

УДК 593.952:591.46

П.М.ЖАДАН, М.А.ВАЩЕНКО, Т.Н.АЛЬМЯШОВА

Исследование природы десинхронизации репродуктивного цикла морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в северо-западной части Японского моря

*Исследованы особенности репродуктивного цикла морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в прибрежных водах зал. Петра Великого и северо-восточного побережья Приморского края (Японское море). Показано, что в акваториях Амурского и Уссурийского заливов (зал. Петра Великого) преобладают морские ежи с весенне-летним нерестом, в северо-восточной части побережья Приморского края – с летне-осенним. Предполагается, что причиной смещения сроков нереста *S. intermedius* является антропогенное загрязнение.*

Ключевые слова: воспроизводство, морские беспозвоночные, факторы среды, антропогенное загрязнение, сроки нереста.

The study of the nature of desynchronization of the reproductive cycle 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.Zhirmunsky Institute of Marine Biology, FEB RAS, Vladivostok; Far East Federal State University, Vladivostok), T.N.ALMYASHOVA (V.I.Ilichev Pacific Oceanological Institute, FEB RAS, Vladivostok).

*Peculiarities of the reproductive cycle of the sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* located in coastal waters of Peter the Great Bay and northeastern near-shore zone of Primorsky Territory (the Sea of Japan) have been studied. It has been shown that in Amur and Ussuri Bays (Peter the Great Bay) the sea urchins spawn in the spring/summer and in the north-east part of coastal Primorsky Territory they spawn in the summer/autumn periods. It has been suggested that anthropogenic pollution may be a plausible cause for the observed shift in the spawning season of *S. intermedius*.*

Key words: reproduction, marine invertebrates, environmental factors, anthropogenic pollution, spawning period.

Для большей части видов морских беспозвоночных животных (в том числе морских ежей), обитающих в умеренной климатической зоне и имеющих в жизненном цикле стадию пелагической личинки, характерен годовой репродуктивный цикл с нерестом, приуроченным к сезону с оптимальными для развития потомства условиями (температура и соленость воды, наличие пищи) [16]. Последовательность стадий репродуктивного цикла и синхронность их протекания у разных особей зависят от экологических факторов, важнейшие из которых – температура и фотопериод (в сочетании или по отдельности) [18, 21]. Некоторые исследователи подразделяют виды морских ежей на длинно- и короткодневные в соответствии с тем, при увеличении или уменьшении продолжительности дня

*ЖАДАН Петр Михайлович – доктор биологических наук, заведующий лабораторией, Альмяшова Татьяна Николаевна – научный сотрудник (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), старший научный сотрудник (Дальневосточный федеральный университет, Владивосток). *E-mail: pzhadan@poi.dvo.ru

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 09-04-98562-р_восток_а, 11-04-98523-р_восток_а, ДВО РАН (№ 09-III-A-06-194, 09-I II 16-04) и Правительства РФ для государственной поддержки научных исследований, проводимых под руководством ведущих ученых в российских образовательных учреждениях высшего профессионального образования, договор № 11.G34.31.0010.

в природных популяциях происходят активные процессы формирования половых клеток в гонадах [14]. Вместе с тем установлено, что у массовых видов морских ежей *Paracentrotus lividus*, *Pseudechinus magellanicus*, *Strongylocentrotus droebachiensis*, *S. intermedius* нерест не синхронизирован в пределах популяции или поселения: у одних особей половые клетки формируются при увеличении фотопериода и повышении температуры воды, у других – в противоположных условиях [12, 13, 17, 19].

Природа такой десинхронизации неизвестна. Можно полагать, что на репродуктивный цикл морских ежей помимо температуры и фотопериода способны существенным образом влиять также иные естественные или антропогенные факторы. Для проверки данного предположения мы исследовали особенности репродуктивного цикла морских ежей *Strongylocentrotus intermedius* в прибрежных водах зал. Петра Великого и северо-востока Приморского края (Японское море) в разных гидрологических условиях при различной антропогенной нагрузке.

Материалы и методы

Исследования проводили в 2003, 2005–2010 гг. на 21 станции (см. таблицу): круглогодично в бухтах Алексеева, Киевка (2-й остров), Горностай, Спортивной гавани, с мая по ноябрь – в бухтах Рудная, Киевка (1-й остров), Патрокл, зал. Восток, на о-ве Русский, мысе Токаревского, островах Верховского, в прол. Старка и на о-ве Рейнеке; с мая по июль – в зал. Стрелок, бухтах Подъяпольского, Андреева, Маньчжур, Нарва, Абрек, на мысе Перевозный; с июня по сентябрь – в бухте Новицкого; с мая по октябрь и с мая по июнь – в бухте Витязь.

Морских ежей с диаметром панциря более 50 мм собирали легководолазным способом на глубине 2–6 м на каменистых и каменисто-галечных субстратах. Объем выборки 50–100 экз., за исключением станции в Спортивной гавани, где из-за малочисленности поселения выборка редко превышала 30 особей.

У всех животных устанавливали пол и степень зрелости гонады (визуально или путем анализа мазков гонад под световым микроскопом). У 30 экземпляров из каждой выборки определяли гонадный индекс (ГИ) – отношение массы гонады к общей массе тела животного (в процентах). Фрагменты гонад животных этой части выборки фиксировали в смеси Буэна для гистологических исследований. Гистологические препараты приготавливали по общепринятой методике, окрашивали гематоксилин-эозином и просматривали под световым микроскопом. О наличии раннего (весенне-летнего) или позднего (летне-осеннего) нереста судили по снижению ГИ и количеству животных на преднерестовой и посленерестовой стадиях репродуктивного цикла в двух последовательно взятых выборках. Статистическую обработку данных проводили с использованием программы GraphPad Prizm 5.

Результаты и обсуждение

В северо-западной части Японского моря выявлены три типа поселений морского ежа *S. intermedius*, различающихся соотношением особей с различными сроками нереста. К первому типу мы отнесли поселения с выраженным поздним нерестом (сентябрь–начало октября), располагающиеся в зал. Восток, бухте Новицкого (зал. Находка) и за пределами зал. Петра Великого (бухты Киевка и Рудная) (рис. 1а). Поселения морского ежа второго типа с выраженным ранним нерестом (конец мая–июнь) располагаются в прибрежье Владивостока (Спортивная гавань в Амурском заливе, бухта Горностай вблизи городской свалки в Уссурийском заливе), а также в прол. Старка, в районе дампинга (сброс грунтов из бухты Золотой Рог) у о-ва Русский и в бухте Абрек (зал. Стрелок) (рис. 1б). Третий тип поселений морского ежа характеризуется примерно равным соотношением особей с ранним и поздним нерестом (рис. 1в). Это поселения в островной зоне

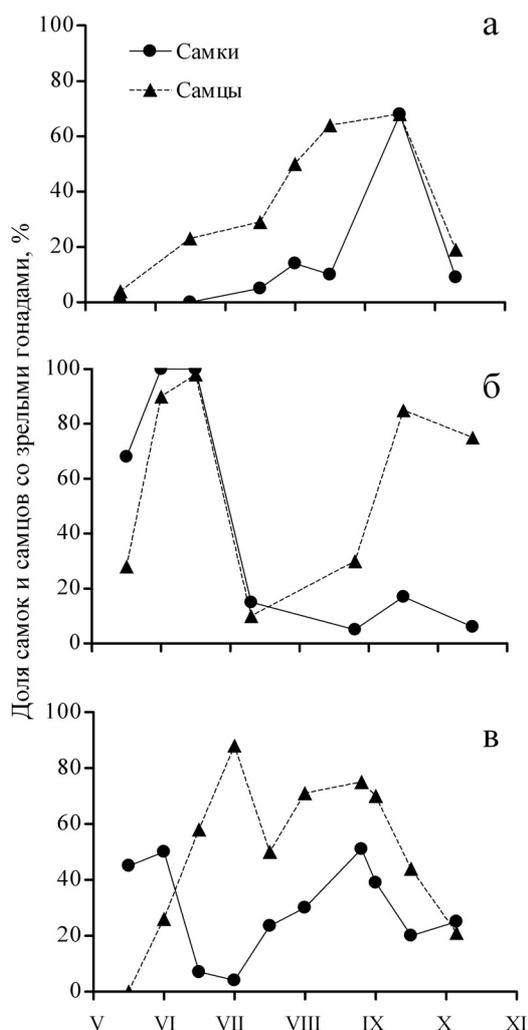


Рис. 1. Сезонная динамика созревания половых клеток у морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* из поселений в северо-западной части Японского моря. а – бухта Киевка (экологически чистый район); б – Спортивная гавань (сильно загрязненный район); в – бухта Алексеева (умеренно загрязненный район)

рийском заливе и зал. Восток происходило в августе–сентябре. В 1970-е годы в поселении *S. intermedius* в зал. Посьета (вблизи пос. Посьет и в бухте Троицы) также был выражен осенний нерест, однако у небольшой доли самок (20–30%) зрелые яйцеклетки обнаружены и в мае [2, 7]. В 1970–1980-х гг. около 5% самок со зрелыми гонадами можно было найти в поселении морского ежа из бухты Витязь в зал. Посьета в мае (устное сообщение В.Б.Дуркиной, Институт биологии моря им. А.В.Жирмунского ДВО РАН), тогда как массовый нерест *S. intermedius* в бухте происходил с конца августа по октябрь. На основании этих данных исследователями был сделан вывод о том, что период размножения морского ежа *S. intermedius* в зал. Петра Великого приходится в основном на конец лета–начало осени.

Согласно полученным нами данным, в 2007 и 2009 гг. в бухте Витязь доля нерестившихся ранним летом самок *S. intermedius* составила в среднем 31,5%, в течение

зал. Петра Великого (острова Рейнеке, Попова и Верховского) и бухте Витязь (зал. Посьета), а также на станциях у западного берега Амурского залива (бухта Нарва и мыс Перевозный) и у восточного берега Уссурийского залива (бухты Андреева и Подъяпольского).

В большинстве исследованных поселений *S. intermedius* были выражены оба типа нереста, при этом численное соотношение морских ежей, нерестящихся в разные сроки, было неодинаковым (см. таблицу). Анализ динамики созревания гонад морских ежей на разных станциях показал, что количество самцов и самок, принимающих участие в размножении в течение года, не одинаково (см. таблицу; рис. 1). Так, суммарная доля самок с ранним и поздним нерестом составила $99 \pm 11\%$, самцов – $138 \pm 28\%$ (различия достоверны при $P < 0,0001$). Таким образом, самки принимают участие в размножении лишь однократно, тогда как значительная часть самцов размножается в обоих сезонах. Это обстоятельство дало нам основание, характеризуя станции в соответствии со сроками размножения морских ежей, опираться только на данные о сроках созревания гонад и нереста у самок.

Сравнение результатов настоящего исследования (см. таблицу) с литературными данными показало, что сроки нереста *S. intermedius* в зал. Петра Великого в настоящее время отличаются от зарегистрированных в конце 1960-х, в 1970-е и начале 1980-х годов [3, 7, 10, 11]. Согласно данным этих исследований, размножение *S. intermedius* в Уссу-

Репродуктивные характеристики поселений морского ежа *Strongylocentrotus intermedius*

Станция (с.ш., в.д.)	Год	ГИ ± SD	Сроки нереста		Доля отнерестившихся самок / самцов, %	
			раннего	позднего	в ранние сроки	в поздние сроки
Бухта Рудная (44°20', 145°49')	2009	24,0 ± 4,9	29.05–07.07	07.08–16.09	3/6	100/100
Бухта Киевка 1-й остров (42°50', 133°40')	2010	10,6 ± 3,1	–	06.08–8.09	0	100/100
2-й остров (42°50', 133°41')	2007	18,6 ± 4,5	–	28.08–10.10	0	98/100
	2008	20,0 ± 5,4	–	21.08–25.09	0	100/100
	2009	19,5 ± 6,7	02.06–26.06	21.08–15.09	8/67	100/100
	2010	22,0 ± 4,1	–	06.08–8.09	0	100/100
Зал. Находка бухта Новицкого (42°47', 132°54')	2010	24,1 ± 6,8	–	19.07–27.09	0	100/100
Зал. Восток (42°53', 132°43')	2009	21,9 ± 5,7	19.06–27.07	12.08–21.09	18/29	95/95
	2010	17,8 ± 5,4	–	02.08–22.10	0	90/100
Зал. Стрелок бухта Абрек (42°52', 132°21')	2010	14,1 ± 6,5	04.06–15.07	Н.д.	74/100	Н.д.
Уссурийский залив бухта Подъяпольского (43°0', 132°17')	2010	14,9 ± 6,1	04.06–18.07	- « -	25/66	- « -
бухта Андреева (43°6', 132°19')	2010	10,4 ± 4,1	04.06–18.07	- « -	43/62	- « -
бухта Маньчжур (43°14', 132°13')	2009	20,7 ± 4,7	11.06–29.07	- « -	64/87	- « -
бухта Горноста́й (43°7', 132°2')	2009	19,4 ± 7,8	11.06–27.07	08.09–13.10	71/88	26/80
	2010	15,7 ± 5,0	15.06–22.07	21.09–20.10	72/73	22/75
бухта Патрокл (43°4', 131°57')	2009	16,5 ± 6,4	02.06–27.07	09.09–29.09	53/61	52/90
о-в Русский (43°1', 131°56')	2009	7,8 ± 3,6	13.06	14.09–26.10	77/59	18/56
о-ва Верховского (42°54', 131°50')	2009	14,9 ± 5,6	08.06–19.07	10.09–23.10	39/60	61/85
Амурский залив Спортивная гавань (43°7', 131°52')	2003	23,3 ± 5,2	24.05–25.06	06.08–06.10	78/82	10/68
	2005	22,5 ± 4,8	31.03–04.06	02.08–06.09	82/80	10/62
	2006	27,0 ± 4,6	15.05–11.07	25.08–17.10	92/91	17/80
	2009	21,0 ± 4,8	28.05–07.07	06.09–22.10	92/98	43/95
	2010	23,8 ± 5,2	24.06–17.17	26.08–30.09	100/100	8/80
бухта Алексе́ева (42°59', 131°42')	2003	7,2 ± 4,1	10.06–02.07	22.08–27.09	15/30	70/63
	2005	12,5 ± 4,7	17.04–10.06	01.09–12.10	44/60	51/45
	2006	13,6 ± 6,5	16.05–02.07	26.08–06.10	50/38	44/60
	2009	9,6 ± 3,9	27.05–16.06	11.09–13.10	38/47	54/44
	2010	11,1 ± 3,7	05.05–16.06	30.08–10.09	39/54	43/52
прол. Старка (42°58', 131°45')	2009	14,4 ± 5,5	07.06–15.07	11.09–13.10	81/83	17/77
	2010	16,1 ± 6,4	05.05–18.06	10.09–22.10	96/75	8/73
о-в Рейнеке (42°54', 131°44')	2003	12,5 ± 4,3	24.05–11.06	21.08–27.09	44/74	55/58
	2009	9,1 ± 3,8	08.06–19.07	12.08–23.10	38/56	50/70
мыс Перевозный (43°3', 131°35')	2010	27,4 ± 5,0	31.05–15.07	Н.д.	55/97	Н.д.
бухта Нарва 42°57', 131°30')	2010	11,9 ± 5,3	31.05–15.07	Н.д.	32/32	- « -
мыс Токаревского (43°5', 131°50')	2003	14,3 ± 3,2	24.05–25.06	06.08–06.10	54/68	52/79
Зал. Посыета бухта Витязь (42°35', 131° 9')	2007	15,3 ± 5,6	15.05–04.06	05.08–03.10	35/88	56/61
	2009	13,7 ± 6,3	25.05–06.07	Н.д.	28/56	Н.д.

Примечание. Прочерк – нерест отсутствовал, н.д. – нет данных.

августа–начала октября отнерестилось более 50% самок (см. таблицу; рис. 2). В Амурском заливе репродуктивный цикл *S. intermedius* ранее не изучался. Вместе с тем в наших исследованиях середины 1980-х–начала 2000-х годов чрезвычайно низкий уровень зрелости гонад морских ежей, обитающих на разных станциях в Амурском заливе, отмечен в августе, накануне ожидаемого согласно данным ранних исследований массового нереста этого вида. Мы предположили, что нерест *S. intermedius* в Амурском заливе протекает в иные сроки [5]. Действительно, результаты настоящего исследования показали, что значительная часть морских ежей в Амурском заливе нерестится весной или ранним летом (см. таблицу; рис. 2). При этом доля особей, вовлеченных в ранний нерест, наиболее

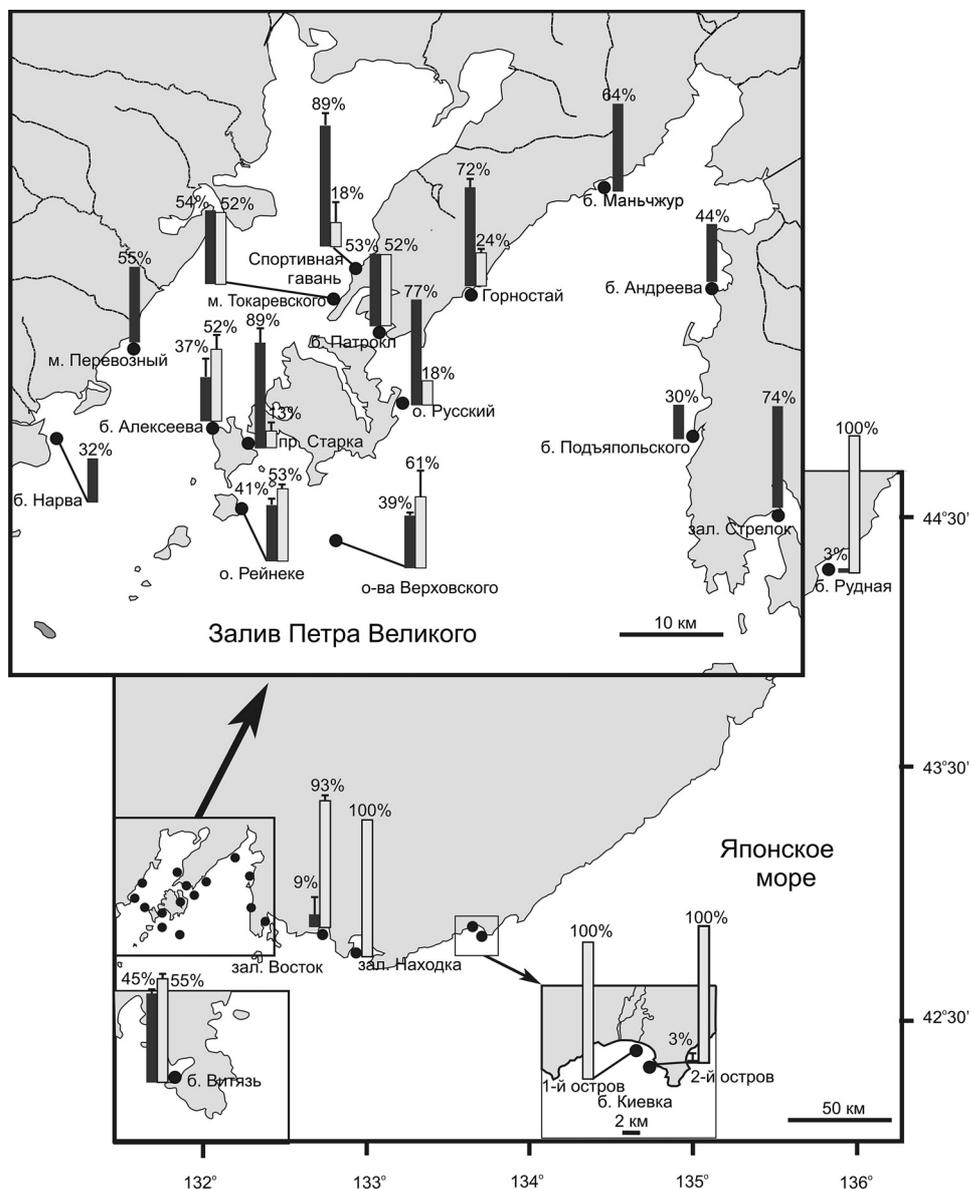


Рис. 2. Пространственное распределение поселений морского ежа *Strongylocentrotus intermedius*, отличающихся соотношением особей с различными сроками нереста, в зал. Петра Великого и вдоль северо-восточного побережья Приморского края (Японское море). Высота столбиков пропорциональна доле самок морского ежа, нерестящихся весной–ранним летом (темные столбики) или поздним летом–осенью (светлые столбики). Указана величина стандартного отклонения в случаях, когда исследования были проведены в течение нескольких лет

высока в Спортивной гавани – $88,8 \pm 8,8\%$ (среднее значение за 5 лет, min и max 78 и 100%) и прол. Старка – $88,5 \pm 10,6$ ($n = 2$, min и max 81 и 96%). Отмечена тенденция снижения этого показателя вдоль западного и восточного побережий залива по направлению к открытой его части.

В Уссурийском заливе сроки нереста *S. intermedius* со временем существенно изменились. Если в конце 1960-х и начале 1980-х годов у морских ежей из этого района регистрировали лишь поздний нерест [3, 10], то в период наших исследований на значительной части акватории залива доминировал ранний. Так, вблизи городской свалки в бухте Горноста́й ранний нерест зарегистрирован у $71,8 \pm 6,3\%$ самок морского ежа ($n = 3$, min и max значения 65,5 и 78%), а в районе дампинга загрязненных грунтов на о-ве Русский – у 77% самок ($n = 1$). Здесь, как и в Амурском заливе, наблюдалась тенденция к снижению доли морских ежей, нерестящихся в ранний период, вдоль западного и восточного побережий по направлению к открытой части (до 40 и 30% на станциях о-ва Верховского и в бухте Подъяпольского, соответственно; рис. 2). Эта тенденция была прервана в зал. Стрелок, примыкающем к Уссурийскому заливу с востока, где показатель весенне-летнего нереста *S. intermedius* на станции у выхода из бухты Абрек (прежнее название бухта Чажма) составил 74%.

Начиная с зал. Восток, который соседствует с зал. Стрелок, и далее к востоку и северо-востоку вдоль побережья Приморского края – в бухтах Новицкого (зал. Находка), Киевка и Рудная у подавляющей части серых морских ежей нерест проходил в обычные для этого вида сроки – с августа по сентябрь. Лишь у отдельных самок в мае–начале июля гонады содержали зрелые яйцеклетки: в 2009 г. у 18% самок в зал. Восток, у 8% – в бухте Киевка и у 3% – в бухте Рудная (см. таблицу). Следует отметить, что в ранних (с 1971 по 1975 г.) исследованиях в зал. Восток отмечали лишь поздний срок нереста *S. intermedius* [11]. Свидетельствует ли появление небольшой доли морских ежей с ранним сроком нереста о тенденции развития явления десинхронизации репродуктивного цикла *S. intermedius* и в этом районе, по-видимому, рано говорить в силу недостаточно продолжительного, на наш взгляд, периода наблюдений.

Следует отметить ряд интересных явлений в Уссурийском заливе. Так, в бухте Горноста́й обнаружена гермафродитная особь с четырьмя женскими и одной мужской гонадой. Прежде гермафродитизм у *S. intermedius* не отмечался [7, 8]. На этой же станции практически в каждой выборке встречались морские ежи с аномалиями панциря (рис. 3).

Нерест морских ежей в природных условия удается видеть довольно редко. Это явление мы наблюдали 13 мая 2009 г. на станции о-ва Русский при температуре воды у дна и на поверхности 13°C при высоте волны 20–30 см и пасмурной погоде. Самки и самцы нерестились одновременно, однако признаков формирования групп из нерестящихся животных не обнаружено. Особенно отчетливо был виден процесс нереста у морских ежей в расположенной рядом бухте Житкова, хорошо защищенной от ветров. При полностью спокойной воде даже издали отчетливо было видно белое пятно спермы, покрывавшее значительную часть панциря самцов. При этом нерестящихся самок здесь мы не обнаружили, хотя при вскрытии около 30% из них имели зрелые гонады.

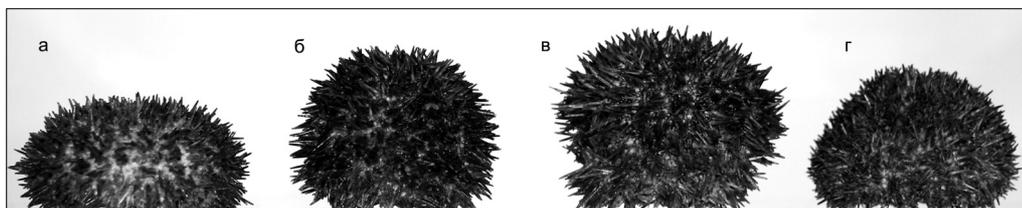


Рис. 3. Аномалии панциря морских ежей *Strongylocentrotus intermedius*, обитающих в бухте Горноста́й (Уссурийский залив). а – нормальный панцирь; б–г – панцири цилиндрической, грибовидной и конической формы, соответственно

Результаты настоящего исследования показали, что различия в сроках нереста *S. intermedius* в северо-западной части Японского моря не связаны с различиями в фотопериоде – нами исследованы поселения морского ежа, располагающиеся практически на одной и той же широте (см. таблицу). Также очевидно, что изменения в сроках нереста *S. intermedius* в Уссурийском заливе не могут быть связаны с изменениями температуры, поскольку в период между ранними и нашими исследованиями существенных изменений температурного режима не произошло [9].

Также нет оснований полагать, что различия в сроках нереста на разных станциях могут быть объяснены различиями солености воды. Например, поселение морских ежей на станции Киевка (1-й остров) периодически испытывает опреснение из-за стока р. Киевка, а на станции Киевка (2-й остров) такое влияние практически отсутствует [6], однако в обоих поселениях мы регистрировали только поздний нерест (см. таблицу). Кроме того, известно, что опреснение замедляет гаметогенез морских ежей и, таким образом, не может служить фактором смещения сроков нереста с летне-осеннего на весенне-летний сезон [11].

По всей видимости, сроки нереста морских ежей не связаны и с различиями в условиях питания. Хорошо известно, что величина ГИ является интегральным показателем обеспеченности морских ежей пищей. Как следует из данных, приведенных в таблице, ранний и поздний нерест имел место у животных и с высоким, и с низким гонадным индексом.

Исследованиями 1956 и 1959 гг. показано, что нерест *S. intermedius* в восточной части Сангарского пролива и в зал. Функа (прибрежные воды о-ва Хоккайдо) продолжается с сентября по ноябрь [15]. Работы, проведенные в том же районе в 1980–1990-е гг., выявили иные сроки нереста: апрель–май и август–октябрь [12]. Подобное расхождение объясняют тем, что в этом районе существенно изменился гидрологический режим в связи с изменением направления течений – теплого Цусимского и холодного Оясио, что создало условия для переноса сюда из других районов Тихого океана генетически отличной популяции личинок *S. intermedius* [12]. Однако убедительных свидетельств в пользу этого предположения не получено. Если вслед за японскими учеными предположить, что сроки нереста морского ежа *S. intermedius* жестко определены генетически, то отсюда следует вывод о существовании генетически разобщенных популяций данного вида в пределах зал. Петра Великого. Это представляется маловероятным, если принять во внимание активную гидродинамику района, определенную муссонным климатом. Преимущественно южные летние и северные осенние ветры создают ветровые течения, способствующие перемешиванию

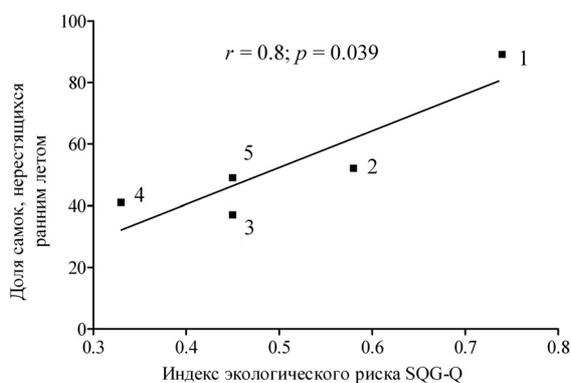


Рис. 4. Зависимость между долей нерестящихся в весенне-летний период самок морского ежа *Strongylocentrotus intermedius*, обитающих на отдельных станциях в зал. Петра Великого (Японское море), и значениями индекса экологического риска SQG-Q [1]. 1 – Спортивная гавань, 2 – мыс Токаревского, 3 – бухта Алексеева, 4 – о-ва Верховского, 5 – о-в Рейнке

воды и переносу планктонных личинок из открытой части залива в его внутренние районы и наоборот.

Представляется весьма вероятным, что смещение репродуктивного цикла *S. intermedius* в направлении, обеспечивающем преимущественно ранний тип нереста на большей части акватории зал. Петра Великого (Амурский и Уссурийский заливы), может быть вызвано фенотипической реакцией этого вида на изменение среды обитания, обусловленное хроническим антропогенным загрязнением залива.

Мы сопоставили данные о сроках нереста с ранее полученными сведениями о содержании загрязняющих

веществ в донных осадках зал. Петра Великого. Результаты регрессионного анализа (рис. 4) свидетельствуют о наличии положительной корреляции между долей нерестящихся ранним летом самок морского ежа *S. intermedius*, обитающего в Спортивной гавани, близ мыса Токаревского, в бухте Алексева, близ островов Рейнеке и Верховского, и потенциальной токсичностью донных осадков на этих станциях, для оценки которой использован индекс экологического риска SQG-Q (mean sediment quality guideline quotient); расчет значений SQG-Q приведен в работе [1].

Вместе с тем следует учитывать, что загрязнение морской среды сопряжено с эвтрофикацией вод, и, следовательно, влияние антропогенного загрязнения на гаметогенез может быть обусловлено не только наличием в среде токсических веществ, но и высоким содержанием фитопланктона и его метаболитов, что, в свою очередь, способно влиять на репродуктивный цикл морских ежей [4].

Заключение

Данные наших исследований свидетельствуют о том, что в северо-западной части Японского моря в районе от бухты Рудная до зал. Восток нерест *S. intermedius* протекает в характерный для данного вида поздний (летне-осенний) период. В то же время в Амурском и Уссурийском заливах произошло смещение репродуктивного цикла *S. intermedius* в сторону преимущественно раннего (весенне-летнего) типа нереста. Поскольку последний в наибольшей степени представлен в поселениях, близких к источникам загрязнения, мы предположили, что смещение репродуктивного цикла *S. intermedius* может быть объяснено фенотипической реакцией этого вида на изменение среды обитания, обусловленное хроническим антропогенным загрязнением. Отмеченные нами сдвиги в сроках нереста могут иметь негативные последствия для вида, поскольку десинхронизация репродуктивного цикла и, как следствие, снижение количества одновременно нерестящихся самцов могут привести к эффекту Али (Allee effect [20]) – недостаточной для оплодотворения яйцеклеток концентрации спермы в воде и, соответственно, прекращению воспроизводства.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ващенко М.А., Жадан П.М., Альмяшова Т.Н., Ковалева А.Л., Слинко Е.Н. Оценка уровня загрязнения донных осадков Амурского залива (Японское море) и их потенциальной токсичности // Биология моря. 2010. Т. 36, № 5. С. 354–361.
2. Воропаев В.М., Страхов А.А. Весенний сезон созревания половых продуктов у морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Зоол. журн. 1977. Т. 56, № 8. С. 1260–1262.
3. 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: Ин-т биологии моря ДВНЦ АН СССР, 1971. 24 с.
4. Жадан П.М., Ващенко М.А., Альмяшова Т.Н. Блокирование нереста морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в северо-западной части Японского моря // Вестн. ДВО РАН. 2010. № 4. С. 31–40.
5. Жадан П.М., Ващенко М.А., Альмяшова Т.Н., Слинко Е.Н. Мониторинг экологического состояния прибрежных экосистем Амурского залива (залив Петра Великого, Японское море) по биологическим и биогеохимическим показателям // Состояние морских экосистем, находящихся под влиянием речного стока. Владивосток: Дальнаука, 2005. С. 201–227.
6. Зуенко Ю.И., Рачков В.И. Основные черты гидрологического и гидрохимического режима вод бухты Киевка (Японское море) // Изв. ТИНРО. 2003. Т. 133. С. 303–312.
7. Касьянов В.Л., Медведева Л.А., Яковлев С.Н., Яковлев Ю.М. Размножение иглокожих и двустворчатых моллюсков. М.: Наука, 1980. 208 с.
8. Кафанов А.И., Павлючков В.А. Экология промысловых морских ежей рода *Strongylocentrotus* материкового япономорского побережья России // Изв. ТИНРО. 2001. Т. 128. С. 349–373.
9. Лучин В.А., Тихомирова Е.А. Межгодовая изменчивость температуры воды в заливе Петра Великого (Японское море) // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 210. С. 344–354.

10. Хотимченко Ю.С., Деридович И.И., Мотавкин П.А. Биология размножения и регуляция гаметогенеза и нереста у иглокожих. М.: Наука, 1993. 168 с.
11. Яковлев С.Н. Сезоны размножения морских ежей *Strongylocentrotus nudus* и *S. intermedius* в заливе Восток Японского моря // Биол. исследования залива Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 136–142.
12. Agatsuma Y. Ecology of *Strongylocentrotus intermedius* // *Edible sea urchins: biology and ecology*. Amsterdam: Elsevier Science, 2007. P. 427–441.
13. Brady S.M., Scheibling R.E. Changes in growth and reproduction of green sea urchins, *Strongylocentrotus droebachiensis* (Müller), during repopulation of the shallow subtidal zone after mass mortality // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2006. Vol. 335. P. 277–291.
14. Dumont C., Pearce C.M., Stazicker C., An Y.X., Keddy L. Can photoperiod manipulation affect gonad development of a boreo-arctic echinoid (*Strongylocentrotus droebachiensis*) following exposure in the wild after the autumnal equinox? // *Mar. Biol.* 2006. Vol. 149. P. 365–378.
15. Fuji A. Studies on the biology of the sea urchin. III. Reproductive cycle of two sea urchins, *Strongylocentrotus nudus* and *S. intermedius*, in southern Hokkaido // *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 1960. Vol. 11. P. 43–48.
16. Giese A.C. Comparative physiology: annual reproductive cycles of marine invertebrates // *Annu. Rev. Phys.* 1959. Vol. 21. P. 547–576.
17. Guettaf M., San Martin G., Francour P. Interpopulation variability of the reproductive cycle of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) in the south-western Mediterranean // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 2000. Vol. 80, N 5. P. 899–907.
18. Lawrence A.J., Soame J.M. The effects of climate change on the reproduction of coastal invertebrates // *IBIS.* 2004. Vol. 146, suppl. 1. P. 29–39.
19. Marzinelli E., Bigatti G., Gimenez J., Penchaszadeh P. Reproduction of the sea urchin *Pseudechinus magellanicus* (Echinoidea : Temnopleuridae) from Golfo Nuevo, Argentina // *Bull. Mar. Sci.* 2006. Vol. 79, N 1. P. 127–136.
20. Petersen C., Levitan D.R. The Allee effect: A barrier to recovery by exploited species // *Conservation of exploited species*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2001. P. 281–300.
21. Sastry A.N. Physiology and ecology of reproduction in marine invertebrates // *Physiological ecology of estuarine organisms*. Columbia: Univ. South Carolina Press, 1978. P. 279–299.