

УДК 593.952:591.46

П.М.ЖАДАН, М.А.ВАЩЕНКО, Т.Н.АЛЬМЯШОВА

Блокирование нереста морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в северо-западной части Японского моря

*В ходе исследований (2007–2009 гг.) репродуктивного цикла морского ежа *Strongylocentrotus intermedius*, обитающего в северо-западной части Японского моря вдоль побережья Приморского края, обнаружено явление блокирования нереста. Сделан вывод о том, что увеличение концентрации фитопланктона является первичным и необходимым условием для запуска нереста морского ежа *S. intermedius*.*

Ключевые слова: воспроизводство, морские беспозвоночные, факторы среды, фитопланктон, хлорофилл а, температура, стимуляция нереста.

Blocking of spawning of the sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* in the northwestern part of the Sea of Japan. P.M.ZHADAN (V.I.Ilichev Pacific Oceanological Institute, FEB RAS, Vladivostok), M.A.VASCHENKO (A.V.Zhirumsky Institute of Marine Biology, FEB RAS, Vladivostok), T.N.ALMYASHOVA (V.I.Ilichev Pacific Oceanological Institute, FEB RAS, Vladivostok).

*A phenomenon of spawning blockage was revealed in the course of study (2007–2009) of reproductive cycle of the sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* inhabiting the northwestern part of the Sea of Japan along the coast of Primorsky Region. A conclusion is made that increase of phytoplankton concentration is an indispensable condition to initiate spawning of the sea urchin *S. intermedius*.*

Key words: reproduction, marine invertebrates, environmental factors, phytoplankton, chlorophyll a, temperature, induction of spawning.

Известно, что периоды «цветения» фитопланктона и появления в нем большого количества планктотрофных личинок донных беспозвоночных совпадают [4, 13, 17]. Это рассматривается как свидетельство синхронизации репродуктивных циклов и, в частности, сроков нереста беспозвоночных с природными процессами. Такая синхронизация чрезвычайно важна для воспроизводства. С одной стороны, она способствует эффективному оплодотворению, а с другой, появление личинок во время «цветения» фитопланктона обеспечивает им необходимое для роста и развития питание.

Механизмы этой синхронизации мало изучены. Наиболее разработана гипотеза о том, что внешним фактором, «запускающим» нерест, является повышение концентрации фитопланктона. Идея основывается на результатах лабораторных экспериментов и полевых наблюдений, показавших, что нерест морских ежей и мидий не происходит при концентрации Chl *a* ниже 1 мг/м³ [13, 15–17]. Однако остается неясным, является ли повышение концентрации фитопланктона абсолютно необходимым стимулом для нереста. Существенным аргументом в пользу гипотезы о первичной роли фитопланктона в стимуляции

ЖАДАН Петр Михайлович – доктор биологических наук, заведующий лабораторией (Тихоокеанский океанологический институт им. В.И.Ильичева ДВО РАН, Владивосток), ВАЩЕНКО Марина Александровна – кандидат биологических наук, заведующая лабораторией (Институт биологии моря им. А.В.Жирмунского ДВО РАН, Владивосток), Альмяшова Татьяна Николаевна – научный сотрудник (Тихоокеанский океанологический институт им. В.И.Ильичева ДВО РАН, Владивосток). E-mail: pzhdan@poi.dvo.ru

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 09-04-98562-р_восток_a и ДВО РАН (№ 09-III-A-06-194 и № 09-I II 16-04).

нереста донных беспозвоночных стало бы свидетельство того, что нерест может быть заблокирован в условиях его низкой концентрации.

Настоящая работа посвящена исследованию репродуктивного цикла морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в северо-западной части Японского моря вдоль побережья Приморского края. Слабая заселенность побережья предполагает, что уровень трофности вод в этом районе определяется главным образом природными процессами. Концентрация *Chl a* здесь может длительное время сохраняться на уровне ниже 1 мг/м^3 [3]. Кроме того, проведенный нами предварительный анализ данных спутникового мониторинга выявил высокую степень изменчивости концентрации *Chl a* в прибрежных водах этого района, что делает его весьма удобным для исследования роли фитопланктона в стимуляции нереста морских беспозвоночных.

Материалы и методы

Исследования проведены в 2007–2010 гг. в северо-западной части Японского моря на станциях, расположенных в зал. Восток ($42^\circ 53' 41''$ с.ш., $132^\circ 43' 59''$ в.д.), зал. Находка (бухте Врангеля, $42^\circ 45' 30''$ с.ш., $133^\circ 3' 22''$ в.д.), бухте Шепалова (несколько восточнее мыса Поворотный, $42^\circ 41' 18''$ с.ш., $133^\circ 4' 49''$ в.д.), бухте Киевка ($42^\circ 50' 41''$ с.ш., $133^\circ 41' 28''$ в.д.), бухте Соколовская ($42^\circ 52' 54''$ с.ш., $133^\circ 53' 41''$ в.д.), бухте Кит ($43^\circ 4' 21''$ с.ш., $134^\circ 11' 51''$ в.д.) и бухте Рудная ($44^\circ 20' 39''$ с.ш., $145^\circ 49' 58''$ в.д.) (рис. 1).

Морских ежей с диаметром панциря более 50 мм собирали с использованием легководолазного снаряжения на глубине 2–6 м на каменистых и каменисто-галечных субстратах. Места отбора на всех станциях не были защищены от волнового воздействия. Объем выборки составлял 55–102 экз. Всего исследовано 2229 животных, из них 985 самок и 1244 самца (различия достоверны при $P < 0,05$).

В бухте Киевка морских ежей отбирали с апреля по октябрь 2007 г. и с апреля 2008 по апрель 2010 г. ежемесячно. В зал. Восток и бухте Рудная отбор животных осуществляли с мая по ноябрь 2009 г. Однократный отбор морских ежей провели в ноябре

2008 г. в зал. Восток, в ноябре 2009 г. – в бухтах Врангеля, Шепалова, Соколовская и Кит. У всех животных определяли пол – визуально или анализируя мазки гонад под световым микроскопом. Кусочки гонад 30 животных из каждой выборки фиксировали в смеси Буэна для гистологических исследований. Гистологические препараты готовили по общепринятой методике, окрашивали гематоксилин-эозином и просматривали под световым микроскопом. По классификации С.М.Гнездиловой [2], с небольшой модификацией определяли следующие стадии репродуктивного цикла: посленерестовая (стадия «пустой» гонады с остаточными невыметанными клетками), половой

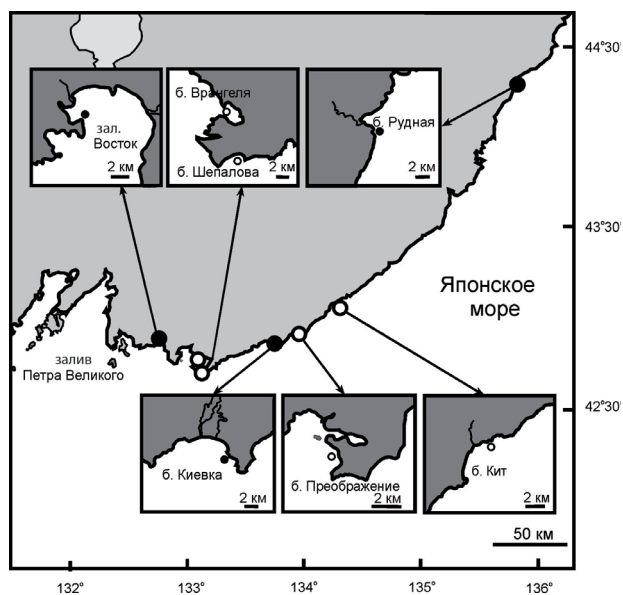


Рис. 1. Схема района исследований. Темными кружками обозначены станции, где проводились сезонные исследования состояния гонад морских ежей, светлыми – места разового отбора

инертности (стадия восстановления гонады), начало развития (стадия увеличения числа половых клеток в гонаде), активный гаметогенез (стадия роста и дифференцировки гамет) и преднерестовая (стадия зрелой гонады).

Температуру водной поверхности и концентрацию Chl *a* определяли по данным со спутника Aqua с сенсором MODIS, представленным Центром коллективного пользования регионального спутникового мониторинга ДВО РАН и обработанным с использованием пакета программ SeaDAS. Статистическую обработку данных проводили с помощью программы Glance 1.70. Площадь, по которой велась обработка спутниковых данных, составляла 8–40 пикселей, ближайших к месту отбора животных. При определении концентрации Chl *a* использовали алгоритм ОСЗ, при этом пиксели, отличающиеся от соседних в 5 раз и более, отбрасывались.

Результаты

В бухте Киевка в 2007 г. созревание самцов морского ежа проходило примерно с месячным опережением относительно самок. Максимальная доля особей со зрелыми гонадами зарегистрирована в августе (рис. 2а). В сентябре отнерестилось около 30% самок. 10 октября посленерестовое состояние гонад зарегистрировано у всех самок, тогда как около 20% самцов имели зрелые гонады.

В 2008 г. динамика созревания половых клеток у морских ежей обоего пола была сходной с таковой в 2007 г. вплоть до августа, и в начале третьей декады августа гонады большинства самцов и самок находились на преднерестовой стадии репродуктивного цикла (рис. 2б, в). Однако в конце сентября доля отнерестившихся самок в выборке составила лишь 9,3%, а в октябре – 2,3% (рис. 2б). Кроме того, в конце сентября у 13% самок начался процесс разрушения яйцеклеток. В гонадах таких самок наряду с морфологически нормальными присутствовали фрагментированные яйцеклетки, состоящие из мелких сферических образований, объединенных общей оболочкой. В октябре доля самок с рзорбирующимися яйцеклетками составила 45%, а в ноябре – 94% (рис. 2б). С течением времени фрагментированные яйцеклетки распались на отдельные мелкие сферы. В декабре 2008 г.–феврале 2009 г. в гонадах начали формироваться ооциты новой генерации. При этом в гонадах еще оставалось достаточно много фрагментов яйцеклеток, которые обнаруживались вплоть до июля 2009 г., т.е. до вступления гонады в фазу активного гаметогенеза. Таким образом, процессы пролиферации и дифференциации половых клеток новой генерации протекали на фоне очищения гонады от половых клеток предыдущей генерации.

В августе 2009 г. 84% самок были на преднерестовой стадии репродуктивного цикла (рис. 2б). Однако в этом году нерест вновь был зарегистрирован не у всех особей. В сентябре и октябре типичное для посленерестовой стадии состояние гонады было обнаружено у 53,8 и 37,5% самок, соответственно; в октябре гонады 54,2% самок содержали разрушающиеся яйцеклетки.

Отсутствие нереста в сезоны 2008 и 2009 гг. наблюдалось также и у большинства самцов. Созревание самцов, как и в 2007 г., проходило примерно на месяц раньше, чем у самок (рис. 2в). С июля 2008 г. по март 2009 г. гонады, по результатам прижизненного исследования, оставались зрелыми и текущими почти у 100% самцов (рис. 2в). Вместе с тем, по данным гистологических исследований, у самцов имел место частичный нерест. С сентября по декабрь 2008 г. доля самцов с гонадами, содержащими опустошенные ацинусы, составляла от 25 до 31% (рис. 2в). В 2009 г. формирование в ацинусах семенников новых зон роста, содержащих сперматогонии и сперматоциты, началось в марте–апреле на фоне массового фагоцитоза сперматозоидов предыдущего поколения. Процесс элиминации сперматозоидов, не выметанных из-за блокирования нереста, продолжался более 7 мес. В июле–августе 2009 г. доля самцов со зрелыми гонадами достигла максимума

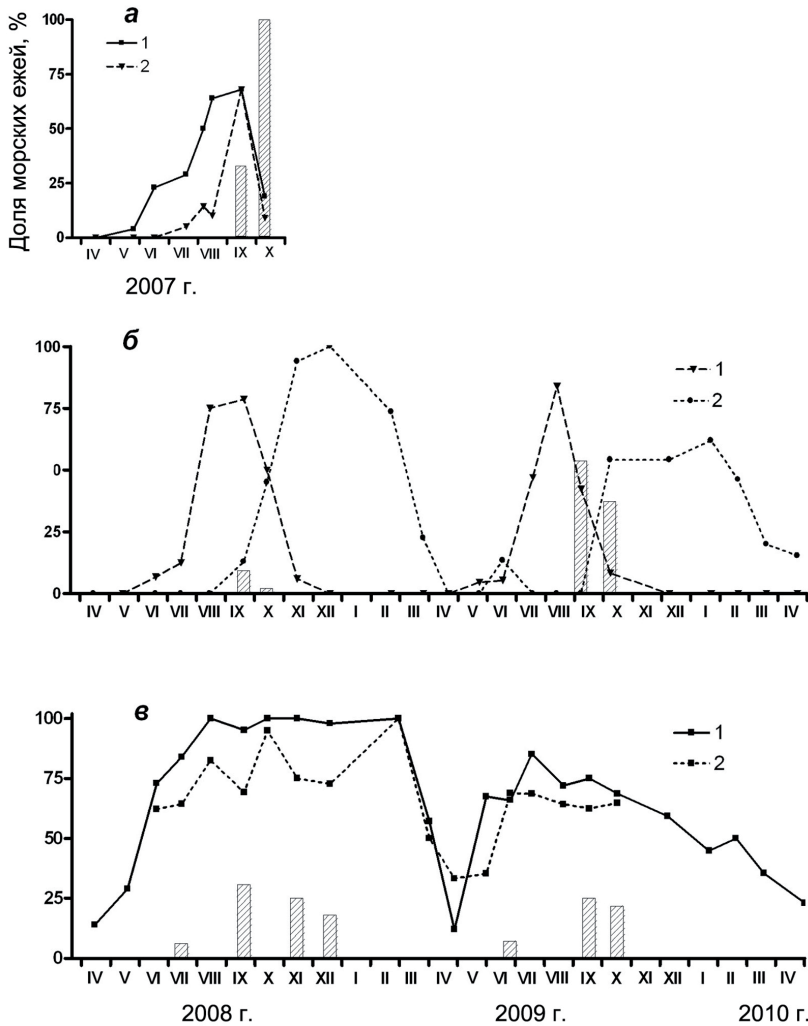


Рис. 2. Сезонная динамика состояния гонад морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в бухте Киевка (Японское море) в 2007–2010 гг. а – доля (%) зрелых самцов (1) и самок (2) в выборках 2007 г.; б – доля зрелых самок (1) и неотнерестившихся самок с резорбирующимися яйцеклетками (2) в 2008–2010 гг.; в – доля зрелых самцов по данным прижизненного исследования гонад (1) и гистологического анализа (2) в 2008–2010 гг. Столбиками показана доля (%) отнерестившихся самок (а, б) и самцов (в)

(85 и 72%, соответственно). Однако в сентябре и октябре, по результатам прижизненного анализа гонад, около 70% самцов оставалось зрелыми. Гистологическое исследование выявило лишь 25% самцов с посленерестовыми гонадами. У неотнерестившихся самцов, как и в 2008 г., невыметанные сперматозоиды фагоцитировались вспомогательными клетками.

Как показали наши исследования, признаки блокирования нереста у морских ежей могут быть вполне надежно обнаружены в октябре, ноябре и декабре, когда женская гонада заполнена разрушающимися невыметанными яйцеклетками. Это дало нам возможность сразу после обнаружения в 2008 г. блокирования нереста у морских ежей в бухте Киевка приступить к исследованию причин этого явления. В ноябре 2008 г. мы провели разовый отбор морских ежей в зал. Восток. Оказалось, что нерест у морских ежей из этого района прошел значительно успешней, чем в бухте Киевка: признаки блокирования нереста присутствовали лишь у 7% самок.

Для того чтобы выяснить, насколько широко распространено явление блокирования нереста морских ежей в северо-западной части Японского моря, мы в 2009 г. продолжили исследования в бухте Киевка и дополнительно с мая по ноябрь провели исследования в зал. Восток и бухте Рудная. Кроме того, в ноябре провели однократный сбор морских ежей в бухтах Врангеля, Шепалова, Соколовская и Кит.

В 2009 г. в зал. Восток, бухтах Киевка и Рудная морские ежи созревали синхронно и в те же сроки, что и в 2007 и 2008 гг. в бухте Киевка. В третьей декаде августа 2009 г. 94–100% морских ежей в зал. Восток, бухтах Киевка и Рудная находились на стадиях репродуктивного цикла «активный гаметогенез» и «преднерест». В октябре доля отнерестившихся самок в зал. Восток и в бухте Рудная составила 100 и 70%, соответственно. В бухтах Соколовская, Врангеля, Шепалова и Кит нерест произошел у 100; 92,3; 54,5 и 31,8% самок, соответственно.

Исходя из того что максимальной зрелости гонады *S. intermedius* в исследуемом районе достигают во второй–третьей декадах августа, а резорбция невыметанных яйцеклеток начинается в третьей декаде сентября, можно полагать, что оптимальный период для нереста морских ежей заключен в интервале с середины августа до середины сентября. Следовательно, причину блокирования нереста следует искать в особенностях гидрологического режима в этот промежуток времени.

Сравнение температурного режима в бухте Киевка в 2007 и 2008 гг. (0 и 95% блокирования нереста, соответственно) показало, что в оптимальные для нереста сроки температура менялась сходным образом (рис. 3а). Вместе с тем в отличие от 2007 г. в третьей декаде сентября 2008 г. произошло быстрое снижение температуры на 10°C (рис. 3а). Однако это случилось после того, как резорбция яйцеклеток у морских ежей уже началась. Температура в бухте Киевка и зал. Восток (95 и 7% блокирования нереста, соответственно) в 2008 г. изменялась синхронно, и резкое снижение температуры в третьей декаде сентября зарегистрировано в обоих районах (рис. 3б).

2009 год был заметно холодней, чем два предыдущих: максимальная температура августа в зал. Восток и бухте Киевка была на 2–3°C, а средняя температура поверхностных вод в период с начала августа по конец сентября – на 3–4°C ниже, чем в 2007 и 2008 гг. (ср. рис. 3 и 4а, г). Временной ход поверхностной температуры в 2009 г. был сходен на всех семи станциях (рис. 4а–ж). Резкое снижение температуры с 19–20 до 13–14°C, имевшее место во второй декаде августа, сменилось кратковременным потеплением, влед за которым температура вновь снизилась и колебалась в пределах 13–14°C. При этом не было очевидной связи между средней температурой за период с середины августа до третьей декады сентября 2009 г. и степенью блокирования нереста у морских ежей на разных станциях. Так, на станциях с минимальной (14,0°C, бухта Киевка) и максимальной (16,2°C,

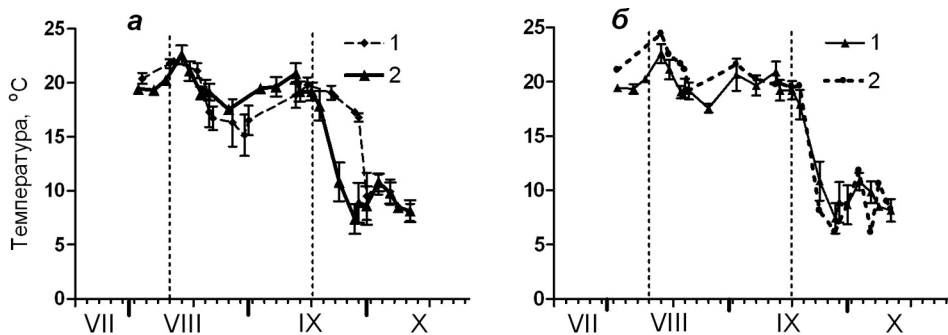


Рис. 3. Изменение температуры поверхностных вод по данным спутникового мониторинга в период с июля по октябрь в бухте Киевка и зал. Восток (Японское море). Здесь и на последующих рисунках вертикальными линиями отмечен оптимальный для нереста *Strongylocentrotus intermedius* период. а – изменение температуры в бухте Киевка в 2007 г. (1) и 2008 г. (2); б – изменение температуры в бухте Киевка (1) и зал. Восток (2) в 2008 г.

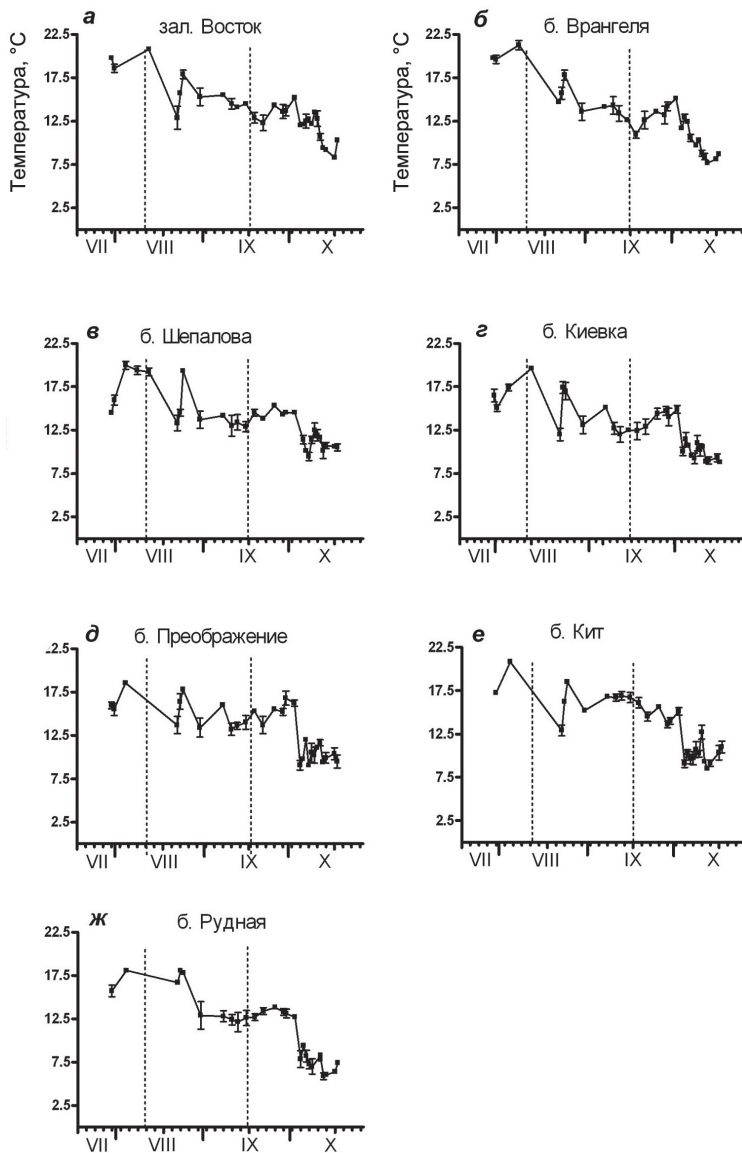


Рис. 4. Изменение температуры поверхностных вод в период с июля по октябрь в северо-западной части Японского моря в 2009 г.

бухта Кит) средней температурой был отмечен высокий уровень блокирования нереста (у 50 и 70% самок, соответственно). В то же время в зал. Восток и бухте Соколовская с промежуточными средними температурами (15,0 и 14,8°C, соответственно) блокирование нереста отсутствовало.

В 2007–2009 гг. концентрация Chl *a* в районе исследований характеризовалась временной и пространственной изменчивостью. Наблюдались эпизодические пики с амплитудой, многократно превышающей средний уровень (рис. 5, 6). Сравнительно высокая концентрация Chl *a* зарегистрирована в зал. Восток и бухте Врангеля. В августе и сентябре она не опускалась здесь ниже 1 мг/м³, достигая пиковых значений – 15,7 и 7,2 мг/м³, соответственно, а на остальных станциях варьировала от 0,2 до 6,6 мг/м³.

В 2008 г., когда был отмечен первый случай массового блокирования нереста морских ежей в бухте Киевка, средняя концентрация Chl *a* составила здесь 0,6 мг/м³, при этом

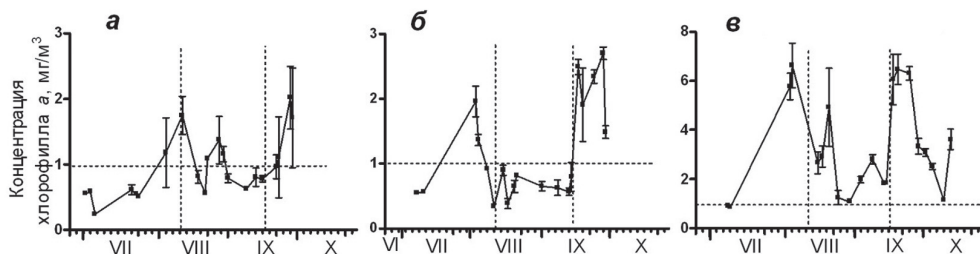


Рис. 5. Концентрация хлорофилла *a* по данным спутникового мониторинга в период с июля по октябрь в бухте Киевка в 2007 г. (а) и в 2008 г. (б) и в зал. Восток в 2008 г. (в). Горизонтальной линией здесь и на рис. 6 показан уровень, соответствующий концентрации хлорофилла *a* 1 мг/м³

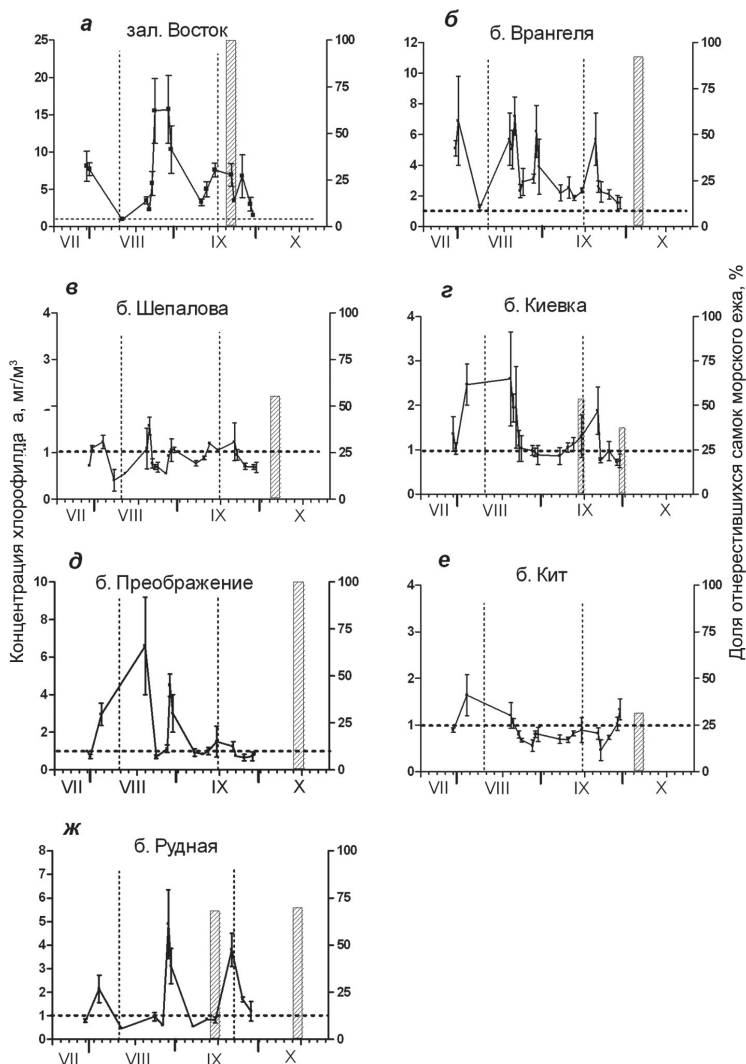


Рис. 6. Концентрация хлорофилла *a* по данным спутникового мониторинга в период с июля по октябрь в северо-западной части Японского моря в 2009 г. Столбиками показана доля отнерестившихся самок морского ежа

с начала августа по конец сентября отсутствовали пиковые значения, превышающие 1 мг/м³ (рис. 5б). В то же время в зал. Восток средняя и пиковая концентрации Chl *a* существенно превышали уровень в 1 мг/м³ (рис. 5в); блокирование нереста в этом районе было

зарегистрировано всего у 7% самок. В 2007 г., в котором блокирования нереста морских ежей в бухте Киевка не было, средняя концентрация Chl *a* в оптимальный для нереста период составляла 1,1 мг/м³ с двумя пиками – амплитудой 1,8 и 1,4 мг/м³ (рис. 5а).

В 2009 г. максимальный уровень блокирования нереста морских ежей был отмечен в бухтах Киевка (54,1%) и Кит (69,3%). Здесь повышенная концентрация Chl *a* отмечалась лишь в начале оптимального для нереста периода, затем она снизилась до уровня менее 1 мг/м³ и оставалась таковой практически до окончания этого периода (рис. 6г, е). Следует отметить, что минимальные пиковые значения концентрации Chl *a* и сравнительно высокая температура августа и сентября в бухте Кит, вероятно, связаны с формированием вблизи этой станции отчетливо видной на космических снимках локальной вихревой структуры, которая обеспечила приток сюда теплых, бедных фитопланктоном вод открытого моря. Наименьший уровень блокирования нереста был отмечен в зал. Восток и бухте Соколовская (0%), бухте Врангеля (7,7%). На этих станциях на протяжении всего или большей части оптимального для нереста морских ежей периода концентрация Chl *a* превышала 1 мг/м³ и достигала пиковых значений 6,6–15,5 мг/м³ (рис. 6а, б, д). Промежуточные уровни блокирования нереста морских ежей были зарегистрированы в бухтах Шепалова и Рудная – 45,5 и 23,3%, соответственно. На каждой из этих станций был зафиксирован одиночный пик повышенной концентрации фитопланктона с амплитудой 1,6 и 2,8 мг/м³, соответственно (рис. 6в, ж). При этом продолжительность повышенной концентрации Chl *a* (более 1 мг/м³) в бухте Шепалова не превышала 2 сут (рис. 6в), а в бухте Рудная составила около 10 сут (рис. 6ж).

Обсуждение

Наши исследования сезонной динамики состояния гонад морского ежа *S. intermedius* в северо-западной части Японского моря (зал. Восток, бухты Киевка и Рудная) показали, что в 2007–2009 гг. большинство морских ежей достигали преднерестовой стадии репродуктивного цикла во второй–третьей декадах августа. Это подтверждает данные, полученные ранее другими исследователями [1, 4, 8].

В течение двух из трех сезонов мы регистрировали блокирование нереста, в той или иной степени выраженное в различных поселениях морских ежей и в разные годы исследований. Данный факт можно рассматривать как свидетельство того, что нерест у морских ежей не осуществляется автоматически после созревания гонад, а требует особых условий среды. Насколько нам известно, это первые данные, свидетельствующие о том, что годовой репродуктивный цикл у морских ежей может быть прерван на стадии нереста. Вместе с тем у пресноводных рыб блокирование репродуктивного цикла на стадии нереста известно сравнительно давно [6]. Оно наблюдается в случае, если гидротехнические сооружения препятствуют доступу рыб к нерестилищам, а также когда температура воды на нерестилищах ниже, чем та, при которой возможно прикрепление икры фитофильных видов рыб к растениям.

Во время нереста у морских ежей гаметы выметываются в воду, что сопровождается значительным уменьшением гонадного индекса [7, 20]. После нереста в ацинусах гонад может оставаться некоторое количество невыметанных гамет, которые разрушаются и фагоцитируются соматическими вспомогательными клетками гонады в течение 2–3 мес [14, 20]. Как показали наши исследования, в случае блокирования нереста утилизация гамет продолжалась более 7 мес, что, по-видимому, обусловлено большим объемом подлежащих фагоцитозу гамет.

Считается, что после нереста у морских ежей включается механизм, обеспечивающий удаление невыметанных гамет [7, 20]. Полученные нами данные свидетельствуют о том, что у неотнерестившихся морских ежей также запускается механизм утилизации гамет, который ограничивает промежуток времени, когда нерест может быть осуществлен.

Исходя из полученных данных о сроках созревания гонад, нереста и начала резорбции невыметанных яйцеклеток можно считать, что для *S. intermedius* в районе исследования этот оптимальный для нереста период заключен между 10–15 августа (когда созревают половые клетки у большинства особей в поселении) и 15 сентября (когда начинается резорбция гамет).

Предполагается, что помимо фитопланктона ряд других факторов (в отдельности или в комбинации) могут стимулировать нерест у донных беспозвоночных: соленость [18], температура [5, 12], фазы лунного цикла [11], фотопериод [18], сильное волнение моря и турбулентность в придонном слое [4, 8, 13].

Из этих факторов можно исключить приливно-отливные течения, лунный цикл и фотопериод, поскольку они в одинаковой степени присутствовали в районе наших исследований. Можно исключить также и обеспеченность пищей, поскольку блокирование нереста наблюдалось в разные годы у животных из одних и тех же биотопов, обеспечивающих созревание гамет. Поскольку все станции располагались вне зоны влияния речного стока, изменение солености также не могло быть причиной блокирования нереста.

Мы не приводим в нашей работе данных о ветровой обстановке в районе исследований – с ней можно детально ознакомиться на сайте (<http://www.ssmi.com>). Заметим, однако, что ветровая обстановка в районе исследований была сходной в 2007–2009 гг. Более того, в открытых бухтах, где блокирование нереста было максимальным, волнение создавало значительно большие трудности для аквалангиста при отборе животных, чем в полузакрытых, в которых такое блокирование отсутствовало или было минимальным. Все это делает маловероятным предположение о том, что механическое состояние придонного слоя могло быть причиной блокирования нереста.

Наконец, температура также не могла быть причиной этого, поскольку температурный режим был практически сходен на всех станциях, но при этом доля отнерестившихся морских ежей на этих же станциях существенно различалась.

Еще в середине прошлого века было отмечено, что многие бентосные организмы нерестятся синхронно с цветением фитопланктона [19]. При этом подчеркивалось, что должен быть механизм, обеспечивающий такую синхронизацию и, соответственно, питание для личинок [10]. Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о том, что нерест у морских ежей наступает при некой пороговой концентрации *Chl a*, которая, по-видимому, находится в пределах 1–2 мг/м³ [11, 17]. Здесь следует отметить, что в наших исследованиях, как и в цитированных работах, измерения концентрации проводились на некотором удалении от мест сбора морских ежей. Поэтому можно полагать, что реальные концентрации, стимулирующие нерест, могут несколько различаться.

В наших исследованиях максимальный уровень блокирования нереста регистрировался, когда концентрация *Chl a* была ниже 1 мг/м³ в течение всего оптимального для нереста периода. Если время появления и продолжительность пиковой концентрации *Chl a*, превышающей 1 мг/м³, варьировали, то, соответственно, варьировала и доля морских ежей, не закончивших репродуктивный цикл нерестом. Такие вариации легко объяснимы, если учесть, что созревание морских ежей в популяции происходит не синхронно (см. обзоры [4, 9]). Естественно, что ответить на кратковременное повышение концентрации фитопланктона могут только морские ежи со зрелыми к этому моменту гонадами.

Отметим, что даже краткое, на 2–3 сут, повышение концентрации фитопланктона может иметь важное биологическое значение для воспроизводства морских ежей, поскольку этого времени достаточно, чтобы эмбрион достиг стадии плавающей бластулы (10–15 ч в зависимости от температуры воды) и продолжил развитие в воде, обогащенной фитопланктоном.

Заключение

Таким образом, на основании результатов нашего исследования можно заключить, что повышение концентрации фитопланктона является первичным и необходимым условием для запуска нереста в поселениях морского ежа *S. intermedius*. Иные факторы среды, такие как температура, фаза лунного цикла, турбулентность в придонном слое воды и другие, могут служить в качестве вторичных стимулов, усиливающих синхронизацию созревания гонад морских ежей и обеспечивающих массовость их нереста. Несмотря на то что блокирование нереста существенно изменяет сезонную динамику состояния гонад морского ежа из-за длительного, более 7 мес, периода утилизации невыметанных гамет, репродуктивный ритм (сроки созревания гонад и нереста) не меняется. Можно полагать, что вариации в концентрации фитопланктона, обусловленные гидрологическими особенностями региона, могут вызывать периодические или эпизодические снижения уровня воспроизводства не только морских ежей, но и других донных беспозвоночных.

ЛИТЕРАТУРА

1. Викторовская Г.И., Матвеев В.И. Связь сроков размножения морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* с температурой воды у побережья северного Приморья // *Океанология*. 2000. Т. 40, № 1. С. 79-84.
2. Гнездилова С.М. Морфологическая и цитохимическая характеристика оогенеза и половых циклов у морских ежей *Strongylocentrotus nudus* и *S. intermedius*: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВНЦ АН СССР, 1971. 24 с.
3. Звалинский В.И., Лобанов В.Б., Захарков С.П., Тищенко П.Я. Хлорофилл, замедленная флуоресценция и первичная продукция в северо-западной части Японского моря осенью 2000 г. // *Океанология*. 2006. Т. 46, № 1. С. 27-37.
4. Касьянов В.Л. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. Л.: Наука, 1989. 184 с.
5. 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. 100-103.
6. Кошелев Б.В. Экология размножения рыб. М.: Наука, 1984. 307 с.
7. Хотимченко Ю.С., Деридович И.И., Мотавкин П.А. Биология размножения и регуляция гаметогенеза и нереста у иглокожих. М.: Наука, 1993. 168 с.
8. Яковлев С.Н. Сезоны размножения морских ежей *Strongylocentrotus nudus* и *S. intermedius* в заливе Восток Японского моря // *Биологические исследования залива Восток*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 136-142.
9. Agatsuma Y. Ecology of *Strongylocentrotus intermedius* // *Edible sea urchins: biology and ecology*. Elsevier: Elsevier Science, 2007. P. 427-441.
10. Barnes H. Processes of restoration and synchronization in marine ecology. The spring diatom increase and the "spawning" of the common barnacle, *Balanus balanoides* (L.) // *Ann. Biol.* 1957. Vol. 33. P. 61-85.
11. Gaudette J., Wahle R.A., Himmelman J.H. Spawning events in small and large populations of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* as recorded using fertilization assays // *Limnol. Oceanogr.* 2006. Vol. 51, N 3. P. 1485-1496.
12. Guillou M., Lumingas L.J.L. The reproductive cycle of the 'blunt' sea urchin // *Aquaculture Int.* 1998. Vol. 6. P. 147-160.
13. Himmelman J.H. Phytoplankton as a stimulus for spawning in three marine invertebrates // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1975. Vol. 20, N 2. P. 199-214.
14. Reunov A.A., Yurchenko A.V., Kalachev A.V., Au D.W.T. An ultrastructural study of phagocytosis and shrinkage in nutritive phagocytes of the sea urchin *Anthodiscaris crassispina* // *Cell Tissue Res.* 2004. Vol. 318. P. 419-428.
15. Smith J.R., Strehlow D.R. Algal-induced spawning in the marine mussel *Mytilus californianus* // *Invertebr. Reprod. Dev.* 1983. Vol. 6. P. 129-133.
16. Starr M., Himmelman J.H., Therriault J.C. Direct coupling of marine invertebrate spawning with phytoplankton blooms // *Science*. 1990. Vol. 247. P. 1070-1074.
17. Starr M., Himmelman J.H., Therriault J.C. Environmental control of green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, spawning in St. Lawrence Estuary // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 1993. Vol. 50. P. 894-901.
18. Stephens D., Shetty H.P.C. Induction of spawning in four species of bivalves of the Indian coastal waters // *Aquaculture*. 1981. Vol. 25. P. 153-159.
19. Thorson G. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates // *Biol. Rev.* 1950. Vol. 25. P. 1-45.
20. Walker C.W., Unuma T., Lesser M.P. Gametogenesis and reproduction of sea urchins // *Edible Sea Urchins: Biology and Ecology*. Elsevier: Elsevier Science, 2007. P. 11-33.