1. С. 426–498. – 1946. Индивидуальная изменчивость и возрастные измене-

ния у некоторых групп иглокожих // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Вып. 8. С. 145–193.

Турпаева Е.П., 1987. Влияние природных факторов среды на морских беспозвоночных животных // Биол. объектов марикультуры: экол. и культивирование беспозвоноч. и водорослей. М. С. 15–20.

Andrew N.L., 1989. Contrasting ecological implications of food limitation in sea urchins and herbivorous gastropods // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 51. № 1–2. P. 189–193.

Black R., Codd C., Herbert D., Vink S., Burt J., 1984. The functional significance of the relative size of Aristotle's lantern in the sea urchin *Echinometra mathaei* (de Blainville) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. № 77. P. 81–97.

Dafni J., 1980. Abnormal growth pattern in the sea urchin *Triploneustes f. gratilla* (L.) under pollution (Echinodermata, Echinoidea) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. № 47. P. 259–279. – 1981. Skeletal deformations in sea urchins due to pollution in the Gulf of Eilat Red Sea // Isr. J. Zool. № 30. P. 107–108. – 1983. Aboral depression in the tests of the sea urchin *Triploneustes f. gratilla* (L.) in the Gulf of Eilat Red Sea // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. № 67. P. 1–15.

Delmas P., Regis M.B., 1985. Impact of a massive domestic pollution on the biology and morphometry of the Echinoid *Paracentrotus lividus*: preliminary data // Comptes Rendus. Des seances de L'academie des sciences serie III: sciences de la vie. V. 300. № 4. P. 143–146.

Ebert T. A., 1968. Growth rates of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* related to food availability and spine abrasion // Ecology. № 49. P. 1075–1091. – 1980. Relative growth of sea urchin jaws: an example of plastic resource allocation // Bul. Mar. Sci. № 30. P. 476–474. – 1982. Longevity, life history, and relative body wall size in sea urchins // Ecol. Monogr. № 52. P. 353–394.

Hagen N.T., 1983. Destructive grazing of kelp beds by sea urchins in Vestfjorden, Northern Norway // Sarsia. № 68. P. 177–199.

Himmelman J.H., 1986. Population biology of green sea urchins on rocky barrens // Mar. Ecol. Progr. Ser. V. 33. P. 295–306.

Himmelman J.H., Lavregne Y., Axelsen A., Cardinal A., Bourget E., 1983. Sea urchins in the St. Lawrence Estuary: their abundance, size structure, and suitability for commercial exploitation // Can. J. Fish. Aquat. Sci. № 40. P. 474–486.

Jackson R.T., 1912. Phylogeny of the Echini, with a revision of paleozoic species // Mem. Boston Soc. Nat. Hist. № 7. P. 1–491.

Jensen M., 1966. The response of two sea urchins to the sea star *Marthasterias glacialis* (L.) and other stimuli // Ophelia. № 3. P. 209–211. – 1972. The ultrastructure of the echinoid skeleton // Sarsia. № 48. P. 39–48.

Kawamura K., Hayashi T., 1965. Influence of temperature to feeding, growth, and gonad development of *Strongylocentrotus intermedius* // J. Hokkaido Fish. Sci. Inst. № 22. P. 22–39.

Keats D.W., Steele D.H., South G.R., 1984. Depth-dependent reproductive output of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis* (O.F. Müller), in relation to the nature and availability of food // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 80. P. 77–91.

- Leighton D.L., 1967. Ecological investigation of sea urchin populations along the Palos Verdes Peninsula // Kelp Hab. Proj. A. Rep. P. 41–54.
- Leighton D.L., Jones L.G., 1968. Ecological investigation of sea urchin populations along the Palos Verdes Peninsula // Kelp Hab. Proj. A. Rep. P. 39–62.
- Pequignat E., 1966. Skin digestion and epidermal absorption in irregular and regular urchin and their probable relation to the outflow of sperule-coelomocytes // Nature. V. 210 (5034). P. 397–399. – 1972. Some new data of skin digestion and absorption in sea urchins and sea stars (*Asterias* and *Henricia*) // Marine Biol. V. 12. № 1. P. 28–41.
- Sloan N.A., Lauridsen C.P., Harbo R.M., 1987. Recruitment characteristics of the commercially harvested red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* in Southern British Columbia // Fish. Res. V. 5. № 1. P. 55–69.
- Strathmann R.R., 1981. On barriers to hybridization between *Strongylocentrotus droebachiensis* (O.F. Müller) and *S. pallidus* (G.O. Sars) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. № 55. P. 39–47.
- Swan E.F., 1958. Growth and variation in sea urchins of York, Main // J. Mar. Res. V. 17. № 5. P. 505–522.
- Tegner M.J., Dayton P.K., 1977. Sea urchin recruitment patterns and implications of commercial fishing // Science. V. 196. P. 324–326. – 1981. Population structure, recruitment and mortality of two sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*) in a kelp forest // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 5. P. 255–268.
- Telford M., 1985. Domes, arches and urchins: skeletal architecture of echinoids (Echinodermata) // Zoomorphology. V. 105. № 2. P. 114–124.
- Vader W., Petersen B.S.H., Lonning S., 1986. Morphological differences between two closely related sea urchins species, *Strongylocentrotus droebachiensis* and *S. pallidus*, in northern Norway (Echinodermata, Echinoidea) // Fauna norvegica. Ser. A. № 7. P. 10–14.
- Vasseur E., 1951. *Strongylocentrotus pallidus* (G.O. Sars) and *S. droebachiensis* (O.F. Müller) distinguished by means of spermaglutination with egg water and ordinary morphological characters // Acta Borealia. A. Scientia. № 2. P. 1–16. – 1952. Geographic variation in the Norwegian sea-urchins *Strongylocentrotus droebachiensis* and *S. pallidus* // Evolution. № 6. P. 87–100.

MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF SOME SEA-URCHIN *STRONGYLOCENTROTUS* SPECIES RELATED TO ENVIRONMENTAL FACTORS

A. G. Bazhin, V. G. Stepanov

Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography, Petropavlovsk-Kamchatsky 683000, Russia
e-mail: bazhin@kamniro.kamchatka.ru

The relationships between the variability of skeletal structures in *Strongylocentrotus* species and environmental factors, such as depth of their distribution and exposure level of site, were studied at the Kamchatka, the Kuril Islands and Sakhalin Island coastal water and in the Amurskii and Posyet Bays in 1979–1991. The influence of environmental factors on the shape, thickness, and maximum diameter of the sea-urchin tests and morphology of their needles are shown. The adaptive significance of morphological variability in the sea-urchins is considered.