

УДК 593.953(265.54)

Г.И.Викторовская, Л.Г.Седова, Е.Э.Борисовец, В.И.Матвеев,
М.В.Калинина, Ю.Э.Брегман

**БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СКОПЛЕНИЙ
СЕРОГО МОРСКОГО ЕЖА *STRONGYLOCENTROTUS*
INTERMEDIUS (AGASSIZ) В ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ
ПРИМОРЬЯ (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)**

По морфометрическим и гидрологическим характеристикам побережье северного Приморья делится на три района: южный, центральный и северный. В отличие от северного, размерно-возрастные структуры поселений морских ежей южного и среднего районов сходны между собой. На всей исследованной акватории нерест у *S. intermedius* длится с июля по сентябрь, с наиболее продолжительным периодом в южном районе. Интенсивные процессы развития гамет у морских ежей наблюдаются при температуре 4–10 °С как в весенне-летний (южный и северный районы), так и в осенний (северный район) периоды. Наполнение и цветность гонад зависят от количества и качества доступной пищи. В период активного гаметогенеза пищевые потребности и энергетические траты *S. intermedius* почти в два раза превышают эти показатели у особей, находящихся на начальной стадии развития гонад.

Victorovskaya G.I., Sedova L.G., Borisovets E.E., Matveev V.I., Kalinina M.V., Bregman Yu.E. Biological characteristics of the sea urchins *Strongylocentrotus intermedius* (Agassiz) concentrations at the northern Primorye Coast (Japan Sea) // Izv. TINRO. — 2004. — Vol. 139. — P. 225–259.

The coast of the northern Primorye Coast is divided to three parts by its morphometric and hydrological features: the southern (from Cape Povorotny to Olga Bay), the central (Olga Bay — Belkin Cape) and the northern one (Belkin Cape — Cape Zolotoy). In all these areas, the males of sea urchin prevail in the size group 45–70 mm (by test diameter), but females dominate among the larger animals. Settlements of sea urchin in the southern and central areas are similar by their age-size structure. The small-size sea urchins (45–54 mm) have the lowest gonadal-somatic indices, and the large individuals (> 70 mm) have the maximal indices (15–18 %). Intensive previtellogenesis and vitellogenesis proceed under 4–10 °C both in spring-summer and autumn in the northern area, but in spring-summer only in the other areas.

Sea urchins fishery in the southern and central areas begins usually in April—May and lasts till August. Usual terms of the fishery in the northern area are April—July and October—November. To develop sexual cells, the sea urchins from the southern area need a large quantity of heat: 1450–1500 degrees-days. Their gonads remain in a spawning condition during 2.5 months. The gonads maturation in the northern area demands 1100–1250 degrees-days. The peak of spawning occurs here in late July — early August, i.e. it lasts about a month.

Intensity of the gonads color increases correspondingly to their maturation. The color of males gonads is distinguished by brownish and reddish tints, in compare with females ones. A fullness of the developing sex glands depends on quantity of the accessible food, but the color depends on the food quality. The marketable glands

color forms as the result of green algae consumption in spring, and brown algae (*Laminaria spp.*) or diverse vegetable food consumption in summer.

Sea urchins food requirements and their metabolic expenditures are almost twice higher during the intensive gametogenesis than at the initial stage of the gonads development.

Морской серый еж (*Strongylocentrotus intermedius*) является одним из самых ценных промысловых беспозвоночных, добываемых в прибрежной мелководной зоне (до глубины 20 м) дальневосточных морей. Икра ежей — высококачественный деликатесный продукт, содержащий необходимые для организма человека ценные компоненты, — пользуется устойчивым высоким спросом на рынках юго-восточной Азии. Объемы легального промысла *S. intermedius* по всему дальневосточному бассейну в последние годы составляли от 1,5 до 2,5 тыс. т, причем не менее трети добывали у побережья Приморья. Здесь *S. intermedius* распространен практически повсеместно, достигая наибольшей концентрации в районе от мыса Поворотного до мыса Золотого.

Данная работа посвящена исследованию биологических особенностей серого морского ежа: размерно-возрастной и половой структуры скоплений, характера и сроков размножения, а также некоторых его физиологических потребностей. В основу настоящей работы положены материалы многолетних полевых и лабораторных исследований среды обитания и биологии *S. intermedius*. Достаточно сказать, что для изучения размерного состава скоплений использованы промеры более 56 тыс. особей. Определение гонадного индекса, стадий зрелости и цвета гонад проведено на 8300 экз.

Физико-географические особенности прибрежной зоны северного Приморья

Верхняя зона шельфа северного Приморья относится к высокопродуктивным участкам Японского моря. Известно, что океанологический режим вод здесь нестационарен и определяется влиянием комплекса факторов, вклад которых изменяется во времени и пространстве. К числу наиболее значимых следует отнести климатические особенности, течения, береговой сток, биохимические процессы и рельеф дна. Такая многофакторная зависимость определяет не только своеобразие гидрохимических условий, но и различие биопродуктивности вод отдельных участков шельфа. К сожалению, недостаточная изученность района в гидрохимическом отношении не позволяет с достаточной полнотой охарактеризовать химизм вод и его роль в формировании продуктивных зон.

В целом побережье северного Приморья можно разделить на три района, отличающихся характеристиками дна (грунт, уклон) и гидрологическими параметрами: южный (от мыса Поворотного до зал. Ольги), центральный (от зал. Ольги до мыса Белкина) и северный (от мыса Белкина до мыса Золотого) (Викторовская, Матвеев, 2000).

От мыса Поворотного до зал. Ольги на всем протяжении берег высокий, скалистый, обрывистый. Низкие участки встречаются лишь в вершинах отдельных бухт. Берег изрезан незначительно вдающимися в него бухтами Спокойная, Цукановой, Успения, Каплунова, Мелководная, Киевка, Соколовская, Кит, Валентина, Моряк-Рыболов, Евстафия, прорезан многочисленными долинами рек и ручьев, в местах выхода которых окаймлен узкими песчаными или галечными пляжами. В целом берег приглубый. Почти повсеместно разбросаны надводные, осыхающие и подводные камни, отходящие от береговой линии на расстояние до 1 мили. Средний угол наклона дна в пределах 20-метровой изобаты составляет 2,61°.

От зал. Ольги до мыса Белкина берег преимущественно высокий и скалистый. В отдельных районах высота гор вблизи береговой линии более 500 м. Берег изрезан сравнительно слабо — можно отметить несколько бухт: Рудная,

Серебрянка, Малая Кема, Штормовая — и заливов: Владимира, Опричник, Рында. Местами берег прорезан долинами рек и ручьев, где окаймлен песчано-галечными пляжами. В остальных местах вблизи берега повсеместно выступают камни и скалы. На всем протяжении берег приглубый. Средняя крутизна дна в пределах 20-метровой изобаты составляет более 3°.

К северу от мыса Белкина высота берега достаточно равномерно понижается, и севернее мыса Гиляк он становится низким. В целом 20-метровая изобата удаляется от берега на расстояние от 0,5 до 3,0 мили, и более 45 % площади в пределах 20-метровой изобаты занято участками с углом наклона менее 1°. Исключение составляет мыс Бакланый, где указанная изобата приближается вплотную к берегу и угол наклона превышает 35°. Характерной особенностью этого участка является наличие протяженных, длиной до нескольких километров, песчаных пляжей. Средний наклон дна здесь составляет 1,52°, а без учета района мыса Бакланьего — 1,35°. Характеристика наклона дна в пределах 20-метровой изобаты в разных районах северного Приморья изображена на рис. 1.

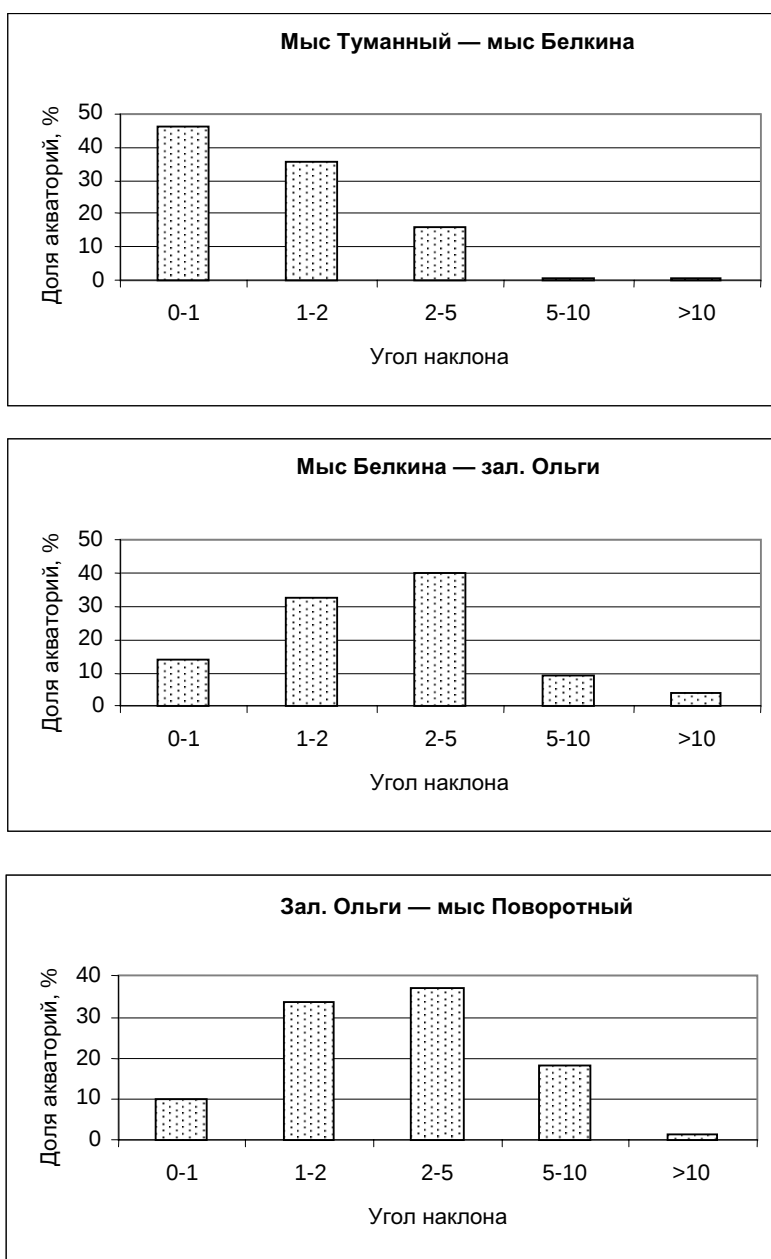


Рис. 1. Характеристика наклона дна в районах северного Приморья

Fig. 1. A bottom slope characteristics at the northern Primorye Coast

По характеру грунтов все три района также заметно различаются. Так, в пределах пятиметровой изобаты площадь песчаных грунтов уменьшается в южном направлении (рис. 2). Основное отличие южного участка заключается в том, что твердые грунты располагаются главным образом в пределах 10-метровой изобаты. Глубже преобладает песок, и в целом в пределах 20-метровой изобаты доля твердых грунтов на южном участке не превышает 50 % (рис. 3). Во многом эти физические характеристики определяют не только гидрологический режим побережья, но и особенности распределения многих гидробионтов, в частности морских ежей. Все три района отличаются крутизной дна в пределах 20-метровой изобаты и характером грунтов. Такая ситуация, по всей видимости, влияет и на скорость весеннего прогрева вод.

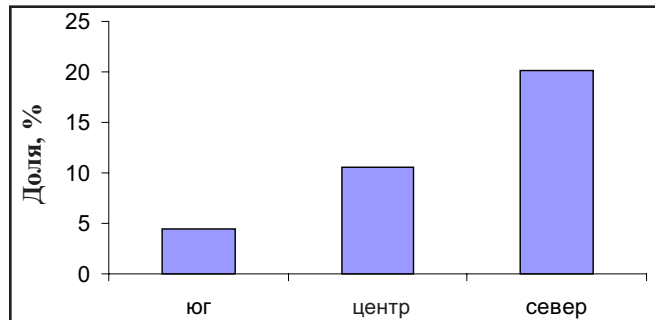


Рис. 2. Доля песчаных грунтов от уреза воды до глубины 5 м в районах северного Приморья

Fig. 2. A sand content (%) at depth range 0–5 m at the northern Primorye Coast

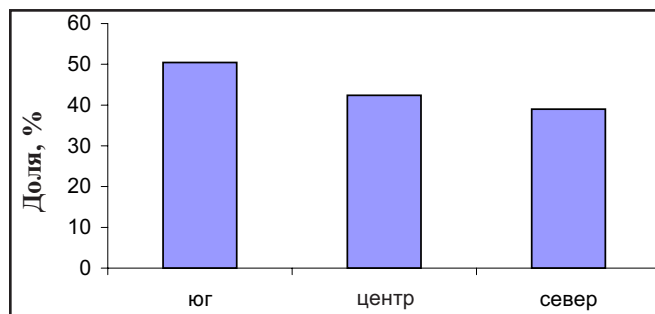


Рис. 3. Доля песчаных грунтов в пределах глубин 5–20 м в районах северного Приморья

Fig. 3. A sand content (%) at depth range 5–20 m at the northern Primorye Coast

В южном районе рост температуры воды начинается в первой—второй декадах марта (рис. 4). Как правило, повышение температуры воды продолжается до третьей декады августа — первой декады сентября, когда вода прогревается до 18–20 °С. В отдельные годы в течение всего августа температура остается на одном уровне. Однако при прохождении летних циклонов температура воды может кратковременно опускаться на 1–2 °С. В целом весной прогрев вод происходит с интенсивностью 1–2 °С в декаду. Осеннее выхолаживание происходит более интенсивно, до 3 °С в декаду, и уже в первой—второй декадах декабря отмечаются отрицательные значения температуры воды.

В центральном районе положительные температуры воды отмечаются в третьей, реже во второй декадах марта. Прогрев вод происходит с интенсивностью 1,5–2,0 °С в декаду. Максимальная температура воды отмечается в августе—сентябре — 16–18 °С. Однако в отдельные годы, во время относительно равномерного весеннего прогрева, могут быть моменты кратковременного понижения температуры воды. Осеннее выхолаживание вод начинается с третьей декады сентября, и в первой—второй декадах декабря температура становится ниже нуля.

В северном районе прибрежной зоны (у мыса Золотого) положительные температуры воды отмечаются с третьей декады апреля. Рост температуры продолжается до третьей декады июля — первой декады августа. Максимальная температура в районе мыса Золотого достигает 14–16 °С. Июль—август в этих

районах Приморья характеризуются частым выходом циклонов с неоднократным кратковременным понижением температуры. Интенсивное выхолаживание вод начинается с третьей декады сентября, и уже в третьей декаде ноября могут отмечаться отрицательные температуры, но, как правило, это наблюдается в первой—второй декадах декабря. В основном переход к отрицательным температурам воды как в северной, так и в южной частях побережья северного Приморья происходит одновременно — в первой—второй декадах декабря.

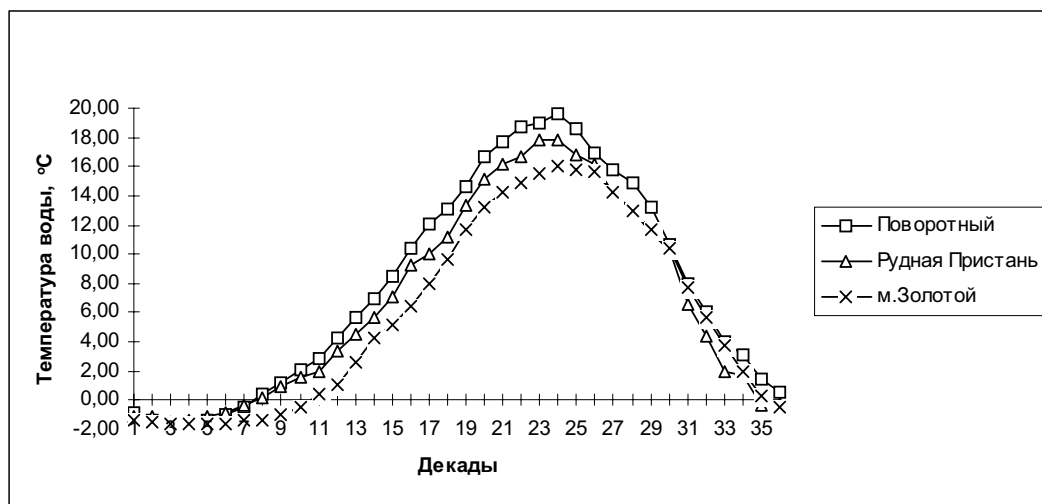


Рис. 4. Среднемноголетние изменения температуры воды в побережье северного Приморья

Fig. 4. A mean long-term water temperatures fluctuations in the different parts of northern Primorye Coast

Число дней с отрицательными температурами воды в южном районе в среднем за пять лет составило 75, в центральном районе возле Рудной Пристанни — 90, а для района мыса Золотого — 115 дней.

Несмотря на то что переход к положительным температурам воды на северном участке отмечается позже, прогрев вод происходит с большей интенсивностью. Так, например, в северном районе весеннее накопление градусо-дней происходит с интенсивностью 91 °C в декаду, в то время как на юге — 52 °C в декаду. Осеннее выхолаживание, а соответственно и набор осенних градусо-дней, также происходит неодинаково. На севере в среднем интенсивность составляет 82 °C за декаду, а на юге — 71 °C (рис. 5).

Заметным сезонным изменениям подвергается и режим солености, особенно в поверхностных водах, где сказывается распресняющее влияние материкового стока. От зимы к лету соленость в поверхностных водах уменьшается от 33,8–34,0 до 32,0–33,0 епс. У дна, за исключением мелководья (до 50 м), соленость по всей акватории близка к 34,0 епс.

Более резко эти изменения проявляются на участках дна с глубинами до 20 м. Имеются заметные межгодовые колебания гидрологических показателей. Температура воды осенью 2000 г. была на 7 °C выше, а соленость на 1,5 епс ниже, чем в 1998 г. Возможно, такое различие можно объяснить неполным совпадением сроков проведения съемок. В 1998 г. работы начались на две недели позднее. Однако, сравнивая настоящие данные и результаты, полученные в 1999 г., когда съемки проводились практически в одно и то же время, следует отметить, что и температура воды осенью 2000 г. была на 2,5–3,0 °C выше, чем в 1999 г., а соленость в 1999 и 1998 гг. была практически одинакова. К тому же для двух этих лет характерно наличие термохалинного скачка над 20-метровой изобатой, примерно на глубине 5–8 м, который в 2000 г. отсутствовал.

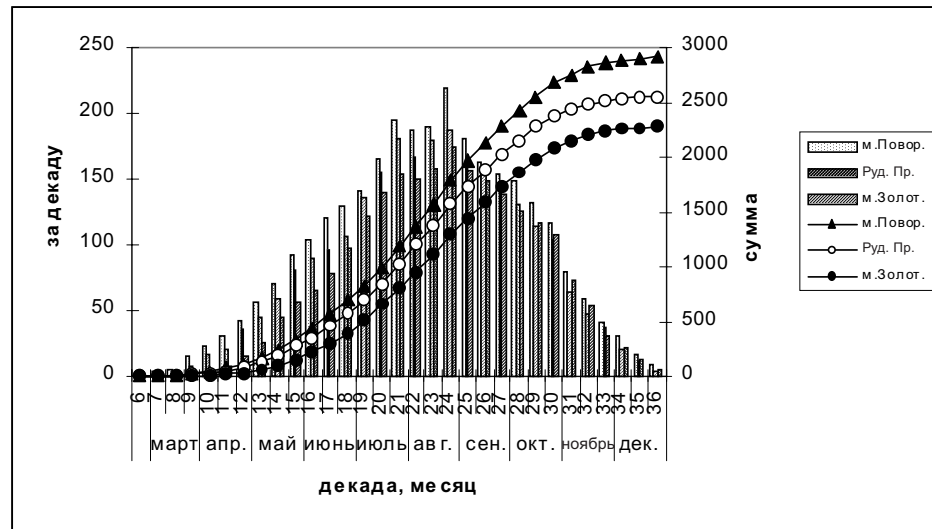


Рис. 5. Среднемноголетнее значение градусо-дней в прибрежье северного Приморья
Fig. 5. Mean long-term values of water degrees-days at the northern Primorye Coast

В периоды, когда отмечаются сильные северо-восточные ветры, гидрологическая ситуация может резко изменяться. В результате действия сгонных ветров происходит компенсационный подток придонных вод. Температура воды во всем 20-метровом слое за сутки может понижаться на $5-6^{\circ}$. Следует отметить, что такие процессы характерны для открытых районов, с небольшим наклоном дна и низкими берегами. На приглубых участках с высокими обрывистыми берегами гидрологический режим в пределах 20-метровой изобаты более стабилен и таких резких различий не наблюдается.

Биологическая характеристика скоплений морских ежей

Размерная структура. Наши исследования, проводимые в течение ряда лет, показали, что в выборках из прибрежных вод северного Приморья размерный диапазон ежей составлял от 2 до 93 мм. Размерная структура поселений серых морских ежей на упомянутых ранее участках побережья представлена на рис. 6. Можно видеть, что доля младших размерных групп (менее 15 мм) всегда невелика. Несомненно, кроме прочих причин, это связано с трудностями учета данной размерной группы. Среднее значение диаметра панциря особей, обитающих на южном участке, составляло 42,0 мм, на центральном — 40,8 мм и на северном — 43,8 мм. Все три значения лежат в области непромысловых величин. Модальным двухмиллиметровым размерным классом на южном участке является класс 36–37 мм, на него приходится примерно 6 % всех особей. Близкие значения характерны и для акватории от зал. Ольги до мыса Белкина. Здесь модальным также является диапазон 36–37 мм, на долю которого приходится немногим более 6 % особей. Напротив, на северных акваториях наиболее часто встречаются особи размерами 60–61 мм (4,5 %). Отметим также, что на южном и среднем участках преобладали непромысловые особи. Доля промысловых и непромысловых животных на акватории от мыса Поворотного до зал. Ольги равнялась соответственно 61,38 и 38,62 %, на участке от зал. Ольги до мыса Белкина — 64,43 и 35,57 %. В то же время на самой северной акватории (мыс Белкина — мыс Золотой) доля промысловых и непромысловых особей была почти одинакова (соответственно 48,94 и 51,06 %). Как следует из приведенных выше значений и видно на рис. 6, размерный состав поселений морских ежей южного и среднего участков весьма сходен, но заметно отличается от такового северной акватории. Это определяется по крайней мере двумя факторами —

условиями воспроизводства и особенностями промысла. На половину размерного диапазона 45–90 мм на двух первых участках приходится только около трети особей. Несомненно, это результат интенсивной промысловой нагрузки.

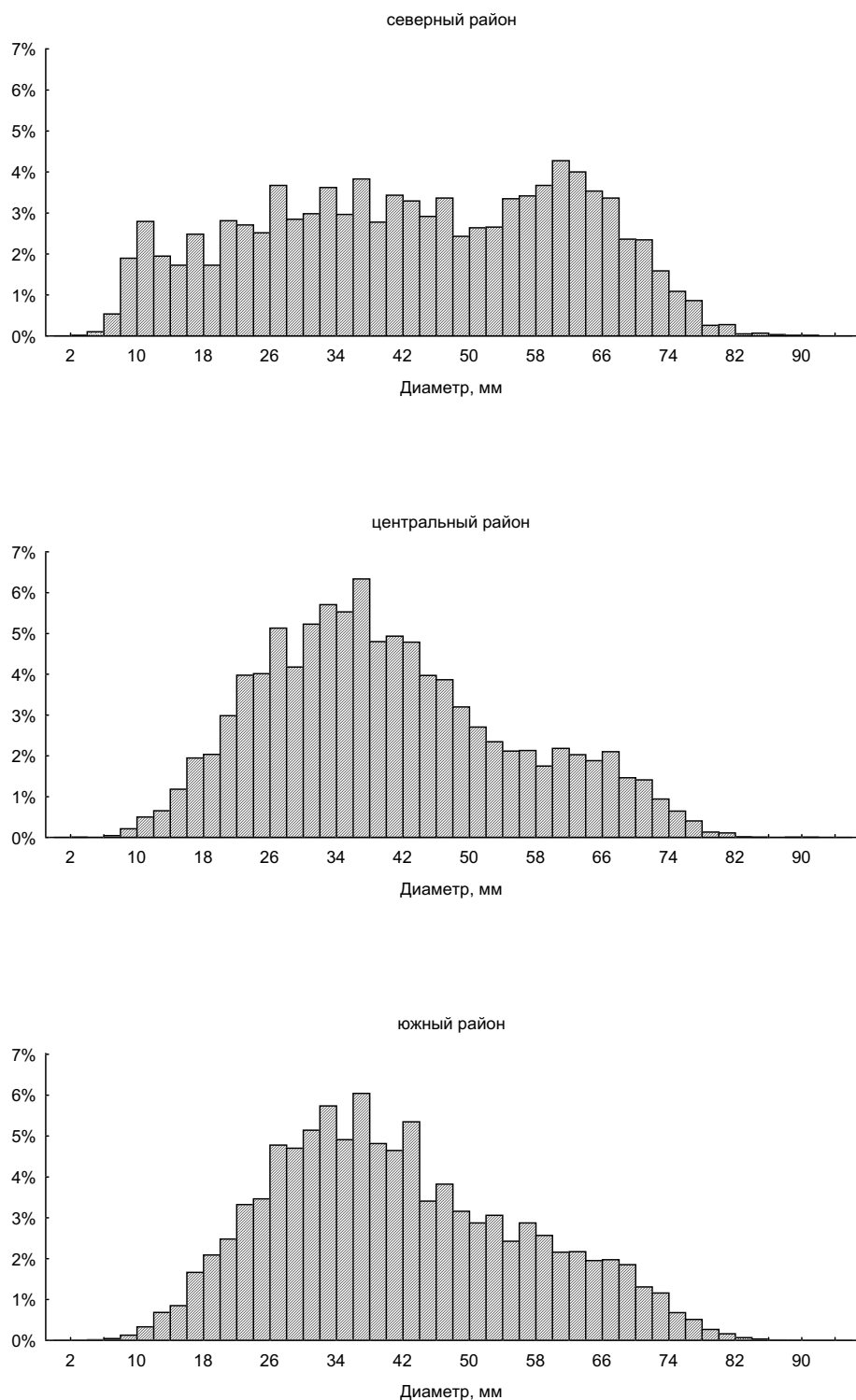


Рис. 6. Размерная структура поселений серого морского ежа в различных районах побережья северного Приморья

Fig. 6. A gray sea urchins' concentrations size structures in the different parts of the northern Primorye Coast

Следует отметить, что внутри каждого из трех рассматриваемых участков побережья распределение размерных групп ежей имеет свои особенности. Существуют локальные участки, где в течение ряда лет преобладают мелкоразмерные особи или, наоборот, только промысловые и крупнопромысловые животные. Такая картина определяется деталями рельефа, составом грунтов, водорослевым покрытием и особенностями гидродинамики. Распределение различных размерных групп на акватории от мыса Поворотного до зал. Ольги подробно было рассмотрено нами ранее (Борисовец и др., 2000). Установлено, что на акватории от мыса Поворотного до мыса Островного преобладали промысловые особи. Доля непромысловых составляла здесь не более 15 %. На протяженном участке от мыса Туманного до зал. Ольги доминировали непромысловые особи (67 %).

Демографические показатели и рост. Индивидуальный возраст морских ежей можно определить по структурным отметкам на панцирях (Jensen, 1969; Kawamura, 1973; Брыков, 1975). Данная методика весьма трудоемка. Из-за большой индивидуальной изменчивости темпов роста для выявления возрастной структуры скопления приходится обрабатывать много панцирей. Альтернативой может служить анализ размерной структуры с помощью вероятностной бумаги, особенно если выборка представлена несколькими первыми возрастными когортами, а нерест ежей однократный и не слишком растянут во времени (Harding, 1949; Fuji, 1967; Селин, Черняев, 1992; Брегман, 2000).

Возрастной состав можно оценить также и по модальным начальным и конечным величинам панцирей для нескольких размерных групп ежей при их годовом (и более) содержании в условиях, максимально приближенных к естественным. Если взаимосвязь упомянутых значений прямолинейна, то групповой линейный рост отвечает уравнению Берталанфи (Walford, 1946; Fuji, 1967).

Анализ литературных источников (Kawamura, 1973; Agatsuma et al., 1996; Klinger et al., 1998; и др.) свидетельствует, что на размерно-возрастной состав поселений морских ежей влияют как особенности роста, так и совокупность иных факторов, а именно: наличие условий для оседания и выживания личинок, сезонные и возрастные миграции животных (в связи с нерестом или сменой кормовых объектов) и промысел. Хотя предпочитаемая глубина обитания каждой размерной (возрастной) группы морских ежей в течение ряда лет сохраняется неизменной, в зависимости от степени изъятия животных меняется их численное соотношение (Kawamura, Take, 1965). В процессе добычи из популяции изымаются крупные особи, поэтому при отсутствии промысла ежи в среднем крупнее (Klinger et al., 1998), но лишь при достатке подходящего корма. В противном случае возможна описанная ситуация (Abe, Tada, 1994), когда при высокой численности ежей (до 40 экз./м²), их рост был заторможен, а максимальный размер не превышал 38 мм.

Групповой линейный рост ежей хорошо аппроксимируется уравнением Берталанфи:

$$D_t = D_{\infty} [1 - e^{-k(t - t_0)}],$$

где D_t — средний диаметр панциря в возрасте t лет, D_{∞} — теоретический предельный (дефинитивный) размер, k — константа роста, год⁻¹, t — возраст, годы; t_0 — нулевой возраст, годы (нередко чисто служебная величина, не имеющая биологического смысла).

Имеющиеся данные по групповому росту серых морских ежей представлены в табл. 1 и на рис. 7. Можно отметить, что быстрее всего ежи растут у восточного побережья Хоккайдо (в районе Rausu) и у Приморского края, заметно медленнее — в зал. Посьета и особенно в районе Ооти у северохоккайдского побережья. Достижение больших размеров тела связано с более продолжительной жизнью и пониженными значениями константы роста. Однако это не означает, что, например, восточнее мыса Поворотного и в районе Окорре ежи растут медленнее, чем те, для которых уравнения роста содержат

более высокие значения рассматриваемой константы. Наоборот, темпы роста первых выше. Просто в соответствии с трансформированным уравнением Бер-таланфи $\ln (D_{\infty}/D_t - D_t) = k (t - t_0)$ они относительно медленнее достигают максимальных размеров тела, но растут и живут дольше. Самое высокое значение константы роста, равное 0,598 год⁻¹, отмечено у ежей района Оому. Ежи здесь отличаются наиболее коротким жизненным циклом и соответственно мелкими предельными размерами тела. При питании ad libitum и небольшой плотности ежей вне прибойных зон их дефинитивные размеры, похоже, определяются температурой воды. В районах с более высокой температурой воды ежи скорее достигают предельной величины тела, которая меньше, чем при низкой температуре. Например, у южного побережья о. Хоккайдо и на крайнем юге зал. Посьета, где среднегодовая поверхностная температура воды (Т) лежит в пределах 12–14 °С, параметр D_{∞} равен 69,2 мм, а k составляет 0,331 год⁻¹. Северо-восточнее мыса Поворотного при $t \approx 8$ °С параметр $D_{\infty} \approx 88,1$ мм, $k = 0,204$ год⁻¹.

Таблица 1

Параметры уравнений группового линейного роста и расчетная максимальная продолжительность жизни серого морского ежа у побережья о-вов Ребун, Хоккайдо и Приморья

Table 1

A group linear growth equations' parameters and maximal life expectancy of gray sea urchins at Rebun, Hokkaido Islands' and Primorye Coasts

№ п/п	Район	Параметры D_{∞} , мм	k , год ⁻¹	t_0 , годы	Источник данных	Максим. теоретическая продолжительность жизни, годы
1	Funadomari	70,9	0,312	0,595	Kawamura, 1973	10,2
2	Oshoro	70,3	0,324	0,640	Kawamura, 1973	8,7
3	Oshoro	55,3	0,467	0,707	Kawamura, 1973	5,7
4	Ikantai	74,1	0,281	0,340	Kawamura, 1973	10,3
5	Rausu	87,6	0,236	0,017	Kawamura, 1973	12,6
6	Южное побережье о. Хоккайдо, зал. Посьета	69,2	0,331	0,219	Fuji, 1967 Брегман, 1971	9,2
7	Оому	38,2	0,598	1,309	Abe, Tada, 1994	6,3
8	Окоппе	78,6	0,224	-0,222	Abe, Tada, 1994	13,1
9	Мыс Поворотный — зал. Ольги	88,1	0,204	0	Брегман, 2000	14,7

В зал. Восток в возрасте двух лет серые морские ежи имеют диаметр панциря 20–31 мм, трех — 31–41 мм, четырех — 38–51 мм (Селин, Черняев, 1992). В северном Приморье возрасту от года до 10 лет отвечают модальные размеры панциря соответственно 16,3 мм; 29,6; 40,4; 49,2; 56,4; 62,2; 66,9; 70,7; 73,8 и 76,3 мм (Брегман, 2000). Промысловых размеров серые ежи достигают обычно в возрасте 4–5 лет.

Мечение ежей. Мечение водных животных широко используется при оценке численности популяций, возрастного состава, индивидуального и группового роста, продолжительности жизни, скорости и направления миграций. Например, рост сеголеток серого морского ежа изучали с помощью их тотальной окраски 0,005–0,05 %-ным раствором нильского голубого (Kawamura et al., 1979). Влияние обилия пищи и волнения на рост *S. purpuratus* исследовали на основе анализа размерной структуры (Harding, 1949) по изменению размеров в садках и с помощью маркировки разноцветными виниловыми трубочками, продетыми через два отверстия в интерамбулакральном сегменте панциря (Ebert, 1968). Темп роста ежа *Tripneustos ventricosus* (McPherson, 1965) оценивали двумя методами:

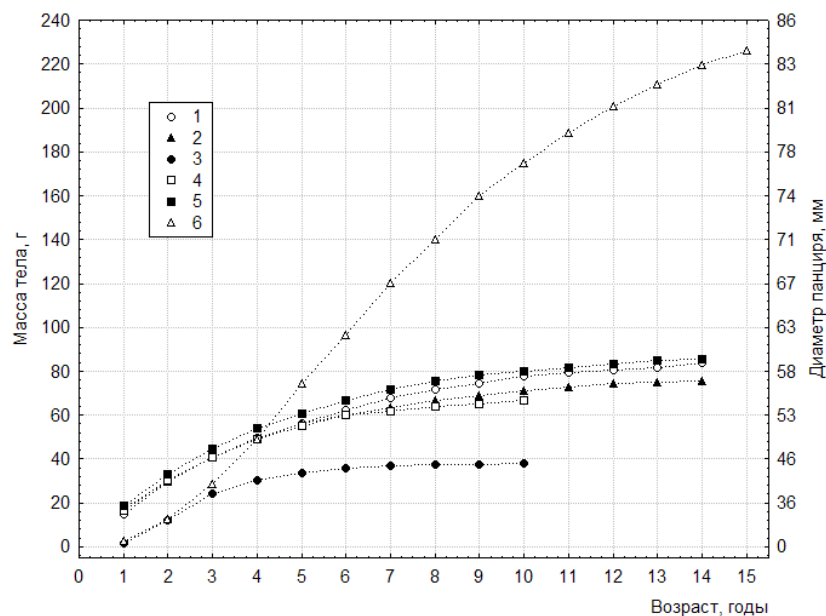


Рис. 7. Групповой рост серого морского ежа у побережья Приморья и о. Хоккайдо: 1–5 — линейный рост (1 — район мыс Поворотный — зал. Ольги, 2 — район Окорпе у северного побережья Хоккайдо, 3 — район Оому, там же (Abe, Tada, 1994), 4 — у южного побережья Хоккайдо и в зал. Посыета (Fuji, 1967; Брегман, 1971), 5 — район Rausu у восточно-

го побережья Хоккайдо (Kawamura, 1973), точки — моды); 6 — аппроксимация роста массы тела ежей у южного побережья Хоккайдо и в зал. Посыета (Брегман, 1971)

Fig. 7. A group linear growth of gray sea urchins at Primorye and Hokkaido Coasts: 1 — Cape Povorotny — Olga Bay, the dots are modes; 2 — point Okoppe at the northern Hokkaido Coast; 3 — point Oomu, the same region (Abe, Tada, 1994); 4 — at the southern Hokkaido Coast and in Possyet Bay (Fuji, 1967; Брегман, 1971); 5 — point Rausu at the eastern Hokkaido Coast (Kawamura, 1973); 6 — approximation of urchins' body weight growth (Брегман, 1971)

мечением пластмассовыми дисками, прикрепляемыми нержавеющей проволокой к панцирю; введением в перистомальную мембрану однопроцентного раствора тетрациклин-гидрохлорида. Антибиотик быстро включался в кальцит панциря и проявлялся в виде желтой светящейся полосы под воздействием источника ультрафиолетового излучения (Kobayashi, Taki, 1969). Для маркировки ежей применяли внедряемые внутрь тела миниатюрные излучатели электронных сигналов (Hagen, 1996). Самым практичным представляется использование такой маркировки, которая наименее трудоемка, не связана с повреждением скелета и видна невооруженным глазом. Этим требованиям отвечает окрашивание поверхности тела или прикрепление к нему нетравмирующих меток.

Проведенные экспериментальные работы (Брегман и др., 2000; Валова и др., 2000) показали, что оранжевый G, фуксин и ализарин окрашивают внешние покровы тела, но окраска была неяркой и сохранялась не более 7 сут. Несколько дольше (до 25 сут) и также лишь на панцире удерживался нейтральный красный. Наиболее ярко, в синий цвет, окрашивал панцири ежей метиленовый синий. Хорошо видимая окраска сохранялась как минимум 4 мес, постепенно исчезая с верхней половины тела, но оставаясь в нижней части, особенно в перистомальной мембране. Проба из 350 окрашенных метиленовым синим особей была отсажена в бухту Воевода (о. Русский). Через год после мечения вблизи от места высадки было обнаружено 12 экз., у которых перистомальная мембрана и нижняя часть панциря были светло-голубыми, чем они достаточно четко отличались от других особей.

Применение в качестве маркера сеточек оказалось неудобным и трудоемким, поскольку при ненадлежащем их закреплении на панцире ежей они терялись. Использование различных маркеров не оказывало патологического воздействия на физиологическое состояние особей, которое оценивалось по состоя-

нию их внешних покровов (сбрасывание иголок), скорости потребления кислорода, пищевой активности и состоянию гонад.

Таким образом, для маркировки серых морских ежей при изучении их миграций в течение года вполне пригоден 0,1 %-ный раствор витального красителя — метиленового синего.

Размерно-половая структура. Соотношение полов в скоплениях серых морских ежей, обитающих в прибрежной зоне северного Приморья, приблизительно составляет 1: 1. В районе от мыса Поворотного до мыса Золотого при сопоставлении соотношения полов для отдельных размерных групп промысловой части поселения морских ежей в весенний период не было отмечено значительных различий (рис. 8).

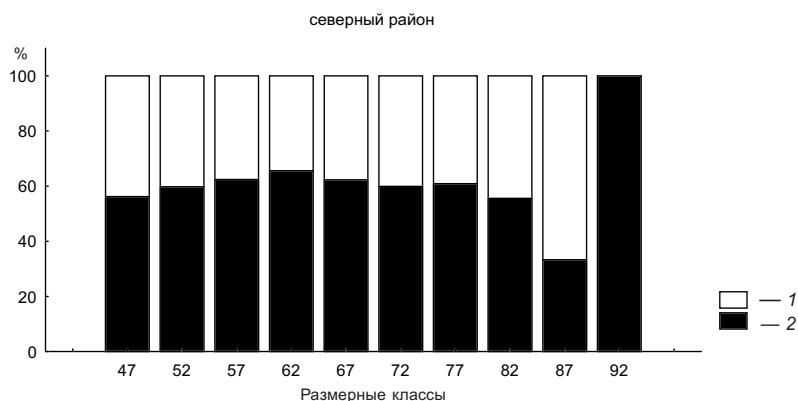
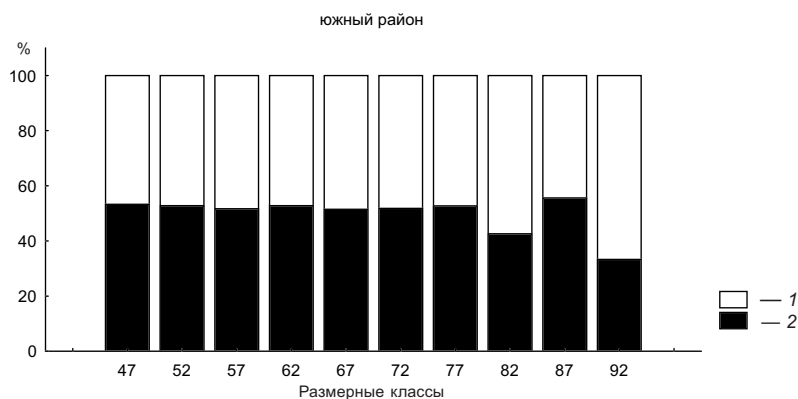
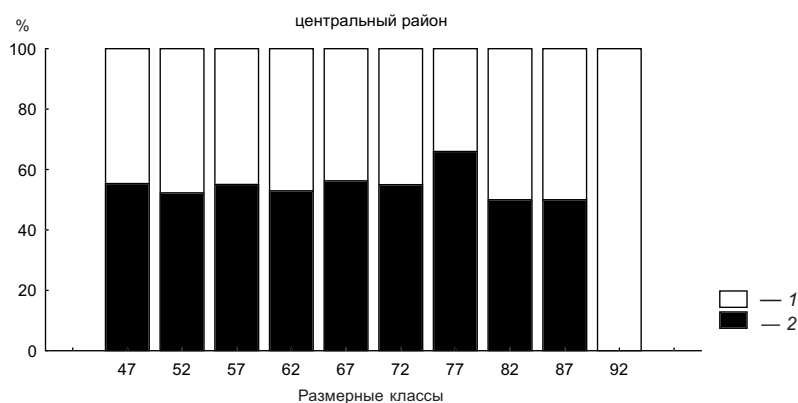


Рис. 8. Размерно-половая структура скоплений серого морского ежа в разных районах побережья северного Приморья: 1 — самки, 2 — самцы

Fig. 8. The size-sex structure of gray sea urchins' concentrations in the different parts of the northern Primorye Coast: 1 — females, 2 — males



Во всех трех выделенных районах в диапазоне размеров 45–70 мм преобладают самцы. На северном участке их доминирование выражено более явно, и в размерной группе 60–64 мм разница долей превышает 30 %. В то же время у особей размером 85–89 мм почти в два раза больше самок (рис. 8).

Не исключено, что преобладание самцов, отмеченное на всех рассмотренных акваториях, объясняется тем, что особи в период исследования находились на разных стадиях зрелости, а некоторая их часть на нулевой стадии, что затрудняло определение пола.

В работах других авторов также отмечается, что в популяциях *S. intermedius* и близкородственных ему видов соотношение самцов и самок примерно одинаково, с незначительным превалированием самцов или самок в некоторых случаях (Gonor, 1973; Munk, 1992; Bernard, 1997; Meidel, Scheibling, 1998). Достаточно высокая синхронность гаметогенетических процессов у отдельных особей наблюдается лишь в нерестовый период, когда животные собираются в плотные агрегации, и именно в это время соотношение полов выравнивается (Касьянов и др., 1980; Яковлев, 1993).

Характеристика размножения и сроки промысла. Для морских ежей, живущих в сублиторали умеренных широт, температура является основным фактором, регулирующим процессы гаметогенеза (Милейковский, 1970, 1981; Giese, Pearse, 1974; Pearse, 1981; Agatsuma, Momma, 1988; Касьянов, 1989, 1991; Мотавкин и др., 1990; Хотимченко и др., 1993; Agatsuma, 1997; 2001; Walker et al., 2001).

В южном районе в весенний период (апрель—май) температура воды составляет 2–6 °C (см. рис. 4). В это время величина гонадного индекса лежит в пределах 5–20 %, что соответствует 1-, 2- и 3-й стадиям развития. В апреле в ацинусах самок морских ежей наблюдается вегетативный рост пристеночных ооцитов. В конце апреля, в мае в гонадах можно видеть уже значительное количество зрелых половых клеток. В мае у 5–10 % самцов семенники содержат почти столько же спермиев, сколько перед нерестом. В начале июня появляются единичные самки, гонады которых заполнены зрелыми половыми клетками.

Массовый нерест начинается во второй—третьей декадах июля, длится на протяжении августа—сентября при температуре 16–20 °C. Перед нерестом средняя величина ГИ обычно лежит в диапазоне 20–30 %, ацинусы половых желез содержат зрелые гаметы. У морских ежей вымет половых продуктов порционный. За лето гонады морских ежей неоднократно заполняются яйцеклетками и спермиями и происходит несколько выметов. В ацинусах яичников отнерестившихся особей много мелких интенсивно растущих ооцитов. В гонадах самцов спермиогенез затрагивает большинство сперматоцитов. В различных частях района нерест может происходить в разное время. В октябре в гонадах еще может содержаться много зрелых гамет. В ноябре рост ооцитов и сперматоцитов уже не наблюдается, отмечается увеличение объема вспомогательных клеток. В декабре температура воды понижается до 0 °C, что замедляет развитие половых клеток.

Зимние температуры препятствуют размножению, и основная масса половых клеток у самок и самцов морских ежей подвергается резорбции. С середины зимы и в течение всей весны яичники и семенники серого ежа находятся в периоде накопления и дифференциации гамет. Подобный характер размножения морских ежей отмечен в зал. Восток (Касьянов и др., 1980; Касьянов, 1991).

В центральном районе температура воды в весенний период (конец апреля — начало мая) достигает 1,5–4,0 °C (рис. 4). В это время в гонадах серого ежа наблюдаются половые клетки на разных стадиях роста. Величина гонадного индекса варьирует от 1,5 до 10,0 %, что соответствует 1- и 2-й стадиям развития половых желез. В июне температура воды увеличивается до 10 °C, и

интенсивность развития половых клеток резко возрастает. Первые зрелые самцы в этом районе появляются в конце мая — начале июня, первые зрелые самки — в июне, при температуре 8–10 °С. Нерест в этом районе начинается во второй—третьей декадах июля, при температуре 14–16 °С. Ежи перед нерестом имеют ГИ, равный 15–20 %. Пик нереста приходится на первую—вторую декады августа и продолжается до конца месяца. В конце октября — начале ноября при понижении температуры воды на участке от мыса Белкина до мыса Счастливого наблюдается до 50 % особей с относительно зрелыми гонадами. ГИ достигает 5–7 %. В южной части центрального района нерестовые морские ежи наблюдаются иногда в сентябре, а в октябре—ноябре их гонады находятся на 4- и 0-й стадиях развития.

Температура воды в районе от мыса Золотого до мыса Белкина обычно начинает повышаться в конце апреля — начале мая и не превышает 1,5–3,0 °С (рис. 4). В этот период в половых железах серого ежа наблюдаются клетки на ранних стадиях роста, ГИ не достигает больших величин (2–5 %). В конце мая температура воды увеличивается до 4 °С, в июне при дальнейшем повышении температуры наблюдается активное развитие гамет, соответствующее 2-й стадии зрелости. В яичниках появляются свободные ооциты, а число пристеночных ооцитов уменьшается. В семенниках протекают процессы спермиогенеза. Наиболее интенсивный рост гамет происходит при температуре 4–10 °С, что наблюдается на северных участках в июне. Первые нерестовые самцы появляются также в июне. Нерест начинается в первой—второй декадах июля и продолжается до первой—второй декад августа. Максимальные нерестовые температуры в этом районе не превышают 12–16 °С. После нереста оставшиеся в гонадах яйцеклетки резорбируются и наступает 0-я стадия развития. Посленерестовая стадия характеризуется низкими значениями гонадного индекса. На этой стадии происходят физиологические перестройки, предшествующие следующему циклу гаметогенеза. Во второй половине сентября при понижении температуры воды начинается новый репродуктивный цикл, сопровождающийся активным ростом гамет. В конце октября в гонадах серого ежа наблюдаются половые клетки на всех стадиях роста, гонадный индекс составляет от 3 до 10 %. В осенний период доля особей, имеющих половые железы на 1- и 2-й стадиях развития, достигает 60 %, доля особей с гонадами на 3-й стадии развития составляет 5 %. В декабре температура воды понижается до 0 °С.

Таким образом, активное размножение половых клеток морских ежей у берегов северного Приморья наблюдается дважды в году — при повышении и понижении температуры воды. Наиболее интенсивные процессы прерителлогенеза и вителлогенеза в разных частях ареала морских ежей наблюдаются при температуре 4–10 °С как в весенне-летний (южный и северный районы), так и в осенний (северный район) периоды.

В южном и центральном районах промысел морских ежей начинается обычно в апреле—мае и продолжается до августа. В северном районе добыча серого морского ежа проводится весной и летом (с апреля до середины июля) и осенью (в октябре, ноябре). Следует отметить, что в целом лучшими товарными качествами гонад обладают ежи из южного района.

Известно, что для созревания половых продуктов требуется определенная сумма тепла (Бауне, 1975; Кауфман, 1977; Browne, 1984). На акватории южного района в осенний период серый еж получает 450–500 градусо-дней. Весной (во второй фазе) сумма эффективных температур равняется 950–1000 градусо-дням (см. рис. 5). Сравнительно высокая температура, необходимая для весенней фазы, удовлетворяется путем значительного удлинения этого периода при оптимальных положительных температурах. В центральном районе в первую, осеннюю, фазу для развития гамет требуется 600–650 градусо-дней, а во вторую (весна—лето) — 650–700 градусо-дней (рис. 5). Накопление суммы температур в ве-

сенний период происходит в течение 2,5–3,0 мес, с апреля до второй декады июля. В осенний период сумма температур почти равноценна получаемой в весенний период за счет высоких положительных температур почти за такое же время. На центральных участках нерест ежей длится в течение всего августа, и сумма тепла, необходимая для развития половых желез, равняется 1200–1300 градусо-дням.

Для развития половых клеток в северном районе осенью (первая фаза) необходимо 600–700 градусо-дней. Весной—летом (вторая фаза) сумма эффективных температур уменьшается до 500–550 градусо-дней. Сравнительно высокая сумма температур в осеннее время получается за счет более длительного периода высоких температур. Если весной период оптимальных положительных температур длится немногим более месяца, то в осеннее время — 2 мес. В общей сложности в данном районе серому морскому ежу для развития половых клеток необходимо 1100–1250 градусо-дней.

Длительность нерестового периода морских ежей в разных частях ареала тесно связана с суммой градусо-дней, получаемой в течение года. Различия по годам календарных сроков нереста зависят от времени, в течение которого реализуется сумма температур, необходимая для созревания гамет и, соответственно, от продолжительности гидрологической зимы. Период высоких летних температур используется для нереста, эмбрионального и личиночного развития. Развитие гамет происходит в более холодный период года, а отрицательные температуры препятствуют размножению половых клеток.

Сопоставление динамики доли особей, находящихся в периоде активного роста и созревания гонад, с ходом температуры в зал. Восток показывает, что гаметогенетические процессы идут при низкой температуре воды. В более благоприятный период года происходят наиболее ответственные события — нерест, развитие зародышей и личинок (Касьянов, 1985).

Действие факторов среды особенно заметно на границе ареала вида (Nichols, Barks, 1984). Серому ежу, обитающему в южном районе, для развития половых клеток требуется максимум тепла (1450–1500 градусо-дней). В этом районе гонады ежей находятся в нерестовом состоянии на протяжении 2,5 мес. Минимум тепла (1100–1250 градусо-дней) требуется для созревания гамет ежей, обитающих в северном районе. На участках от мыса Золотого до мыса Белкина пик нереста приходится на вторую половину июля — первую декаду августа и длится около месяца.

Оптимальная температура для роста и оседания личинок морских ежей составляет 15–18 °С. При этой температуре развитие личинок происходит в течение месяца (Крюкова, 1976). Быстрое прохождение личиночной стадии — важное условие успешного планктотрофного развития, так как задержка развития, в частности из-за низкой температуры, увеличивает смертность личинок в результате выедания их хищниками (Thorson, 1950). Поскольку на северных участках период, когда температура воды является оптимальной для развития личинок, ограничен, то нерест ежей происходит в более сжатые сроки. Наличие зрелых гамет в гонадах ежей в южном районе в течение длительного периода позволяет животным производить максимум потомства в наиболее благоприятных условиях.

Величина гонадного индекса является чувствительным индикатором благоприятных условий существования для животных сопоставимых размеров в различных поселениях одного вида (Gonog, 1973). Для всей прибрежной зоны северного Приморья была прослежена зависимость величины ГИ от размеров ежей. Наполнение гонад у животных, относящихся к разным размерным группам, различалось в пределах выделенных районов (рис. 9). Наиболее низкие значения индивидуального ГИ отмечены у мелкопромысловых особей (диаметр панциря менее 50 мм) в северном и южном районах, а максимальные (13–18 %) — у

основной промысловой части скоплений (50–70 мм) в северном и центральном. От мыса Поворотного до зал. Ольги самые высокие средние значения гонадного индекса (9–11 %) наблюдали у животных размером более 70 мм (рис. 9). В районе от мыса Белкина до мыса Золотого средняя величина гонадного индекса 9–11 % отмечена у особей размером 50–70 мм. В центральном районе все размерные группы имели высокие средние значения гонадного индекса.

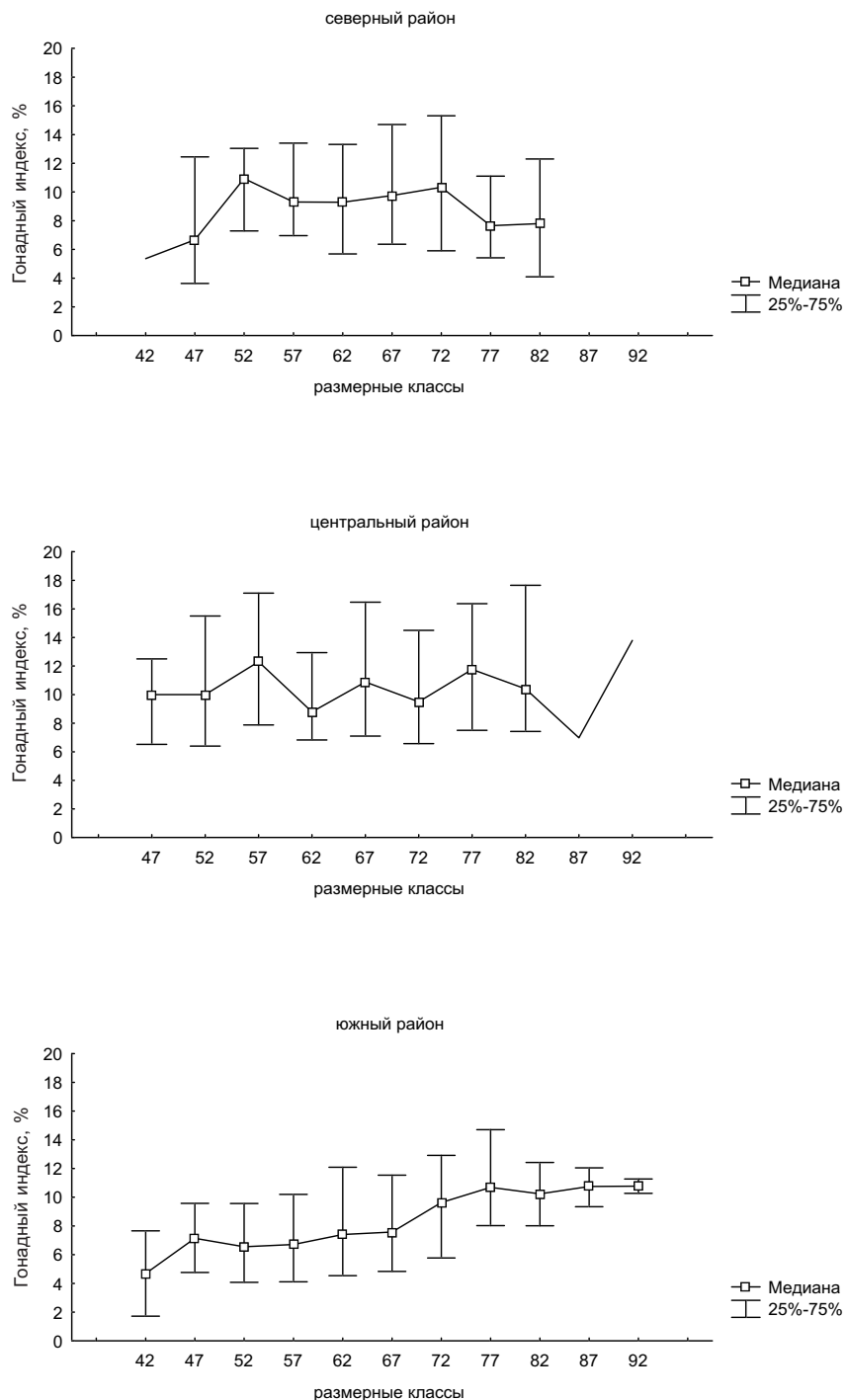


Рис. 9. Изменение гонадного индекса серого морского ежа в зависимости от размеров

Fig. 9. A gray sea urchins' gonadal-somatic indices in relation to tests diameters

Необходимо отметить, что в пределах всей акватории животные с диаметром панциря более 70 мм характеризуются сравнительно лучшим наполнением гонад, чем животные меньших размеров, что косвенно указывает на их высокий репродукционный потенциал. Известно, что с увеличением размеров тела темпы роста серого ежа непрерывно уменьшаются, что связано с возрастным снижением эффективности использования энергии усвоенной пищи на рост. Пространственная дифференциация скорости роста также наибольшая у ежей среднего возраста, для молодых и старых особей она меньше (Брегман, 2000). Высокие значения гонадного индекса были также отмечены у особей размером 35–45 мм (Викторовская, Седова, 2000).

Согласно мнению М.В.Миных и Г.А.Клевезаль (1976), наибольшие темпы роста животных одной популяции обнаруживаются в зоне температурного оптимума при наличии достаточного количества адекватной по качеству пищи. На исследуемом участке от мыса Поворотного до зал. Ольги морские ежи получают максимальное количество тепла, температурный диапазон нереста самый высокий, а гидрологическая зима самая короткая по сравнению с другими районами северного Приморья. Участков дна, лишенных ламинарии, костарии и других предпочитаемых ежами водорослей, почти нет (Суховеева, 1998; Гусарова и др., 2000). В таких достаточно благоприятных трофических и температурных условиях морские ежи имеют высокое наполнение половых желез.

Четкой зависимости между величиной ГИ и степенью зрелости гонад у особей серого морского ежа (самцов и самок) не наблюдается, что объясняется наличием большого количества вспомогательных клеток, выполняющих трофическую функцию. Накопление питательных веществ во вспомогательных клетках в начале гаметогенного периода существенно сказывается на объеме и массе гонады, хотя при этом значительных гаметогенетических процессов в ней может и не происходить (Вараксина, 1985). Поэтому на ранних стадиях гаметогенеза величина ГИ в первую очередь зависит от гиперплазии вспомогательных клеток. В дальнейшем же, по мере роста половых клеток, масса гонады увеличивается за их счет. Следовательно, величина гонадного индекса отражает суммарный объем половых и вспомогательных клеток, что необходимо учитывать при использовании этого показателя для оценки состояния гонад (Касьянов и др., 1980; Ващенко и др., 1999).

Для морских ежей характерно асинхронное развитие половых клеток, поэтому в период активного роста и созревания гамет в одном и том же скоплении могут встречаться животные с гонадами разной степени зрелости. В течение пяти лет исследований в весенний период гонады серых морских ежей, обитающих в районе от мыса Поворотного до мыса Золотого, в основном находились на 2-й стадии зрелости. В южном районе их доля составляла 73,7 %, в центральном районе — 56,0 %, в северном районе — 68,4 % (рис. 10). Это характерно как для самок, так и для самцов. Отмечается, что доля животных, имеющих 1-ю стадию зрелости, была самой высокой на центральном участке, по сравнению с другими районами. Наибольшее количество зрелых особей наблюдалось в северном районе. На всем исследованном побережье 3-ю стадию зрелости имели преимущественно самцы.

Цветность гонад. Показатель цветности использовался в качестве критерия оценки товарного качества гонад (их коммерческой ценности), когда наиболее предпочтительными, т.е. "наилучшими", считаются ярко-желтые и оранжевые тона, а "наихудшими" — коричнево-бурые оттенки. По нашим данным, цветность гонад у самцов серых морских ежей, по сравнению с самками, характеризуется преобладанием коричнево-бурых и красноватых оттенков на всех участках (рис. 11). Кроме того, наблюдается определенная взаимосвязь между цветностью гонад и степенью их зрелости: цветность гонад у морских ежей тем хуже, чем ниже степень зрелости их половых желез (Викторовская, Седова, 2000; Калинина и др., 2000).

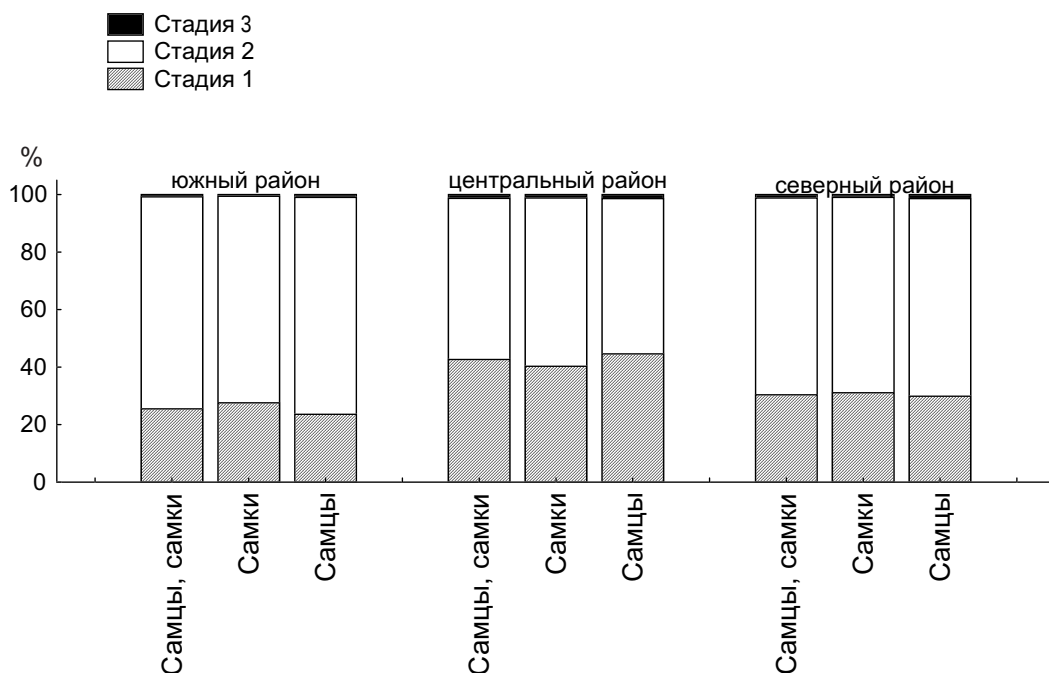


Рис. 10. Распределение частот встречаемости стадий зрелости гонад морского ежа в разных районах побережья северного Приморья

Fig. 10. Distribution of frequency of sea urchins' gonads sex stage in the different parts of the northern Primorye Coast

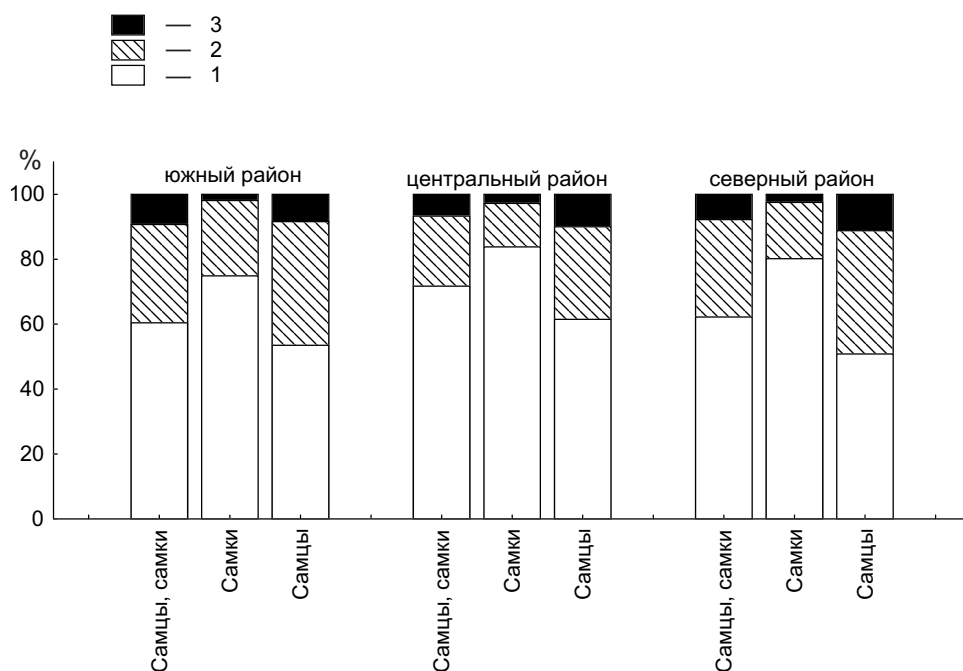


Рис. 11. Распределение частот встречаемости различных типов цветности гонад у морских ежей в разных районах побережья северного Приморья. Цвет: 1 — ярко-желтый и оранжевый, 2 — желтый, 3 — коричнево-бурый

Fig. 11. A frequency distribution of gonads' types colouring in the different parts of the northern Primorye Coast. Color: 1 — canary and orange, 2 — yellow, 3 — aquilus

Одни авторы (Ebert, 1968; Gonor, 1973; Pearse et al., 1986; Byrne et al., 1998) утверждают, что на наполнение и цвет половых желез морских ежей большое

влияние оказывает количественный и качественный состав пищи. По мнению других (Regis, 1979; Kenner, 1992), не существует прямой связи между обилием и составом растительной пищи и величиной гонадного индекса. По нашим данным, наполнение гонад зависит от количественного и качественного состава доступной пищи (Калинина и др., 2000).

Для морских ежей, обитающих в сублиторали — зоне с высокой, как правило, фитопродукцией, — пища является вторым по значимости, после температуры, фактором внешней среды, оказывающим существенное влияние на их репродукционные характеристики. Обилие или недостаток пищи заметно сказывается на степени развития гонад, динамике нереста и величине плодовитости (Pearse, 1981; Thompson, 1984; Nichols et al., 1985; Lozano et al., 1995). Особенно пищевой фактор сказывается на товарных качествах гонад ежей, а именно: на их наполнении, цветности и вкусе (Kawamura, 1973; Agatsuma et al., 1996; Minor, Scheibling, 1997; Hoshikawa et al., 1998).

Работы по оценке влияния количественного и качественного состава пищи в местах обитания серых морских ежей на их репродукционные характеристики проводились в восточной части зал. Петра Великого в трех биотопах бухты Прогулочной (Калинина и др., 2000, 2004). Выбранные биотопы относятся к разным биономическим типам: различаются по степени защищенности берега, гидродинамической нагрузке, характеру грунта и рельефу дна, а также характеру распределения, количественному и качественному составу водорослей. В основу выделения биономических типов были положены принципы, разработанные О.Г.Кусакиным (1961) и И.С.Гусаровой (1975).

Условно обозначенные 1- и 2-й биотопы располагаются соответственно у выходных мысов Пассека и Скалистого, а 3-й биотоп — в кутовой части бухты. Исследованные участки отделены друг от друга обширными пространствами дна с мягкими грунтами, которые препятствуют миграциям животных между ними. Растительность во всех трех биотопах представлена смешанными зарослями с присутствием в фитоценозах ламинарии японской. Наименее защищенным от воздействия волн участком является мыс Пассека. Мыс Скалистый более защищен, чему, возможно, способствует находящаяся в его районе плантация марикультурного хозяйства, которая играет роль волнолома. Самой же закрытой от волнения является кутовая часть бухты.

В зал. Петра Великого процессы репродуктивной активности в гонадах морских ежей наблюдаются весной, летом и осенью, когда температура воды в верхних горизонтах прибрежных вод характеризуется положительными значениями. С повышением температуры воды выше 2 °С увеличивается и пищевая активность ежей, на которую значительное влияние оказывает также и физиологическое состояние животных, связанное, в первую очередь, с генеративным циклом (Холодов, 1981; Meidel, Scheibling, 1998; Son, 1999; Седова, Викторovская, 2001).

Отмечены существенные различия репродукционных характеристик у серых морских ежей, обитающих в разных биотопах: степени интенсивности гаметогенетических процессов, наполнения и цветности гонад (табл. 2–4, рис. 12). В весенний период у ежей, обитающих в биотопе у мыса Скалистого, по сравнению с двумя другими биотопами отмечается явное отставание гаметогенетических процессов, особенно заметное на большей глубине (5–10 м). В дальнейшем, в летние месяцы, эти процессы выравниваются, и сезон размножения во всех трех биотопах начинается в одно и то же время — в конце июля — начале августа. Нерестовый период во всех трех биотопах продолжается до октября, а в дальнейшем в гонадах животных наблюдаются процессы посленерестовой перестройки. Однако следует отметить, что в начале ноября у ежей, обитающих в биотопе у мыса Пассека, в половых железах отмечается активизация гаметогенеза на глубине как 0–5 м, так и 5–10 м.

Наибольшие значения гонадного индекса в преднерестовый период и наилучшие цветковые показатели гонад в течение всего периода исследований также отмечаются у морских ежей, обитающих у мыса Пассека, а наихудшие — у мыса Скалистого. В кутовой части бухты их гонады характеризуются промежуточными значениями (табл. 2–4, рис. 12).

Таблица 2

Некоторые данные о состоянии гонад *S. intermedius* в 1-м биотопе (мыс Пассека)

Table 2

Some information of *S. intermedius* gonads' state at Passek Cape (biotop № 1)

Дата	Глубина, м	Т, °С	ГИ, %	Стадия зрелости, %					1*
				0	1	2	3	4	
06.04.99	5,0	2,0	6,4 ± 0,6	—	40	60	—	—	
12.04.99	1,5	5,0	9,4 ± 0,7	—	—	100	—	—	
	6,0	4,0	10,9 ± 1,0	—	—	100	—	—	
18.05.99	2,0–5,0	8,3	14,9 ± 1,3	—	—	100	—	—	
	6,0–8,0	5,3	9,2 ± 1,1	—	—	100	—	—	
15.06.99	4,0	9,0	14,7 ± 0,6	—	—	100	—	—	
	8,0	8,0	10,5 ± 0,7	—	—	100	—	—	
19.07.99	2,0–3,0	17,0	22,6 ± 0,7	—	—	60	40	—	
	7,0–8,0	16,5	16,6 ± 1,3	—	—	60	40	—	
17.08.99	2,0–3,0	20,2	22,1 ± 0,9	—	—	—	100	—	
	7,0	20,0	14,8 ± 1,0	—	—	7	86	7	
15.06.00	4,0	14,0	17,4 ± 1,1	—	—	100	—	—	
	10,0	12,0	13,2 ± 1,1	—	—	100	—	—	
05.07.00	3,5	16,0	17,8 ± 1,3	—	—	93	7	—	
	7,5	15,0	13,8 ± 0,8	—	—	93	7	—	
09.08.00	4,0	23,0	20,1 ± 2,0	—	—	20	80	—	
	9,0	22,0	12,5 ± 1,4	—	—	10	90	—	
05.09.00	4,5	17,5	8,9 ± 1,4	—	—	—	87	13	
04.10.00	3,5	15,0	6,2 ± 0,7	—	—	—	80	20	
01.11.00	3,0	7,0	4,1 ± 0,4	27	—	—	—	40	33
	9,0	5,0	4,7 ± 0,5	20	—	—	—	40	40

* Повторная (осенняя) активизация гаметогенеза.

Таблица 3

Некоторые данные о состоянии гонад *S. intermedius* во 2-м биотопе (мыс Скалистый)

Table 3

Some information of *S. intermedius* gonads' state at the Cape Skalisty (biotop № 2)

Дата	Глубина, м	Т, °С	ГИ, %	Стадия зрелости, %			
				0	1	2	3
17.03.99	5–8	1,5	4,5 ± 0,5	—	20	80	—
15.04.99	2–3	4,0	6,3 ± 0,4	—	—	100	—
	9	4,0	3,8 ± 0,6	13	7	80	—
18.05.99	2–5	7,5	5,0 ± 0,5	—	13	87	—
	10	7,1	3,3 ± 0,6	20	—	80	—
15.06.99	8–10	8,0	7,9 ± 0,7	—	—	93	7
19.07.99	2–4	17,0	11,6 ± 1,0	—	—	87	13
	9	16,0	4,1 ± 0,7	7	—	86	14
17.08.99	2–3	21,0	12,8 ± 1,4	—	—	27	73
	5–9	20,0	5,8 ± 0,7	13	—	13	74

Таблица 4

Некоторые данные о состоянии гонад *S. intermedius* в 3-м биотопе
(кутовая часть бухты)

Table 4

Some information of *S. intermedius* gonads' state at the uppermost part
(biotop № 3)

Дата	Глубина, м	Т, °С	ПИ, %	Стадия зрелости, %				
				0	1	2	3	4
17.03.99	4,0	2,0	6,9	—	20	80	—	—
12.04.99	2,0–4,0	4,0	8,0	—	23	77	—	—
18.05.99	1,5–3,0	8,0	9,7	—	—	100	—	—
15.06.99	2,0–3,0	12,0	10,3	—	—	100	—	—
19.07.99	2,0–4,0	16,5	13,1	—	—	50	50	—
17.08.99	2,0	22,0	12,7	—	—	47	53	—
15.06.00	3,5	14,0	14,3	—	—	100	—	—
05.07.00	3,0	16,0	18,0	—	—	93	7	—
09.08.00	4,0	23,0	13,0	—	—	6	94	—
05.09.00	4,5	19,5	8,0	—	—	—	46	54
04.10.00	3,5	16,0	6,8	—	—	—	63	37
01.11.00	2,5	7,0	3,4	7	—	—	7	86

Большинство исследователей сходятся во мнении, что степень зрелости и наполнение гонад у морских ежей в первую очередь зависят от количества доступной пищи и интенсивности питания в период активного гонадного роста (Kawamura, 1973; Pearse, 1981; Brevin et al., 2000), а цветность — от состава пищи (Hagen, 1996; Hoshikawa et al., 1998; и др.). Некоторые авторы указывают, что интенсивность питания, а следовательно и наполнение гонад, связана со степенью предпочтения того или иного пищевого объекта (Fuji, 1967; Левин и др., 1987; Agatsuma et al., 1996). Другие считают, что вид поедаемых водорослей оказывает на интенсивность питания гораздо меньшее влияние, чем скорость водообмена, конечно, если она не затрудняет удержание пищи животными (Холодов, 1981; Tertschnig, 1989). Также отмечается, что морские ежи часто предпочитают живым растениям остатки водорослей, которые смыываются с литорали и сублиторали (Холодов, 1981; Son, 1999; Крупнова, Павлючков, 2000).

Однако среди исследователей нет единого мнения относительно видового состава водорослей, при потреблении которых морские ежи, и в частности *S. intermedius*, имеют самые предпочтительные по цвету гонады. Так, одни авторы считают таковыми бурые ламинариевые (Левин и др., 1987; Hoshikawa et al., 1998; Крупнова, Павлючков, 2000), другие называют зеленые (ульву) (Кузнецов, 1946; Fuji, 1967), а третьи — красные водоросли и даже морские травы (Евсеева, 1999). Некоторые же исследователи сходятся во мнении, что наилучшие цветовые показатели имеют животные, потребляющие разнообразную водорослевую пищу, включая кораллиновые водоросли (Lozano et al., 1995; Калинина и др., 2000; Евсеева, 2001).

Объем фитомассы в бухте Прогулочной является достаточным для обеспечения пищей обитающих там животных. Растительность представлена зарослями, смешанными по видовому составу, с присутствием, в той или иной степени, ламинарии (Калинина и др., 2000). Однако доступность пищи, определяемая такими факторами, как гидродинамика, глубина, плотность зарослей и мезорельеф дна, имеет свои особенности в каждом из биотопов, что подтверждается данными по составу содержимого кишечника ежей. В весенний период во всех биотопах в кишечниках *S. intermedius* доминируют зеленые водоросли (ульва, монострома), а у мыса Скалистого на большой глубине еще и десмарестия. В летний период у животных, обитающих у мыса Пассека, на всех глубинах в пищевом комке доминирует ламинария, а у мыса Скалистого на

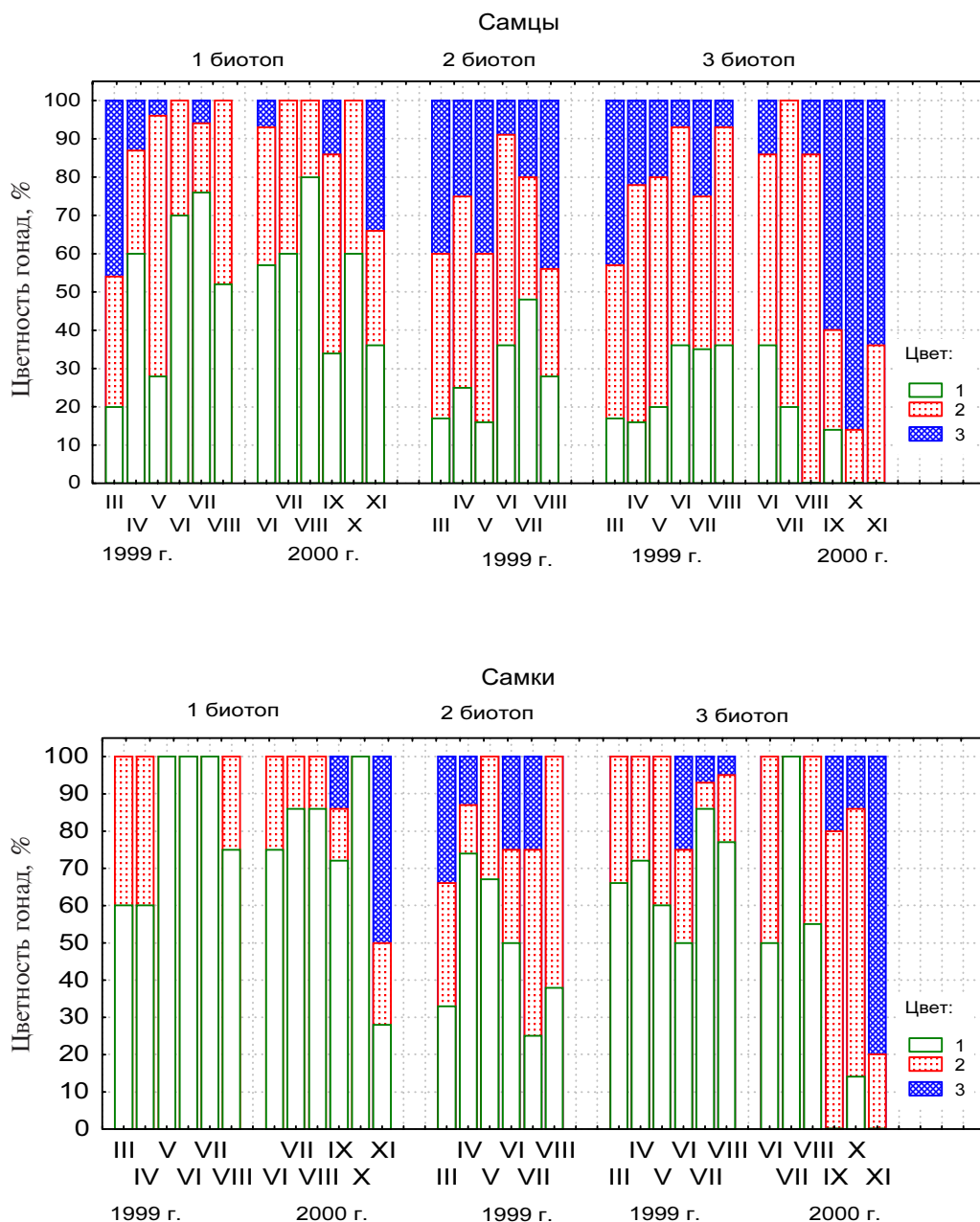


Рис. 12. Цветность гонад у морских ежей в разных биотопах бухты Прогулочной зал. Петра Великого. Условные обозначения как на рис. 11

Fig. 12. A gray sea urchins' gonads colouring in the different biotopes of Progulochnaya Bay. Legend as in Fig. 11

малой глубине — ламинария, на большой — десмарестия. В кутовой части бухты состав пищи ежей отличается большим разнообразием: в значительных количествах, помимо ламинарии, в него входят филлоспадикс, полисифония и ульва. В осенние месяцы животные преимущественно потребляют опавшие на дно, разрушающиеся водоросли, а также корковые известковые. Кроме того, следует отметить, что у ежей, обитающих у мыса Скалистого, наблюдается наибольшая доля переваренных остатков (на большой глубине в большей степени), что указывает на более низкую интенсивность питания животных из этого биотопа по сравнению с другими.

Следовательно, наиболее развитые гонады и наилучшие товарные качества на протяжении всего периода исследований (весна, лето, осень) имели морские ежи, обитавшие в первом биотопе. Данный участок характеризуется разнообразной растительностью с доминированием ламинарии на малой глубине, сложным мезорельефом дна с наличием каньонов, где в значительных количествах скапливаются водорослевые остатки. Накоплению водорослевых остатков способствует активная гидродинамика этого слабо защищенного от волнового воздействия прибрежного участка. Наихудшие показатели наполнения и цветности гонад имели животные, обитавшие в третьем биотопе, с разреженной растительностью с доминированием ламинарии, костарии и десмарестии, с относительно ровным рельефом дна и более ослабленной гидродинамикой.

Таким образом, у *S. intermedius* наполнение гонад в период их роста и созревания в первую очередь зависит от количества доступной пищи, а цветность — от ее качества. Сложный мезорельеф дна, активная гидродинамика и достаточный объем фитомассы в местах обитания создают благоприятные условия для питания морских ежей. Предпочтительные цветные показатели гонад в весенний период отмечаются у ежей, потребляющих зеленые водоросли, а в летние месяцы — ламинарию либо разнообразную растительную пищу, включая красные водоросли и филлоспадикс. Присутствие в рационе десмарестии заметно ухудшает их цветность.

Дыхание серого морского ежа. Дыхание является важным показателем физиологического состояния животных. Уровень обмена водных животных зависит от многих экзогенных и эндогенных факторов. Наиболее важным из них является температура воды, которая в значительной степени определяет скорость протекания основных жизненных процессов. Эксперименты по определению скорости дыхания морских ежей проводили в акватронах Океанариума ТИНРО-центра в условиях, приближенных к естественным. Для изучения скорости потребления кислорода (R , мг O_2 /ч · экз.) ежами использовали метод замкнутых сосудов (Седова, 2000). Концентрация кислорода в воде, в зависимости от ее температуры, находилась в пределах от 5 до 11 мг O_2 /л, что соответствовало 88–120 % насыщения, соленость воды составляла 30–33 епс, РН — 7,3–7,6. Для *S. intermedius* диапазон солеустойчивости обозначен в пределах от нормальной океанической до 26–30 епс (Бажин, 1995). Для данного вида не обнаружено корреляции интенсивности дыхания с концентрацией кислорода в воде выше "начального лимитирующего уровня". Концентрация кислорода в целомической жидкости ежей не зависит от размеров тела и концентрации кислорода в воде в интервале от 2,1 до 14,0 мг O_2 /л (Одинцов, Рябушко, 1979).

Скорость потребления кислорода серыми ежами закономерно возрастает с увеличением температуры воды (табл. 5). В то же время этот показатель при одних и тех же значениях температуры в июне несколько выше, чем в сентябре, что связано с разной репродуктивной активностью ежей. В июне их гонады находились на стадиях активного роста или на нерестовой стадии, в сентябре — в посленерестовом состоянии (Victorovskaya, 1996; Викторовская, 1998; Викторовская, Матвеев, 2000). Такая же закономерность отмечена для ежа *S. purpuratus* (Giese et al., 1966).

Рассчитанные по экспериментальным данным значения коэффициента Q_{10} для пятиградусных интервалов температуры весьма близки между собой и не зависят от сезона и степени репродуктивной активности ежей (табл. 6). Среднее значение Q_{10} равно 1,9 (Седова, 2000). Этот коэффициент можно применять для определения скорости обмена морских ежей при разных значениях температуры воды. Для всего типа иглокожих в условиях полной акклимации животных к абиотическим факторам среды В.И.Рябушко (1992) приводит среднее значение Q_{10} , равное $2,26 \pm 0,50$.

Таблица 5
Скорость обмена у серого морского ежа при различных значениях температуры воды
Table 5
An energy metabolism rate of gray sea urchins at different water temperatures

T ± 0,5, °C	Диаметр, мм	Масса, г	ГИ, %	Исходное содержание O ₂ в воде, мг/л	Кол-во опреде- лений	Содержание O ₂ , мг/ч · экз.
Июнь						
5	51,8 ± 2,2*	55,5 ± 4,5	6,2 ± 2,2	9,4 ± 0,6	15	0,60 ± 0,05
10				7,6 ± 0,8	35	0,82 ± 0,09
15				6,8 ± 0,7	25	1,08 ± 0,06
20				5,3 ± 0,5	15	1,53 ± 0,05
Сентябрь						
5	49,2 ± 2,5	53,4 ± 6,2	2,6 ± 1,2	10,2 ± 0,9	15	0,54 ± 0,04
10				8,8 ± 0,6	25	0,73 ± 0,06
15				7,7 ± 0,6	25	0,98 ± 0,05
20				6,7 ± 0,4	20	1,42 ± 0,04

* Доверительный интервал, 95 %-ный уровень значимости.

Таблица 6
Коэффициенты Q₁₀ для пятиградусных интервалов
температуры

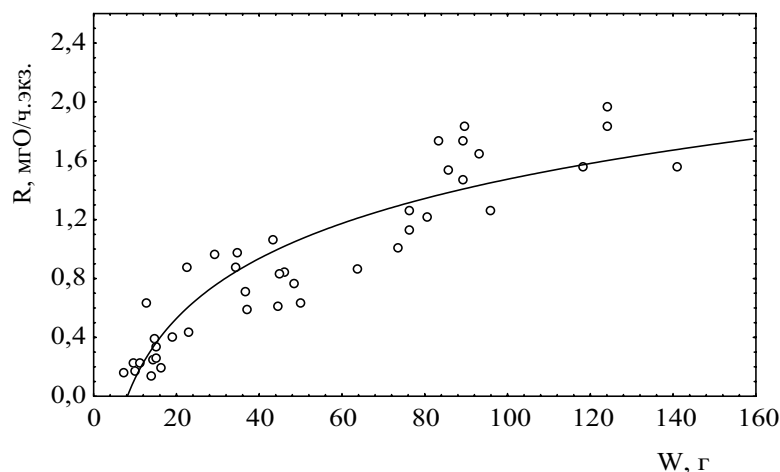
Table 6 Q ₁₀ coefficients for 5 °C intervals of temperatures		
Интервал температуры, °C	Июнь	Сентябрь
5–10	1,84	1,85
10–15	1,76	1,80
15–20	2,01	2,07
5–20 (среднее)	1,87 ± 0,20	1,94 ± 0,22

Зависимость скорости потребления кислорода морскими ежами от массы тела (W, г) при постоянной температуре (рис. 13) описывается степенным уравнением:

$$R = (0,035 \pm 0,007) \cdot W^{0,84 \pm 0,05}, \text{ мг O}_2/\text{ч} \cdot \text{экз. (при 10 °C)}.$$

Рис. 13. Зависимость скорости потребления кислорода (R) от массы тела (W) у серого морского ежа при температуре воды 10 °C

Fig. 13. A dependence of oxygen consumption rate (R) on body mass (W) of gray sea urchins at 10 °C



Степенной коэффициент показывает скорость изменения обмена при увеличении массы особи. Его значение у различных гидробионтов находится в пределах 0,6–1,0 (Алимов, 1981). В целом для иглокожих среднее значение показателя степени в уравнениях обмена составляет $0,778 \pm 0,044$. У *S. intermedius* изучена температурная зависимость **R** от сухой массы тела (Рябушко, Крайнюк,

1975; Рябушко, 1978). С повышением температуры степенной коэффициент снижается от 1,0 при 0 °С до 0,6 при 20 °С.

Потребление кислорода ежами промыслового размера при температуре 10 °С весной составило 0,95 мг O_2 /ч · экз., или 0,02 мг O_2 /ч · г массы тела. В это время ежи находились на стадии активного роста гонад. Осенью у ежей, находящихся на начальной стадии развития гонад, этот показатель составил 0,58 мг O_2 /ч · экз., или 0,01 мг O_2 /ч · г массы тела.

Таким образом, энергетические траты серого ежа в период активного роста гонад почти в два раза превышают траты у ежей, находящихся на начальной стадии развития гонад, и соответственно пищевые потребности у них должны быть выше.

Питание серого морского ежа. На интенсивность питания морских ежей большое влияние оказывают температура воды, физиологическое состояние животных, связанное с регенеративным циклом, их возрастом, массой тела, и другие факторы (Fuji, 1967; Холодов, 1981; Lawrence, Lane, 1982; Левин и др., 1987; Agatsuma et al., 1996; и др.). Для установления рационов серых морских ежей проводили 1–2-суточные опыты, в аквариальных условиях — с предварительным содержанием животных на испытуемом виде корма не менее 10 сут, в полевых — в качестве корма использовали наиболее массовый вид водорослей в месте сбора ежей. Скорость питания определяли в граммах сырого вещества в сутки по разности между массой предложенной пищи и ее остаткам, а также в процентах от массы тела за одни сутки. Скорость выделения фекалий выражали в граммах сырого вещества на 1 экз. в сутки и в процентах от массы тела в сутки. Усвояемость рассчитывали как процентное отношение разницы потребленной (рациона) и неусвоенной (фекалии) частей пищи к рациону (Алимов, 1981).

Величины рационов связаны с продолжительностью переваривания пищи особями (Холодов, 1981). Съеденная пища в течение двух суток проходит через кишечник и начинает вытесняться из него новой порцией пищи, поступившей в организм. Кроме периода переваривания, на неравномерность интенсивности питания во времени оказывает влияние и увеличивающаяся в ходе онтогенеза разность между размером желудка и величиной среднесуточного рациона. Поэтому в условиях с достаточной обеспеченностью кормом мелкие ежи, питающиеся интенсивнее крупных, заполняют желудок пищей в течение суток и на протяжении следующего дня почти не питаются. Крупные животные ежедневно потребляют относительно малое количество водорослей, что приводит к относительной стабильности их рационов.

Исследование зависимости интенсивности питания серых морских ежей от температуры воды (вне влияния репродуктивной активности) проводили в сентябре, когда ежи находились на посленерестовой стадии зрелости гонад. В качестве пищи использовали подвяленную ламинарию. С увеличением температуры от 5 до 15 °С среднее потребление пищи ежами увеличивалось от 0,8 г/экз. (1,5 % от массы тела) в сутки до 4,9 г/экз. (9,2 %). При дальнейшем увеличении температуры до 20 °С скорость потребления пищи ежами снижалась до 3,7 г/экз. в сутки (6,9 %) — в 1,3 раза меньше, чем при 15 °С (табл. 7). Но в то же время увеличивалось количество выделяемых фекалий, что говорит об ухудшении усвояемости корма при повышении температуры. Оно составляет 1,3 г сырой массы против 1,1 г, которые выделяются ежами при температуре воды 15 °С, и 0,4 г — при 10 °С (табл. 7). Наиболее высокое значение усвояемости корма отмечено при температуре воды 10 °С (84 %).

Для изучения влияния репродуктивной активности на питание ежей было проведено 4 серии опытов в апреле, мае, августе и октябре — сезоны, соответствующие определенным стадиям зрелости половых желез ежей (Victorovskaya, 1996; Викторовская, 1998) (табл. 8, рис. 14). В качестве корма использовали

свежую ламинарию японскую. В апреле и мае у особей, находившихся на одинаковых стадиях зрелости гонад, скорость потребления пищи различалась в 1,9 раза, что объясняется разницей температуры воды. На протяжении всего лета и первой половины осени серые морские ежи находятся в нерестовом состоянии. Поскольку между выметами гамет в гонадах гидробионтов идут интенсивные гаметогенетические процессы (Хотимченко и др., 1993; Викторовская, 1998), в это время наблюдается высокая пищевая активность. В августе, при температуре 18–19 °С, у частично отнерестовавших ежей с ГИ, равным 11,3 %, скорость потребления пищи составляла 2,9 г/экз. в сутки (4,5 % от массы тела). При завершении роста и созревания гамет, когда гонады заполнены зрелыми половыми клетками и имеют максимальную величину гонадного индекса, скорость питания ежей резко снижалась и составляла 0,4 г/экз. в сутки (0,6 % от массы тела) (Седова, Викторовская, 2001). В посленерестовый период скорость по-

Таблица 7
Показатели процесса питания серых морских ежей в зависимости от температуры воды (корм — ламинария японская; сентябрь)

Table 7
A gray sea urchins feeding parameters in relation to water temperatures (food — *Laminaria japonica*, September)

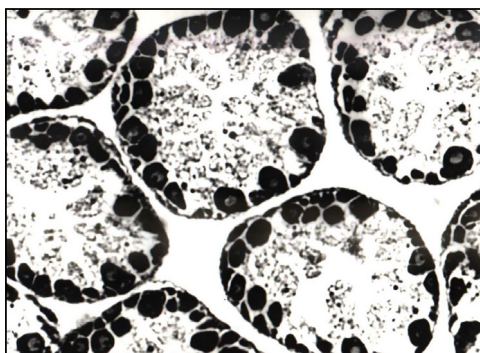
Температура, °С	Кол-во опытов	Диаметр, мм	Масса, г	Рацион в сутки, г/экз.	Скорость выделения фекалий в сутки, г/экз.	Усвояемость, %
5	14	50 ± 3	52,5 ± 9,8	0,8 ± 0,3	0,3 ± 0,1	63,0 ± 13,8
10	15	50 ± 2	53,0 ± 8,9	2,1 ± 0,5	0,4 ± 0,2	84,0 ± 12,7
15	15	51 ± 3	53,3 ± 6,7	4,9 ± 0,7	1,1 ± 0,3	75,0 ± 12,2
20	15	51 ± 3	53,2 ± 10,5	3,7 ± 0,8	1,3 ± 0,5	64,0 ± 15,4

Таблица 8
Рационы и гонадный индекс серых морских ежей на разных стадиях зрелости гонад (корм — ламинария японская)

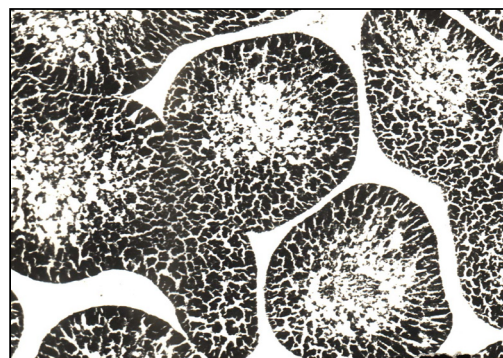
Table 8
Rations and the gonadal-somatic indices of gray sea urchins under gonads' different sex stages (a food — *Laminaria japonica*)

Месяц	Температура, °С	Кол-во опытов	Диаметр панциря, мм	Масса, г	ГИ, %	Стадия зрелости гонад ежа	Рацион в сутки, г/экз.	%
Апрель	3–4	10	49–60	68,2 ± 11,0	8,4 ± 2,4	Начало развития или активного роста	0,7 ± 0,3	1,0
Май	8–9	10	52–55	67,3 ± 10,9	5,1 ± 1,2	Начало развития или активного роста	1,3 ± 0,5	1,9
Август	18–19	8	51–53	65,0 ± 3,1	11,3 ± 2,3	Нерестовая	2,9 ± 1,2	4,5
		6	50–65	68,3 ± 14,4	30,5 ± 1,7	Нерестовая	0,4 ± 0,3	0,6
		10	50–51	62,0 ± 1,0	2,4 ± 0,3	Посленерестовая	0,5 ± 0,2	0,8
Октябрь	10	15	45–55	55,9 ± 3,0	1,4 ± 0,5	Относительного покоя или начало развития	0,9 ± 0,3	1,6

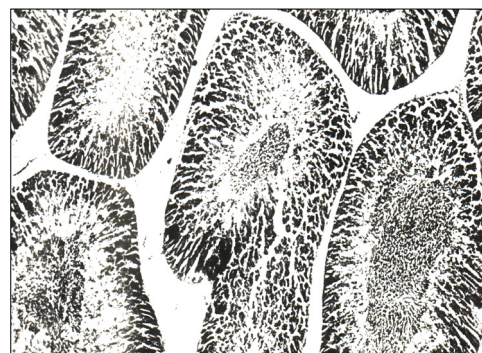
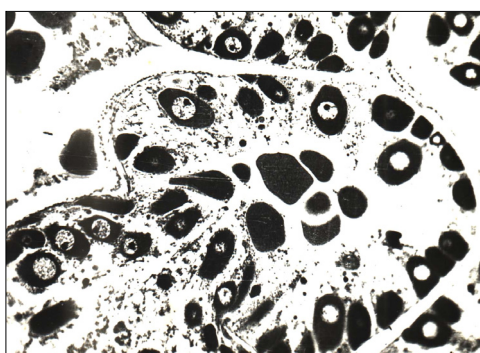
САМКИ



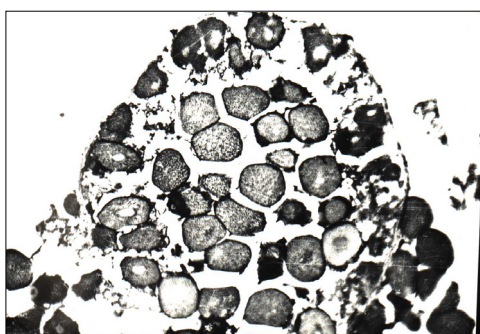
САМЦЫ



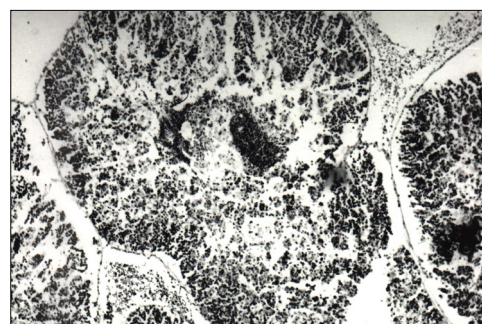
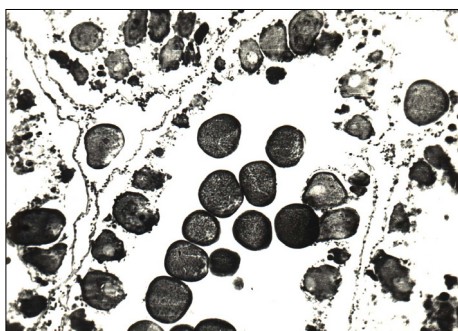
1-я стадия, весна



2-я стадия, весна

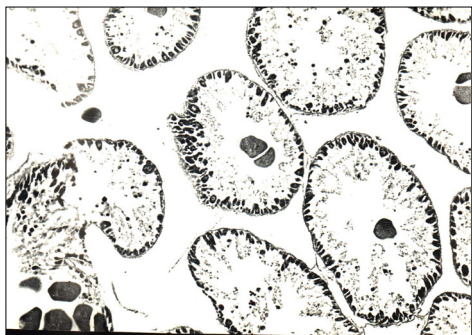


3-я стадия, лето



Нерест

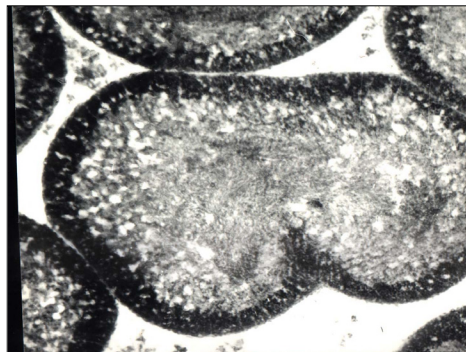
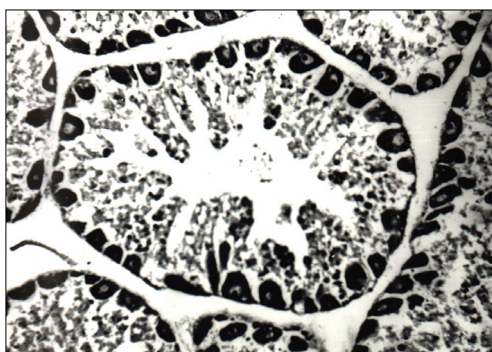
САМКИ



САМЦЫ



4-я стадия



1-я стадия, осень

Рис. 14. Половые железы серого морского ежа на разных стадиях зрелости

Fig. 14. Gonads of gray sea urchins at the different sex stages

требления пищи ежами оставалась на том же низком уровне. Она составляла 0,8 % от массы тела особи, несмотря на высокую температуру воды в августе, и была сопоставима с этой величиной для ежей, гонады которых находились на начальной стадии развития в апреле, при имеющейся разнице температуры воды более чем в 4 раза (табл. 8). В октябре, с началом развития гонад, скорость потребления пищи промысловыми особями возрастала. При температуре воды 10 °C она составляла 0,9 г/экз. в сутки (1,6 % от массы тела). Фудзи (Fuji, 1967) для *S. intermedius* также отмечает минимальные значения рационов в период нереста и максимальные при росте гонад. Таким образом, на пищевые потребности ежей температура воды и их репродуктивная активность оказывают одновременное влияние. На это указывают и другие исследователи (Agatsuma et al., 1996).

Для изучения влияния различных кормов на скорость питания серых морских ежей и в отдельных случаях на качество их гонад применяли бурые водоросли: двухгодичную ламинарию японскую (*Laminaria japonica*) и костарию ребристую (*Costaria costata*); зеленую водоросль ульву продырявленную (*Ulva fenestrata*); морскую траву филлоспадикс (*Phyllospadix iwatensis*) и наземное растение горец восточный (*Polygonum orientale*). Также использовали влажные гранулированные корма, рецептура и технология изготовления которых были разработаны в лаборатории технологии водорослей ФГУП "ТИНРО-центр" Н.М.Аминой и А.В.Подкорытовой (Седова и др., 2000). Использовали следующие виды (корма, в составе которых указаны каротиноиды, включали экстракты из моркови):

корм № 1 — сухой порошок из ламинарии японской; каротиноиды; альгинат натрия в качестве связующего агента, 0,5 % относительно влажной массы корма;

корм № 2 — экстракт биологически активных веществ из ламинарии; сухой концентрат, содержащий свободные аминокислоты, маннит, минеральные элементы, каротиноиды; альгинат натрия, 3 %;

корм № 3 — водорослевые остатки после выделения альгината, содержащие клетчатку и белки; экстракт пигментов из ламинарии; альгинат натрия, 1 %;

корм № 4 — минтаевый фарш; сухой порошок из ламинарии японской; альгинат натрия, 1 %;

корм № 5 — минтаевый фарш; каротиноиды; альгинат натрия, 1 %;

корм № 6 — минтаевый фарш; экстракт пигментов из ламинарии; альгинат натрия, 1,5 %;

При кормлении животных водорослями костарией и ульвой рационы и усвояемость корма ежами имели близкие значения (табл. 9). Интенсивность потребления ламинарии японской составляла 2,5 %, что превышало соответственно в 1,9 и 1,7 раза потребление костарии и ульвы. Причем усвояемость трех видов водорослей была близка между собой и диапазоны стандартных ошибок средних значений перекрывались. Потребление морской травы филлоспадикс и наземного растения горец восточный происходило сходным образом: величины рационов имели близкие значения, ниже, чем при употреблении ламинарии, в 4–6 раз (табл. 9). Величины усвояемости этих видов корма достоверно не отличались от этого показателя при использовании в пищу ламинарии японской.

Рационы ежей, содержащихся на искусственных кормах (ИК) № 1–3, практически не различались, были максимальны, как и продукция фекалий, и в 2–3 раза выше, чем на ламинарии (табл. 9). Рыхлые и мягкие гранулы искусственно приготовленных кормов потреблялись ежами интенсивнее. Наиболее низкие значения рациона и усвояемости пищи, наряду с максимальным количеством продуцирования фекалий, были отмечены для корма № 1. В ноябре при использовании кормов с белковой добавкой — рыбным фаршем — скорость питания и выделения фекалий на всех видах пищи (ИК № 4–6) была заметно ниже, чем в мае. Отчасти это связано с пониженной репродуктивной активностью морских ежей осенью. Сказалась и более высокая пищевая ценность кормов, включающих углеводы и легко ассимилируемые белки рыб. Ежи *Eucidaris tribuloides*, питаясь пищей, включающей 10 % рыбного корма в агаре, существенно снижали скорость питания и выделения фекалий (Lares, McClintock, 1991). Скорость потребления искусственных кормов серыми ежами в ноябре (как и в мае, хотя и в меньшей степени) была в 1,5–2,5 раза выше, чем на ламинарии (табл. 9). С наибольшей скоростью (5,1 % в сутки) ежи потребляли корм № 4, при этом выделялось максимальное количество фекалий, а усвояемость, будучи самой низкой (44,3 %), достоверно не отличалась от ее значений в других вариантах.

Рационы на искусственных кормах в нашем эксперименте были одного порядка с рационами при содержании ежей на кормах, включающих порошок из ламинарии, по данным В.С.Левина и В.П.Найденко (1987), составляющими 5,6–5,8 % в сутки. При использовании в качестве корма талломов двухгодичной ламинарии японской Фудзи (Fuji, 1967) было показано, что ежи размером 24–70 мм потребляют от 0,8 до 5,6 г сырой массы ламинарии в сутки при температуре 7–9 °С.

При потреблении ежами влажных гранулированных кормов на основе минтаевого фарша с добавкой порошка и пигментов из ламинарии японской, каротиноидов и альгината натрия в качестве связующего компонента происходит ускоренное развитие гонад серых морских ежей и улучшение их товарного качества, даже вне сезона размножения (Седова и др., 2000). Интенсивность потребления таких кормов составляет 3–5 % (от массы ежа) в сутки, усвояемость — 44–52 %. Они обеспечивают прирост гонадного индекса (табл. 10, 11) на 220–260 %

за полтора месяца. Все необходимые ингредиенты доступны, исходное сырье может быть заготовлено заранее и храниться длительное время; технология кормов проста и не требует дорогостоящего оборудования. Эффект от применения рекомендуемых кормов несомненно можно повысить в результате дальнейшей оптимизации его составов, формы и физических свойств гранул.

Подводя итоги, можно констатировать следующее. Исследование физико-географических особенностей побережья северного Приморья позволило разделить его на три района, которые различаются характеристиками береговой линии и дна, а также гидрологическими параметрами: южный (от мыса Поворотного до зал. Ольги), центральный (от зал. Ольги до мыса Белкина) и северный (от мыса Белкина до мыса Золотого). Размерный состав поселений морских ежей южного и центрального участков весьма сходен между собой, но заметно отличается от такового северной акватории. На южном и центральном участках у ежей модальными являются размерные классы 36–37 мм, на северных акваториях — 60–61 мм. Промысловых размеров серые ежи достигают обычно в возрасте 4–5 лет. В размерной группе от 45 до 70 мм преобладают самцы, а среди более крупных особей — самки.

Таб

Таблица 9

Показатели процесса питания ежей различными видами корма

Table 9
A gray sea urchins feeding parameters under the different food

Вид корма	Месяц	Температура, °С	Кол-во опытов	Диаметр, мм	Масса, г	Рацион в сутки, г/экз.	Скорость выделения фекалий в сутки, г/экз.	Усвояемость, %		
Ламинария	Май	10	15	52 ± 4	62,1 ± 10,5	1,4 ± 0,5	2,5	0,6 ± 0,3	1,0	50,8 ± 20,4
	Ноябрь	10	14	52 ± 2	58,9 ± 5,7	1,2 ± 0,4	2,1	0,4 ± 0,1	1,1	63,7 ± 12,3
Костария	Май	8-9	12	50 ± 2	54,2 ± 7,2	0,7 ± 0,3	1,3	0,3 ± 0,1	0,5	57,1 ± 14,3
Ульва	Май	8-9	14	49 ± 2	51,5 ± 6,4	0,8 ± 0,2	1,5	0,3 ± 0,1	0,6	62,5 ± 10,3
Филлоспидикс	Май	8-9	6	53 ± 3	71,0 ± 6,3	0,3 ± 0,1	0,4	0,2 ± 0,1	0,3	33,8 ± 8,2
Горец восточный	Июнь	15	8	57 ± 4	76,0 ± 8,2	0,5 ± 0,2	0,7	0,3 ± 0,1	0,4	41,3 ± 9,7
ИК № 1	Май	10	14	51 ± 3	58,9 ± 9,8	2,9 ± 1,1	5,4	2,4 ± 0,5	4,2	39,4 ± 13,8
ИК № 2	Май	10	15	49 ± 3	53,4 ± 8,9	3,8 ± 0,6	7,7	1,7 ± 0,4	3,4	53,7 ± 12,7
ИК № 3	Май	10	15	51 ± 2	56,3 ± 6,7	4,4 ± 0,8	7,9	2,2 ± 0,5	4,1	47,9 ± 12,2
ИК № 4	Ноябрь	10	10	50 ± 3	61,2 ± 5,9	3,1 ± 0,9	5,1	1,8 ± 0,5	3,0	44,3 ± 12,1
ИК № 5	Ноябрь	10	10	53 ± 2	62,0 ± 3,7	1,6 ± 0,4	2,7	0,7 ± 0,3	1,2	55,3 ± 17,5
ИК № 6	Ноябрь	10	10	55 ± 4	62,2 ± 5,0	2,1 ± 0,6	3,4	1,0 ± 0,3	1,7	51,5 ± 10,3

Таблица 10

Средние размеры тела и гонадный индекс серых ежей, содержащихся на различных кормах (апрель—май), ± доверительный интервал, 95 %-ный уровень значимости

Table 10

The mean tests' diameters and the gonadal-somatic indices of gray sea urchins consuming different food (April—May), ± confidence intervals for the mean, 95 % probability

Кол-во, экз.	Диаметр, мм	Масса, г	ГИ, %
<i>До начала эксперимента</i>			
60	51,7 ± 1,6	58,0 ± 5,6	6,3 ± 0,6
<i>По окончании эксперимента</i>			
Ламинария японская			
22	52,6 ± 2,6	60,2 ± 8,8	7,9 ± 1,1
ИК № 1			
16	50,8 ± 2,7	53,0 ± 9,5	8,3 ± 1,5
ИК № 2			
19	50,3 ± 2,7	52,5 ± 8,5	7,4 ± 0,9
ИК № 3			
26	51,8 ± 2,2	57,5 ± 7,7	7,2 ± 1,1

Таблица 11

Средние размеры тела и гонадный индекс серых ежей, содержащихся на различных кормах (октябрь—декабрь), ± доверительный интервал, 95 %-ный уровень значимости

Table 11

The mean tests' diameters and the gonadal-somatic indices of gray sea urchins consuming different food (October—December), ± confidence intervals for the mean, 95 % probability

Кол-во, экз.	Диаметр, мм	Масса, г	ГИ, %
<i>До начала эксперимента, бухта Воевода</i>			
35	54,5 ± 0,9	57,3 ± 2,4	1,4 ± 0,5
<i>К окончанию эксперимента, бухта Воевода</i>			
27	54,7 ± 1,0	62,3 ± 2,4	3,0 ± 0,6
<i>Эксперимент</i>			
Ламинария японская			
33	51,1 ± 1,1	54,8 ± 3,1	—
	51,5 ± 1,3	55,9 ± 3,1	1,3 ± 0,4
ИК № 4			
33	51,7 ± 0,9	56,6 ± 2,1	—
	51,2 ± 1,2	56,3 ± 2,7	5,1 ± 0,5
ИК № 5			
33	51,2 ± 1,3	55,9 ± 3,5	—
	51,4 ± 1,4	55,7 ± 3,4	4,5 ± 0,9
ИК № 6			
32	51,4 ± 1,1	57,1 ± 1,9	—
	51,6 ± 0,9	56,2 ± 2,6	3,3 ± 0,6

Примечание. Верхняя строка — данные до опыта, нижняя — после.

Наполнение гонад у животных, относящихся к разным размерным группам, также различалось в пределах выделенных районов. Наиболее низкие значения индивидуального ГИ отмечены у мелкопромысловой части скопления (диаметр панциря 45–54 мм), а максимальные (15–18 %) — у крупноразмерных (более 70 мм).

Активное увеличение количества половых клеток морских ежей у берегов северного Приморья наблюдается дважды в году — при повышении и понижении температуры воды. Наиболее интенсивные процессы превителлогенеза и вителлогенеза в разных частях ареала морских ежей отмечены при температуре 4–10 °С как в весенне-летний (южный и северный районы), так и в осенний (северный район) периоды.

В южном и центральном районах промысел морских ежей начинается обычно в апреле—мае и продолжается до августа. В северном районе добыча серого морского ежа производится весной, летом (апрель—июль) и осенью (октябрь—ноябрь). Серому ежу, обитающему в южном районе, для развития половых клеток требуется максимум тепла (1450–1500 градусо-дней). В этом районе гонады ежей находятся в нерестовом состоянии на протяжении 2,5 мес. Минимум тепла (1100–1250 градусо-дней) требуется для созревания гамет ежей, обитающих в северном районе. На участках от мыса Золотого до мыса Белкина пик нереста приходится на вторую половину июля — первую декаду августа и длится около месяца.

Лучшими товарными качествами гонад обладают ежи из южного района. Цветность гонад у морских ежей тем хуже, чем ниже степень зрелости их половых желез и наоборот. У самцов серых морских ежей по сравнению с самками цвет половых желез характеризуется преобладанием коричнево-бурых и красноватых оттенков.

Энергетические траты серых ежей в период активного роста гонад почти в два раза превышают траты у ежей, находящихся на начальной стадии развития гонад и соответственно пищевые потребности у них выше.

Наполнение гонад в период их роста и созревания зависит от количества доступной пищи, а цветность — от ее качества. Хорошие цветовые показатели гонад в весенний период отмечаются у ежей, потребляющих зеленые водоросли, а в летние месяцы — ламинарию либо разнообразную растительную пищу, включая красные водоросли и филлоспадикс. Присутствие в рационе десмарестии заметно ухудшает их цветность. Лабораторные наблюдения показали, что в придачу к естественной пище (ламинария японская и другие водоросли) морских ежей можно подкармливать влажными гранулированными кормами на основе минтаевого фарша с различными добавками и наземными растениями (горец восточный).

Представленные здесь результаты характеризуют состояние поселений и основные аспекты жизнедеятельности серого морского ежа северо-западного побережья Японского моря. Они могут быть использованы для уточнения режимов рационального освоения ресурсов морских ежей и разработки биологических основ их воспроизводства в естественных условиях.

Литература

Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. — Л.: Наука, 1981. — 248 с.

Бажин А.Г. Видовой состав, условия существования и распределение морских ежей рода *Strongylocentrotus* морей России: Дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 1995. — 125 с.

Борисовец Е.Э., Брегман Ю.Э., Викторовская Г.И., Калинина М.В. Биология серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (Agassiz) северо-западного побережья Японского моря. I. Распределение и размерный состав скоплений // Изв. ТИНРО. — 2000. — Т. 127. — С. 416–439.

Брегман Ю.Э. Взаимозависимость интенсивности обмена и скорости роста морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (Echinodermata, Strongylocentrotidae) // Зоол. журн. — 1971. — Т. 50, № 10. — С. 1530–1538.

Брегман Ю.Э. К изучению популяционной структуры и роста серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (Agassiz) у северо-западного побережья Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2000. — Т. 127. — С. 397–415.

- Брегман Ю.Э., Валова В.Н., Седова Л.Г.** Влияние мечения на физиологическое состояние морского серого ежа // Изв. ТИНРО. — 2000. — Т. 127. — С. 475–479.
- Брыков В.А.** Об индивидуальном возрасте и продолжительности жизни некоторых видов морских ежей Японского моря // Биол. моря. — 1975. — № 2. — С. 39–44.
- Валова В.Н., Седова Л.Г., Брегман Ю.Э.** К методике мечения серых морских ежей *Strongylocentrotus intermedius* при содержании в регулируемых условиях // Гидробиол. журн. — 2000. — Т. 36, № 2. — С. 99–103.
- Вараксина Г.С.** Гистофизиология вспомогательных клеток гонады морского ежа *Strongylocentrotus nudus* // Биол. моря. — 1985. — № 2. — С. 46–53.
- Вашенко М.А., Жадан П.М., Латыпова Е.В.** Мониторинг состояния гонад морских ежей *Strongylocentrotus intermedius* из Амурского залива (Японское море) // Тез. докл. конф. мол. уч. “Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов”. — Владивосток: ТИНРО-центр, 1999. — С. 128–130.
- Викторовская Г.И.** Экология размножения морских ежей в прибрежной зоне северного Приморья / ТИНРО-центр. — Владивосток, 1998. — 32 с. — Деп. в ВНИИ-ТИ, № 4, 1338 РХ 98.
- Викторовская Г.И., Матвеев В.И.** Связь сроков размножения морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* с температурой воды у побережья северного Приморья // Океанол. — 2000. — Т. 40, № 1. — С. 79–84.
- Викторовская Г.И., Седова Л.Г.** Некоторые аспекты биологии серого морского ежа в центральном районе северного Приморья // Изв. ТИНРО. — 2000. — Т. 127. — С. 382–396.
- Гусарова И.С.** Макрофитобентос сублиторальной зоны островов Итуруп, Уруп и Симушир (Большая Курильская гряда): Дис. ... канд. биол. наук. — Ленинград, 1975. — 162 с.
- Гусарова И.С., Суховеева М.В., Моргутова И.А.** Аннотированный список водорослей-макрофитов северного Приморья // Изв. ТИНРО. — 2000. — Т. 127. — С. 626–641.
- Евсеева Н.В.** О питании морских ежей *Strongylocentrotus intermedius* в прибрежье южных Курильских островов // Тез. докл. конф. мол. ученых “Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов”. — Владивосток: ТИНРО-центр, 1999. — С. 34–36.
- Евсеева Н.В.** Современное состояние ресурсов и некоторые особенности биологии морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* Agassiz южных Курильских островов // Тез. докл. Междунар. конф. “Прибрежное рыболовство — XXI век” — Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2001. — С. 35–37.
- Калинина М.В., Гусарова И.С., Гаврилова Г.С., Викторовская Г.И.** Влияние экологических факторов на размножение морских ежей в различных биотопах залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. — 2000. — Т. 127. — С. 490–511.
- Калинина М.В., Сухин И.Ю., Викторовская Г.И.** Влияние биотопических условий на репродукционные характеристики серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (залив Петра Великого, Японское море) // Вопр. рыб-ва. — 2004. — Т. 5, № 1(17). — С. 147–164.
- Касьянов В.Л.** Закономерности размножения морских двустворчатых моллюсков и иглокожих: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 1985. — 48 с.
- Касьянов В.Л.** Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. — Л.: Наука, 1989. — 183 с.
- Касьянов В.Л.** Связь сроков размножения двустворчатых моллюсков и иглокожих с динамикой абиотических факторов среды в заливе Восток Японского моря // Биол. моря. — 1991. — № 3. — С. 102–105.
- Касьянов В.Л., Медведева Л.А., Яковлев С.Н., Яковлев Ю.М.** Размножение иглокожих и двустворчатых моллюсков. — М.: Наука, 1980. — 207 с.
- Кауфман З.С.** Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных. — Л.: Наука, 1977. — 265 с.
- Крупнова Т.Н., Павлючков В.А.** Питание серого морского ежа (*Strongylocentrotus intermedius*) в северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2000. — Т. 127. — С. 372–381.
- Крючкова Г.А.** Морфология личиночного скелета морских ежей залива Восток Японского моря // Биол. моря. — 1976. — № 4. — С. 45–54.
- Кузнецов В.В.** Питание и рост растительноядных морских беспозвоночных Восточного Мурмана // Изв. АН СССР. Сер. биол. — 1946. — № 4. — С. 109–124.

Кусакин О.Г. Некоторые закономерности распределения фауны и флоры в осушенной зоне южных Курильских островов // Исследования дальневосточных морей СССР. — 1961. — Вып. 7. — С. 312–343.

Левин В.С., Найдено В.П. Влияние искусственного корма при лабораторном содержании морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Биол. моря. — 1987. — № 6. — С. 50–56.

Левин В.С., Найдено В.П., Туркина Н.А. Интенсивность питания морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в экспериментальных условиях // Исследование иглокожих дальневосточных морей. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. — С. 56–83.

Милейковский С.А. Зависимость размножения и нереста морских шельфовых донных беспозвоночных от температуры воды // Тр. ИО АН СССР. — 1970. — Т. 88. — С. 113–148.

Милейковский С.А. Экология размножения морского бентоса. — М.: Наука, 1981. — 93 с.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. Анализ на уровне организма. — М.: Наука, 1976. — 291 с.

Мотавкин П.А., Хотимченко Ю.С., Деридович И.И. Регуляция размножения и биотехнология получения половых клеток у двустворчатых моллюсков. — М.: Наука, 1990. — 216 с.

Одинцов В.С., Рябушко В.И. Влияние содержания кислорода в воде на дыхание некоторых иглокожих // Биол. моря. — 1979. — № 3. — С. 57–61.

Рябушко В.И. Энергетический обмен иглокожих Баренцева и Японского морей // Биол. моря. — 1978. — № 2. — С. 56–63.

Рябушко В.И. Энергетический обмен иглокожих: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Минск, 1992. — 50 с.

Рябушко В.И., Крайнюк П.Г. Энергетический обмен морских ежей рода *Strongylocentrotus* Японского моря // Биология шельфа: Тез. докл. Всесоюз. конф. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975. — С. 152.

Седова Л.Г. Влияние температуры воды на скорость потребления кислорода морским ежом *Strongylocentrotus intermedius* // Биол. моря. — 2000. — № 1. — С. 53–54.

Седова Л.Г., Брегман Ю.Э., Аминина Н.Н., Подкорытова А.В. Влияние искусственных кормов на скорость питания и рост гонад у морских ежей *Strongylocentrotus intermedius* // Изв. ТИНРО. — 2000. — Т. 127. — С. 512–523.

Седова Л.Г., Викторовская Г.И. Скорость питания серого морского ежа на разных стадиях зрелости гонад // Тез. докл. междунар. конф. “Прибрежное рыболовство — XXI век”. — Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2001. — С. 106–107.

Селин Н.И., Черняев М.Ж. Популяционно-экологическая характеристика трепанга и промысловых морских ежей залива Восток Японского моря / ИБМ ДВО РАН. — Владивосток, 1992. — 41 с. — Деп. в ВИНТИ, № 2607–В92.

Суховеева М.В. Характер распределения зарослей ламинарии японской и костарии ребристой в районе от мыса Поворотного до бухты Рудной (Японское море) // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков: Тез. докл. 2 (10) съезда Русского ботанического общества. Т. 2. — СПб., 1998. — С. 118.

Холодов В.И. Трансформация органического вещества морскими ежами (*Regularia*). — Киев: Наук. думка, 1981. — 158 с.

Хотимченко Ю.С., Деридович И.И., Мотавкин П.А. Биология размножения и регуляция гаметогенеза и нереста у иглокожих. — М.: Наука, 1993. — 170 с.

Яковлев С.Н. Биология размножения морских ежей // Биол. моря. — 1993. — № 4. — С. 3–18.

Abe E., Tada M. The ecology of a sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz) on the coast of Okhotsk Sea in Hokkaido // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. St. — 1994. — № 45. — P. 45–56.

Agatsuma Y. Ecological studies on the population dynamics of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus* // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. St. — 1997. — № 51. — P. 1–66 (in Japanese with English abstract).

Agatsuma Y. Ecology of *Strongylocentrotus intermedius* // Edible sea urchins: Biology and Ecology. — 2001. — P. 333–347.

Agatsuma Y., Matsuyama K., Nakata A. Seasonal Changes in Feeding Activity of the Sea Urchin *Strongylocentrotus nudus* in Oshoro Bay, Southwestern Hokkaido // Nippon Suisan Gakkaishi. — 1996. — Vol. 62, Iss. 4. — P. 592–597.

- Agatsuma J., Momma H.** Release of cultured seeds of the sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* in the Pacific coastal waters of southern Hokkaido. Growth and reproductive cycle // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. St. — 1988. — № 31. — P. 21–25.
- Bayne B.L.** Reproduction in marine bivalves under environmental stress // Physiological ecology of estuarine organisms. — Univ. South. Carolina. Press, 1975. — P. 259–277.
- Bernard F.R.** Fishery and reproductive cycle of the sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius*, in British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. — 1997. — Vol. 34. — P. 604–610.
- Brevin P.E., Lamare M.D., Keogh J.A., Mladenov P.V.** Reproductive variability over a four-year period in the sea urchin *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinodermata) from differing habitats in New Zealand // Marine Biol. — 2000. — Iss. 137. — P. 543–557.
- Browne R.A.** Geographical variations in the reproduction of the horse mussel *Modiolus modiolus* (Mollusca: Bivalvia) // J. Mar. Biol. Ass. UK. — 1984. — Vol. 64, № 4. — P. 751–770.
- Byrne M., Andrew N.L., Worthington D.G., Brett P.A.** Reproduction in the diadematoïd sea urchin *Centrostephanus rodgersii* in contrasting habitats along the coast of New South Wales, Australia // Marine Biol. — 1998. — Iss. 132. — P. 305–318.
- Ebert T.A.** Growth rate of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* related to food availability and spine abrasion // Ecology. — 1968. — Vol. 49, № 6. — P. 1075–1091.
- Fuji A.** Ecological studies on the growth and food consumption of Japanese common littoral sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz) // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. — 1967. — Vol. 15, № 2. — P. 83–160.
- Giese A.S., Farmanfarmarian A., Hilden L., Doezenia P.** Respiration during the reproductive cycle in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* // Biol. Bull. — 1966. — Vol. 130, № 2. — P. 192–201.
- Giese A.S., Pearse J.S.** Introduction: General principles Reproduction of marine Invertebrates. — N.Y. etc, 1974. — 109 p.
- Gonor J.G.** The reproductive cycle in Oregon populations of the echinoid *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson) // I. Annual Mar. Biol. Ecol. — 1973. — Vol. 12, № 1. — P. 45–64.
- Hagen N.T.** Echinoculture: from fishery enhancement to closed cycle cultivation // Word Aquaculture, December. — 1996. — P. 6–19.
- Harding J.P.** The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions // J. Mar. Biol. Ass. UK. — 1949. — Vol. 28. — P. 141–153.
- Hoshikawa H., Takahashi K., Sugimoto T.** The effects of fish meal feeding on the gonad quality of cultivated sea urchin *Strongylocentrotus nudus* (A. Agassiz) // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. St. — 1998. — № 52. — P. 17–24.
- Jensen M.** Age determination of echinoids // Sarsia. — 1969. — Vol. 37. — P. 41–44.
- Kawamura K.** Fishery Biological Studies on a Sea Urchin, *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz) // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. St. — 1973. — Vol. 16. — P. 1–54.
- Kawamura K., Miyamoto T., Kurotaki S.** A method for marking of the young sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* // Coll. Repr. from Hokkaido Wakkanai Fisher. Exp. St. — 1979. — № 5. — P. 9–15.
- Kawamura K., Take J.** Ecological studies of the sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius*, on the coast of Funadomari, in the north region of Rebun Island // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. St. — 1965. — № 4. — P. 22–40.
- Kenner M.C.** Population dynamics of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* in a central California kelp forest: Recruitment, mortality, growth, and diet // Mar. Biol. — 1992. — Vol. 116, № 1. — P. 107–118.
- Klinger T.S., Lawrence J.M., Lawrence A.L.** Digestion, Absorption, and assimilation of prepared feeds by echinoids // Echinoderms. — San Francisco: Balchma Rotterdam, 1998. — P. 713–721.
- Kobayashi S., Taki Y.** Calcification in sea urchins. 1. A tetracycline investigation of growth of the mature test in *Strongylocentrotus intermedius* // Calcif. Tissue Res. — 1969. — Vol. 4. — P. 210–223.
- Lares M.T., McClintock J.B.** The effects of food quality and temperature on the nutrition of the carnivorous sea-urchin *Eucidaris tribuoides* (Lamarck) // J. Exper. Mar. Biol & Ecol. — 1991. — Vol. 149, № 2. — P. 279–286.
- Lawrence J.M., Lane J.M.** The utilization of nutrients by postmetamorphic echinoderms // Echinoderm nutrition. — Rotterdam: A.A.Balkema, 1982. — P. 331–371.

Lozano J., Galera J., Lopes S. Biological cycles and recruitment of *Paracentrotus lividus* in two contrasting habitats // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* — 1995. — Vol. 122. — P. 179–191.

McPherson B.F. Contribution to the biology of the sea urchin *Tripneustes ventricosus* // *Bull. Mar. Sci.* — 1965. — Vol. 15. — P. 228–244.

Meidel S.R., Scheibling R.E. Annual reproductive cycle of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, in differing habitats in Nova Scotia, Canada // *Mar. Biol.* — 1998. — Vol. 131, № 3. — P. 461–478.

Minor H.J., Scheibling R.E. Effects of food ration and feeding regime on growth and reproduction of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* // *Mar. Biol.* — 1997. — Vol. 129. — P. 139–167.

Munk J.E. Reproduction and growth of green sea urchins *Strongylocentrotus droebachiensis* (Muller) near Kodiak, Alaska // *J. Shellfish Res.* — 1992. — Vol. 11. — P. 245–254.

Nichols D., Barkes M.F. Reproductive and nutritional periodicities in the starfish, *Marthasterias glacialis* from Plymouth Sound // *J. Mar. Biol. Ass. UK.* — 1984. — Vol. 64, № 4. — P. 461–470.

Nichols D., Bishop G.M., Sime A.A. Reproductive and nutritional periodicities in populations of the European sea urchin, *Echinus esculentus* (Echinodermata; Echinoidea) from the English Channel // *J. Mar. Biol. Ass. UK.* — 1985. — Vol. 65, № 1. — P. 203–220.

Pearse J.S. Synchronization of gametogenesis in the sea urchins *Strongylocentrotus purpuratus* and *S. sranciscanus* // *Advances in Invertebrate reproduction.* — Amsterdam: Elsevier North Holland, 1981. — P. 53–68.

Pearse J.S., Pearse V.B., Davis K.K. Photoperiodic regulation of gametogenesis and growth in sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* // *J. Exp. Zool.* — 1986. — Vol. 237, № 2. — P. 107–118.

Regis M.B. Analyse des fluctuations des indices physiologiques chez deux echinoides (*Paracentrotus lividus* (LMK) et *Arbacia lixula* L.) du golfe de Marseille // *Tethys.* — 1979. — Vol. 9, № 2. — P. 167–181.

Son Y.S. Some Ecological Characteristics of Sea Urchins, *Strongylocentrotus intermedius*, *Strongylocentrotus nudus* and *Hemicentrotus pulcherrimus* in the East Coast of Korea // *Bull. Nat'l. Fish. Res. Dev. Inst. (Korea).* — 1999. — Vol. 57. — P. 56–66.

Tertschnig W.P. Daily activity pattern and foraging dynamics of the sea urchin *Tripneustes ventricosus* in a tropical seagrass community and environment (Virgin Islands) // *Mar. Ecol.* — 1989. — Vol. 10, № 1. — P. 3–21.

Thompson R.J. Partitioning of energy between growth and reproduction in three populations of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* // *Adv. Invertebr. Reprod.* — 1984. — Vol. 3. — P. 425–432.

Thorson G. Reproductive and larval ecology of marine bottom Invertebrates // *Biol. Rev.* — 1950. — Vol. 25. — P. 185.

Victorovskaya G. Dependence of urchin *Strongylocentrotus intermedius* reproduction on Water Temperature // *PICES Sci. Rep.* — 1996. — № 6. — P. 396–399.

Walford L.A. A new graphic method of describing the growth of animals // *Biol. Bull.* — 1946. — Vol. 90, № 2. — P. 141–147.

Walker C.W., Unuma T., McGinn N.A. et al. Reproduction of sea urchins *Tripneustes ventricosus* // *Edible sea urchins: Biology and Ecology.* — 2001. — P. 150–161.

Поступила в редакцию 27.07.04 г.