

УДК 593.952:591.46

П.М. ЖАДАН, М.А. ВАЩЕНКО, В.Б. ЛОБАНОВ,
А.Ф. СЕРГЕЕВ, С.А. КОТОВА

Исследование влияния факторов среды на нерест морского ежа *Strongylocentrotus intermedius*

Изучено влияние гидробиологических условий на нерест морского ежа Strongylocentrotus intermedius в южном прибрежье Приморского края (бухта Киевка, Японское море). Работы проводили в 2011 и 2012 гг. на трех и четырех станциях, соответственно. Район исследований характеризуется высокой изменчивостью температуры и содержания хлорофилла а (Chl a). Показано, что массовый нерест морских ежей совпал с повышением концентрации Chl a. На одной из станций, где концентрация Chl a была ниже, чем на других, у 30% морских ежей нерест отсутствовал. Не обнаружено связи между нерестом и изменением температуры, солености и содержания кислорода.

Ключевые слова: воспроизводство, морские беспозвоночные, фитопланктон, температура, хлорофилл а.

The study of the influence of environmental factors on the spawning of the sea urchin *Strongylocentrotus intermedius*. P.M. ZHADAN (V.I. Il'ichev Pacific Oceanological Institute, FEB RAS, Vladivostok), M.A. VASHCHENKO (A.V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, FEB RAS, Vladivostok), V.B. LOBANOV (V.I. Il'ichev Pacific Oceanological Institute, FEB RAS, Vladivostok), A.F. SERGEEV (V.I. Il'ichev Pacific Oceanological Institute, FEB RAS, Vladivostok), S.A. KOTOVA (Far Eastern Federal University, Vladivostok).

Influence of hydrobiological conditions on the spawning of the sea urchin Strongylocentrotus intermedius in the south near-shore zone of Primorye Region (Kievka Bay, Sea of Japan) has been studied. The works were conducted at three stations in 2011 and at four stations in 2012. The study area is characterized by high variability of temperature and chlorophyll a (Chl a) content. It has been shown that mass spawning of the sea urchins coincided with an increase of Chl a concentration. At one of the stations where Chl a concentration was lower than at the other stations, variations in temperature, salinity and oxygen content were found.

Key words: reproduction, marine invertebrates, phytoplankton, temperature, chlorophyll a.

Для беспозвоночных животных с внешним оплодотворением, половые клетки которых выделяются в воду, очень важна синхронизация нереста. Если нерест в поселениях животных протекает асинхронно, вероятность оплодотворения значительно снижается из-за уменьшения концентрации гамет в воде и/или потери ими жизнеспособности [10]. Следовательно, для успешного воспроизводства беспозвоночных необходим внешний стимул, который обеспечивал бы одновременный выброс гамет в воду у достаточного количества особей обоих полов. В настоящее время природа такого стимула остается неизвестной. Предполагается, что фитопланктон, температура, фазы лунного цикла, продолжительность светового дня и химические вещества, выделяемые самими животными, могут служить факторами, способствующими синхронизации нереста [11]. В недавних

*ЖАДАН Петр Михайлович – доктор биологических наук, заведующий лабораторией, ЛОБАНОВ Вячеслав Борисович – кандидат географических наук, заместитель директора, СЕРГЕЕВ Александр Федорович – старший научный сотрудник (Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичёва ДВО РАН, Владивосток), ВАЩЕНКО Марина Александровна – кандидат биологических наук, заведующая лабораторией (Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток), КОТОВА Светлана Андреевна – старший инженер (Дальневосточный федеральный университет, Владивосток). *E-mail: pzhadan@poi.dvo.ru.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ–ДВО РАН (№ 11-04-98523-р_восток_а) и ДВО РАН (12-III-A-06-087, 12-I-П4-02).

наших исследованиях [1] показано, что в 2008–2009 гг. в некоторых поселениях морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* у северо-восточного побережья Приморского края (Японское море) репродуктивный цикл животных не завершился нерестом и невыметанные яйцеклетки и сперматозоиды утилизируются организмом. Мы предположили, что причиной блокирования нереста в поселениях морского ежа является недостаточно высокая концентрация фитопланктона. Цель настоящего исследования – выяснение природы стимула, запускающего нерест в поселениях *S. intermedius*.

Материал и методы

Исследования проводили в бухты Киевка (рис. 1) в 2011 и 2012 гг. (на трех и четырех станциях, соответственно). Координаты станций: 1 – 42,813° с.ш., 133,713° в.д.; 2 – 42,835° с.ш., 133,691° в.д.; 3 – 42,838° с.ш., 133,689° в.д.; 4 – 42,847° с.ш., 133,627° в.д. При выборе положения станций руководствовались данными о гидрологическом режиме в бухте Киевка [2]. Согласно приведенной в этой работе схеме циркуляции поверхностных вод, в августе станции 3 и 4 в наибольшей степени подвержены влиянию речного стока. На станции 2 это влияние должно сказываться в меньшей степени из-за барьера, образованного Вторым островом и продолжающей его в сторону берега и в сторону открытого моря каменной подводной грядой. На самой удаленной от устья реки станции 1 влияние речного стока предположительно наименьшее.

Места обитания морских ежей на станциях 1, 2 и 4 сходные: обрывистые скалы, крупные каменные глыбы. Макрофиты в основном представлены *Laminaria japonica* и *Phyllospadix iwatensis*. На станции 3 дно сравнительно ровное, покрыто щебенично-песчаным субстратом с небольшим количеством ила. Морские ежи обитали здесь на отдельных выступавших из дна каменных глыбах, а также на бетонных блоках, служащих основанием для водовода. У оснований камней и бетонных блоков скапливалось значительное количество наносной *Zostera marina*.

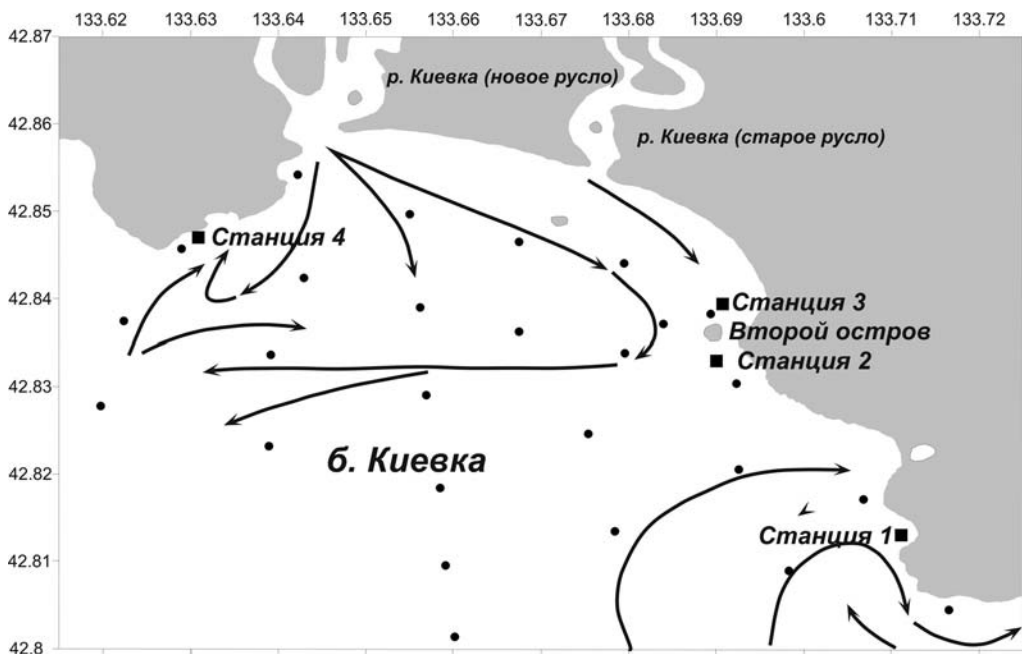


Рис. 1. Схема расположения станций (1–4) в бухте Киевка (Японское море). Точками обозначены станции, где проводили вертикальное зондирование гидрологических параметров, изолиниями – распределение хлорофилла *a*; стрелками показана схема течений в бухте в августе [2]

Морских ежей с диаметром панциря более 50 мм собирали на глубине 2–7 м с использованием легководолазного снаряжения. Объем выборки составлял ≥ 40 экз. В августе и сентябре (период нереста *S. intermedius* [1, 4]) животных отбирали с интервалом в 3–12 сут. Во второй половине октября производили контрольную выборку с целью выявления неотнерестившихся особей. У всех животных определяли гонадный индекс (ГИ) – отношение массы гонады к общей массе тела животного (в процентах), а также устанавливали пол и степень зрелости гонад (визуально или путем анализа мазков гонад под световым микроскопом). Также подсчитывали количество особей, выделяющих половые клетки через гонопоры после вскрытия.

На станции 3 для постоянного контроля параметров среды использовали мультипараметрический зонд YSI 6920V2, который располагался в 50 см от дна и с 15-минутным интервалом фиксировал содержания хлорофилла *a* (Chl *a*), температуру, соленость и содержание кислорода. На всех станциях для измерения тех же параметров по всей толще воды использовали мультипараметрический зонд RBR XRX-620. Кроме того, с интервалом в 5 сут в 2011 г. и 3 сут в 2012 г. проводили зондирование толщи воды на 27 станциях по всей акватории бухты (рис. 1). Зонд выдерживали в поверхностном слое в течение 1 мин, затем погружали вручную. Скорость погружения позволяла при частоте 6 измерений в секунду получать 7–12 показателей на каждый метр погружения. В придонном слое зонд выдерживали в течение 0,5–1 мин. Для калибровки зондов в начале и конце исследований с помощью 5-литрового пластикового батометра отбирали пробы воды, фильтровали и после экстракции ацетоном определяли концентрацию Chl *a* флуориметрическим методом [3].

Статистическую обработку данных проводили с использованием программы GraphPad Prism 5.0 (GraphPad Software, San Diego, CA). Величины ГИ проверяли на нормальность распределения, затем средние/медианные значения сравнивали между выборками. В случае нормального распределения использовали однофакторный параметрический дисперсионный анализ (ANOVA), в случае ненормального распределения – непараметрический анализ (Kruskal–Wallis ANOVA). Для выявления корреляции использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена.

Результаты

Динамика показателей состояния гонад. Анализ динамики ГИ показал, что в 2011 г. нерест *S. intermedius* на всех трех станциях проходил в несколько этапов, причем сроки нереста и его интенсивность были различны на разных станциях (рис. 2а). На станциях 2 и 3 нерест проходил синхронно, о чем свидетельствует высокая степень корреляции между значениями ГИ у морских ежей с этих станций ($r = 0,99$ при $P < 0,0001$). Первое достоверное снижение ГИ произошло между 5 и 13 августа, а второе – между 3 и 8 сентября. В последующем значения ГИ оставались низкими и практически неизменными вплоть до 28 сентября.

На станции 1 динамика ГИ отличалась от таковой на станциях 2 и 3. Небольшое, хотя и достоверное, уменьшение ГИ наблюдалось в период с 13 по 25 августа (рис. 2а). В период с 25 августа по 24 сентября значения ГИ оставались сравнительно высокими, лишь 28 сентября было зарегистрировано небольшое, но статистически значимое уменьшение этого параметра. Таким образом, судя по изменению ГИ, сроки нереста *S. intermedius* на станции 1 были смещены относительно таковых на станциях 2 и 3. Статистически различие в динамике ГИ выражалось в отсутствии корреляции между его значениями на станции 1 и на станциях 2 и 3.

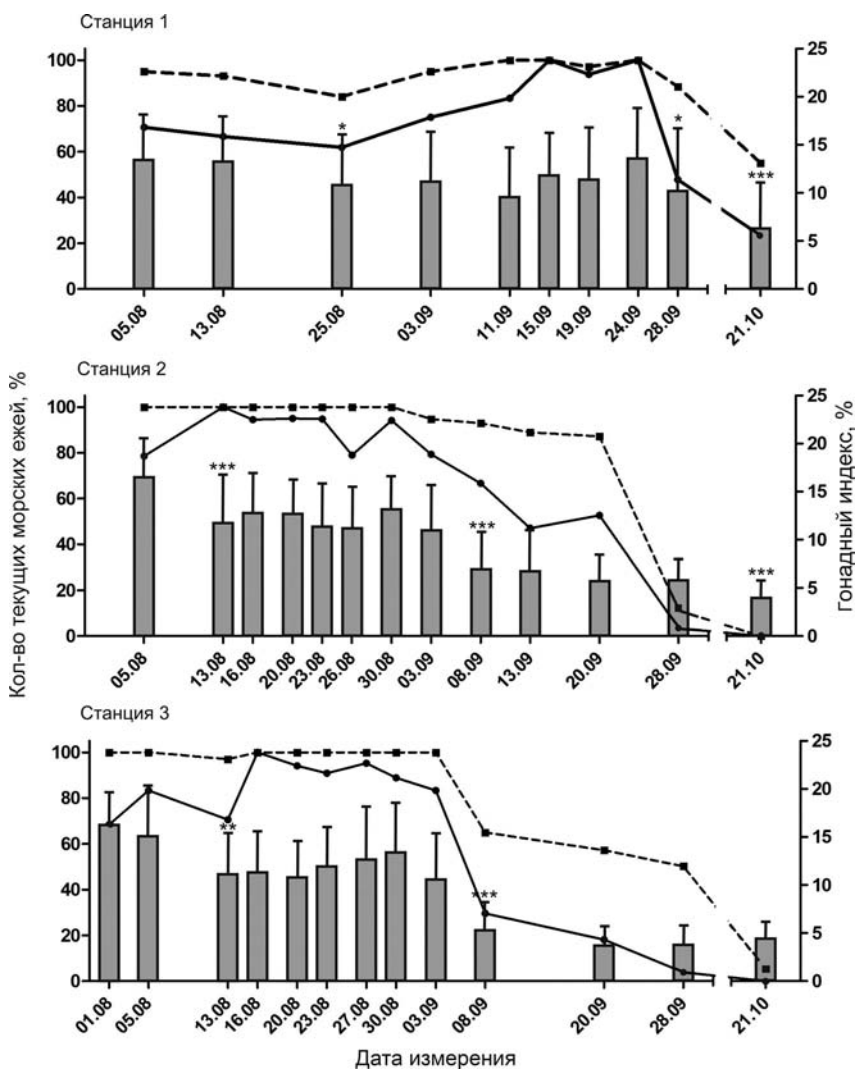
В 2012 г. изменение ГИ на всех четырех станциях было синхронным (рис. 2б). Степень корреляции между значениями ГИ на этих станциях была высокой (значения r составили от 0,96 до 0,99 при P от 0,002 до $< 0,0001$). Значительное снижение ГИ (более чем на 50%, $P < 0,0001$) свидетельствует о массовом нересте, который произошел на станции 1 в период

между 14 и 18 августа, на станции 2 – между 11 и 17 августа, на станции 3 – между 14 и 17 августа и на станции 4 – между 15 и 18 августа (рис. 2б). В дальнейшем значения ГИ постепенно снижались вплоть до 16 сентября, хотя статистически (Kruskal–Wallis ANOVA) изменения этого показателя не выявлялись. Достоверное снижение ГИ на трех из четырех станций зарегистрировано 17 октября, уже за пределами нерестового периода. Таким образом, динамика ГИ в 2012 г. дает возможность судить об однократном и практически одномоментном массовом нересте морских ежей на всех четырех станциях. В то же время постепенное снижение ГИ продолжалось еще в течение месяца после массового нереста, что может свидетельствовать о наличии менее интенсивных эпизодов нереста, не выявляемых статистически по показателю ГИ.

Второй показатель, использованный нами для регистрации сроков нереста *S. intermedius*, – это доля в выборке морских ежей, гонады которых выделяли половые продукты (текли). Он отражает наличие в ацинусах гонады зрелых половых клеток, которые животное способно выметать. Динамика доли текущих самок и самцов была сходной, при этом доля текущих самцов была в целом выше, чем самок (рис. 2). Корреляция между значениями этого показателя для самок и самцов на всех станциях была положительной (значения r составили от 0,84 до 0,92 в 2011 г. и от 0,72 до 0,86 в 2012 г.). Естественно ожидать, что количество текущих особей в выборке будет снижено сразу после нереста, но при наличии в гонадах незрелых половых клеток оно будет возрастать по мере созревания последних. Колебания доли текущих морских ежей в выборках были отмечены в оба сезона исследований. В большинстве случаев снижение доли текущих самцов и самок совпадало со статистически выявляемым снижением ГИ. В то же время значительное снижение доли текущих морских ежей наблюдалось на трех станциях 28 сентября 2011 г. и четырех станциях в период между 2 и 9 сентября 2012 г. (рис. 2). Эти изменения происходили при отсутствии видимой связи с изменением ГИ. В октябрьских выборках доля текущих самцов в оба сезона исследований на всех станциях была близка к нулю (рис. 2). Исключение составила станция 1 в 2011 г., где 30% самок и 55% самцов оставались текущими.

Изучение мазков гонад показало, что в августе и в сентябре 2011 и 2012 гг. гонады всех самцов на всех станциях содержали большое количество сперматозоидов. Заметное снижение количества сперматозоидов можно было обнаружить у некоторых самцов лишь в периоды, совпадающие со снижением доли текущих самцов. В октябре 2011 и 2012 гг. почти на всех станциях 87–100 % самцов находились в посленерестовом состоянии. Их гонады содержали небольшое количество остаточных сперматозоидов. Исключением были самцы со станции 1 в 2011 г., 75% которых имели гонады с высоким содержанием сперматозоидов.

В начале августа 2011 г. большинство самок (80–90 %) на станциях 2 и 3 и все самки на станции 1 находились в преднерестовом состоянии. Они содержали средние (30–40 мкм в диаметре), крупные (50–80 мкм) ооциты и яйцеклетки. В этот же период 2012 г. в преднерестовом состоянии находились все самки на всех четырех станциях. По мере созревания с середины августа до середины сентября во всех выборках преобладали самки с крупными ооцитами и яйцеклетками, во второй половине сентября – самки, гонады которых содержали только яйцеклетки. Таким образом, во всех зарегистрированных нами по уменьшению ГИ эпизодах нереста (за исключением 28.09.2011 г.) участвовали самки, имевшие в гонадах средние и/или крупные ооциты. 24 сентября 2011 г. на станции 1 у 14% неотнерестившихся самок отмечено разрушение яйцеклеток: их крупные гонады содержали наряду с нормальными фрагментированные яйцеклетки. В октябре в оба сезона наблюдений гонады самок со всех станций, за исключением станции 1 в 2011 г., находились в посленерестовом состоянии. Они содержали единичные яйцеклетки и небольшое количество их фрагментов. На станции 1 30% самок не отнерестились, они имели крупные текущие гонады (значения ГИ составили 15–17 %), содержавшие нормальные яйцеклетки, яйцеклетки на разных стадиях фрагментации и фрагменты яйцеклеток.



а

Динамика гидрологических и гидрохимических параметров. Кислород. За весь период исследований насыщение кислородом придонных вод оставалось неизменным – в среднем $98,7 \pm 1\%$.

Соленость. В 2011 г. количество осадков в августе и сентябре составило 115 мм, а в 2012 г. – 405 мм. Это обусловило некоторые различия в динамике солености в придонном слое (рис. 3). Тем не менее в оба сезона исследований на станциях 1–3 значения солености не опускались ниже 32‰. Максимальное снижение солености (до 29‰) зарегистрировано 31 августа 2012 г. на станции 4 после продолжительного дождливого периода (рис. 3б). Как следует из данных, приведенных на рис. 3, нерест морских ежей происходил в периоды практически неизменной солености.

Температура. Температурный режим в оба сезона исследований имел высокую степень изменчивости (рис. 3). В 2011 г. в первую декаду августа наблюдали постепенный прогрев вод, во вторую–третью декады – быстрые изменения измеряемых параметров в течение суток (рис. 3). При этом колебания температуры достигали $14,6^\circ\text{C}$ (от $4,8$ до $19,2^\circ\text{C}$), что, по-видимому, явилось следствием наложения двух процессов – апвеллинга и приливной адвекции. В 2012 г. апвеллинг был менее выражен. «Язык» холодных вод дальше всего продвинулся в центральной части бухты и затронул станции 2 и 3, тогда как на

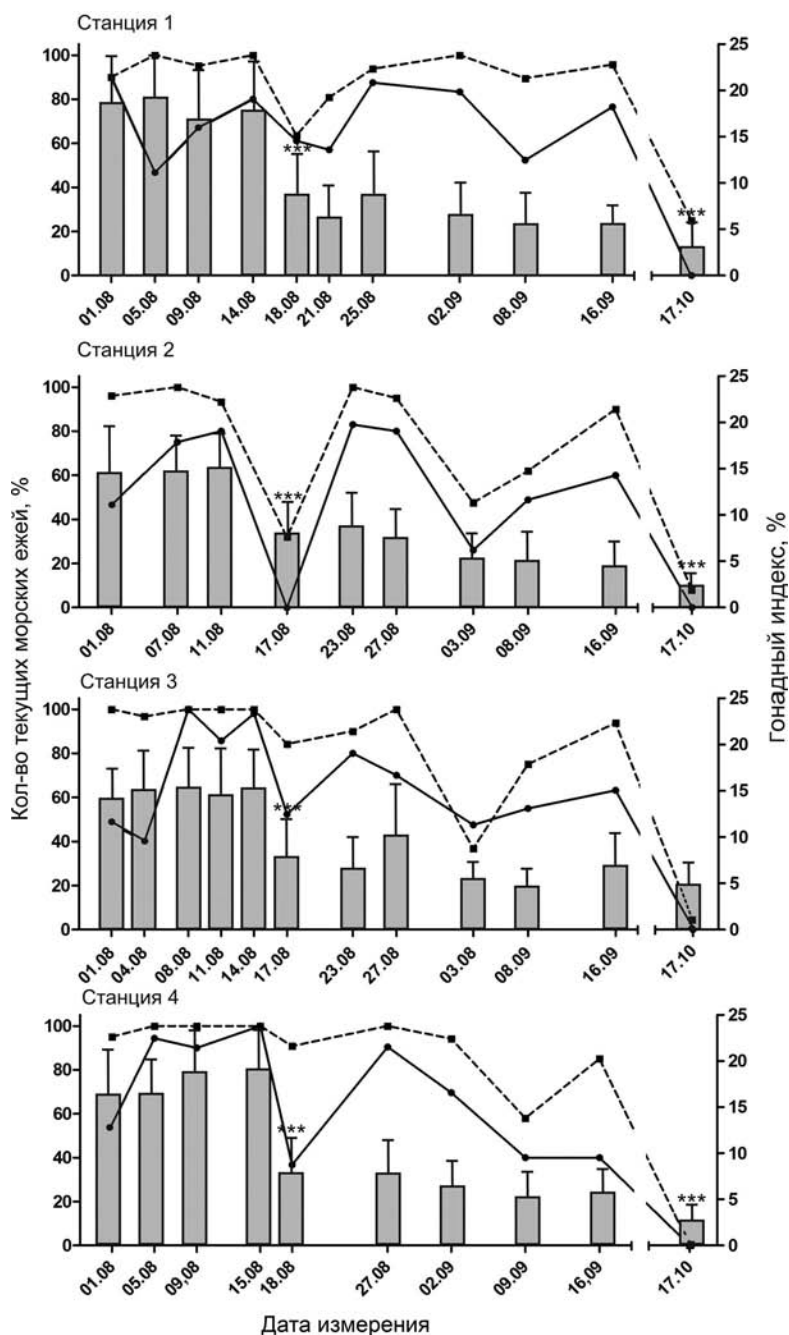
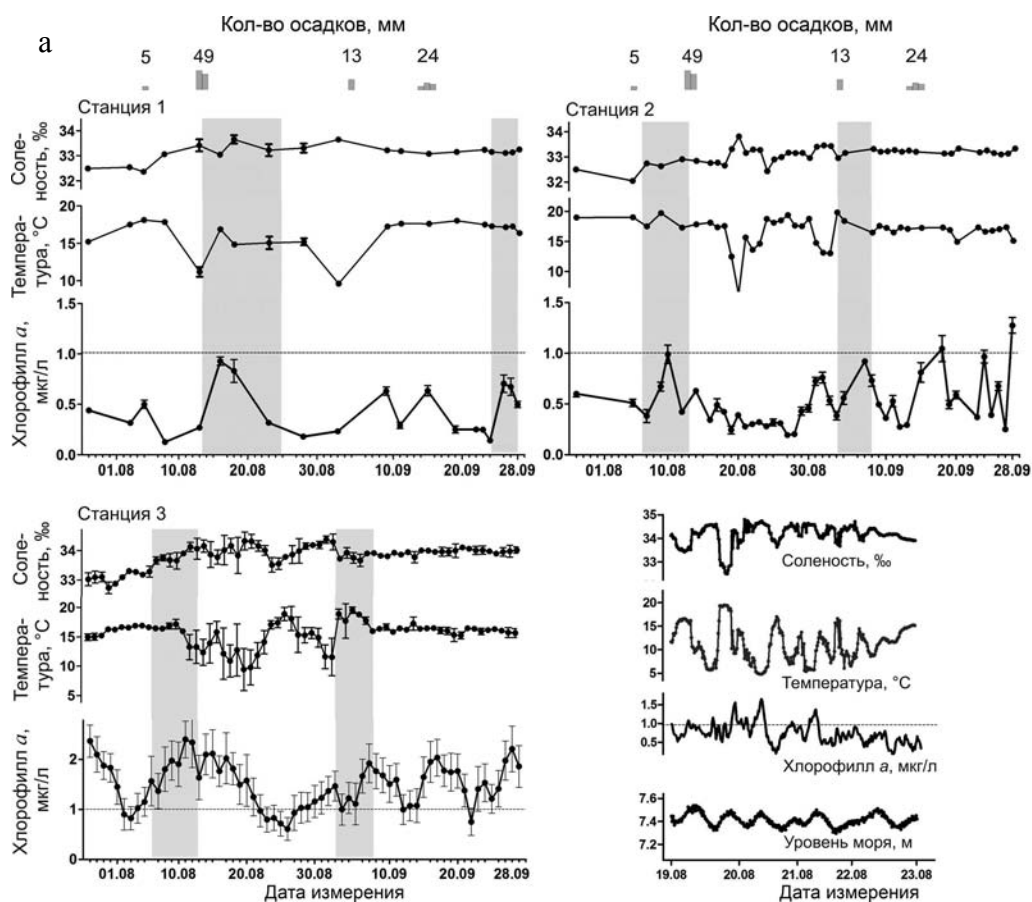


Рис. 2. Динамика изменения гонадного индекса (столбики) и доли самцов (пунктир) и самок (сплошная линия) со зрелыми текущими гонадами в выборках морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* из бухты Киевка в августе–октябре 2011 г. (а) и 2012 г. (б). Вертикальные отрезки – стандартное отклонение. Различия между значениями гонадного индекса (по сравнению с предыдущим измерением) достоверны при: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$

станциях 1 и 4 температура во второй–третьей декадах августа изменялась мало (рис. 3а). В сентябре температура стабилизировалась на уровне около 18°C на всех станциях., Нерест проходил при разнонаправленных изменениях температуры: при ее повышении, снижении, а также при практически постоянной температуре (рис. 3).



Хлорофилл *a*. В течение всего периода исследований концентрация Chl *a* на всех станциях в основном была ниже 1 мкг/л (рис. 3), за исключением относительно высоких значений на станции 3 в 2011 г. (около 1,5 мкг/л; см. рис. 3а) и на всех станциях в сентябре 2012 г. после продолжительных дождей (1,0–2,5 мкг/л; рис. 3б). Сопоставление сроков нереста морских ежей и содержания Chl *a* в придонном слое показывает, что все 10 эпизодов нереста, соответствующих достоверному снижению ГИ, совпали по времени с повышением концентрации Chl *a* (см. таблицу, рис. 3). Значительное снижение доли текущих морских ежей на трех станциях 28 сентября 2011 г. и четырех станциях в период между

Диапазоны значений температуры и концентрации хлорофилла *a* в периоды нереста морского ежа *Strongylocentrotus intermedius*

Станция	Дата	Температура, °С	Концентрация хлорофилла <i>a</i>	Дата	Температура, °С	Концентрация хлорофилла <i>a</i>	Дата	Температура, °С	Концентрация хлорофилла <i>a</i>
1	05–13.08. 2011 г.	16,91–13,29	1,15–2,4	03–08.09. 2011 г.	18,59–15,96	1,0–1,79	14.08–17.08. 2012 г.	18,34–19,00	0,37–1,48
2	05–13.08. 2011 г.	19,86–16,48	0,51–0,92	03–08.09. 2011 г.	19,86–16,48	0,38–0,92	11.08–17.08. 2012 г.	18,32–16,54	0,34–1,0
3	13–25.08. 2011 г.	11,18–16,89	0,27–0,99	24–28.09. 2011 г.	17,3–16,37	0,14–0,7	14.08–18.08. 2012 г.	18,13–18,21	0,26–1,27
4	–	–	–	–	–	–	15.08–18.08. 2012 г.	18,71–19,1	0,27–1,25

Примечание. Прочерк – нет данных.

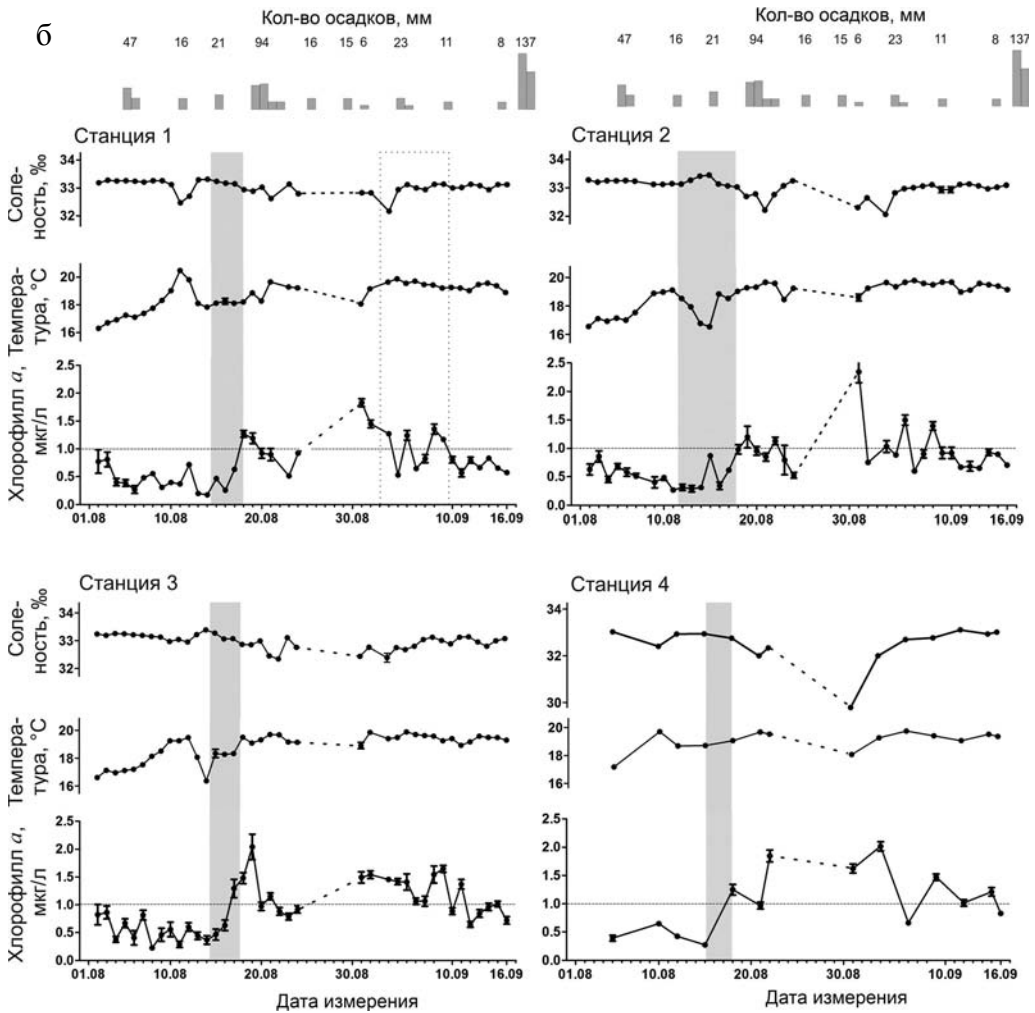


Рис. 3. Динамика гидрологических параметров в бухте Киевка в местах отбора морских ежей в 2011 г. (а) и в 2012 г. (б). Затененные области на рисунке – временной интервал, в котором произошел нерест. Вверху рисунка указано количество осадков. На станции 3, где регистрация велась непрерывно, указаны средние значения за сутки \pm стандартное отклонение. Справа в нижней части рисунка – фрагменты непрерывной регистрации гидрологических параметров в период максимального развития апвеллинга (19–23 августа)

2 и 9 сентября 2012 г. также совпало с повышением концентрации Chl *a* (рис. 3). Вместе с тем данные эпизоды нереста могут быть определены читателем только визуально, поскольку достоверность снижения доли текущих морских ежей не может быть показана статистически.

Обсуждение

Целью настоящего исследования было выяснение факторов среды, запускающих нерест в природных поселениях морского ежа *S. intermedius*. Мы обнаружили, что: 1) нерест морских ежей в каждом поселении проходит в несколько этапов и проявляется в снижении гонадного индекса и изменении доли морских ежей со зрелыми текущими гонадами; 2) колебания температуры воды не влияют на сроки нереста; 3) для реализации нереста морских ежей необходимо повышение концентрации фитопланктона; 4) нерест в пределах сравнительно небольшой бухты может проходить как синхронно во всех

поселениях, так и со смещением во времени; 5) при низкой концентрации фитопланктона нерест у части особей поселения может быть заблокирован.

В настоящее время в качестве основных природных стимулов, запускающих и синхронизирующих нерест иглокожих, обсуждаются изменение температуры и повышение концентрации фитопланктона [11]. Данные о роли температуры в стимуляции нереста далеко не однозначны. Имеются сведения о том, что нерест происходит при повышении температуры [7, 8], при ее понижении [5, 9], а также об отсутствии нереста у зрелых морских ежей при изменении температуры в широких пределах как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения [1]. Исследование роли температуры в стимуляции нереста морских ежей в экспериментальных условиях также не привело к однозначным выводам [12]. Даже в тех случаях, когда в полевых исследованиях регистрировали момент нереста, совпадающий с повышением температуры, исследователи не делали однозначного вывода, принимая во внимание, что повышение температуры может сопровождаться изменением других параметров среды, в том числе и концентрации фитопланктона [8]. Мы заключили, что изменение температуры не является стимулом к нересту на основании того, что: 1) нерест *S. intermedius* имел место при повышении температуры, при ее снижении, а также при постоянной температуре; 2) изменение температуры в пределах 15°C не вызывало нереста.

Мнение о том, что стимулом для нереста в природных популяциях морских ежей является повышение концентрации фитопланктона, выглядит более убедительным [11]. Экспериментально показано, что фитопланктон и его метаболиты, а также добавление в воду спермы способны стимулировать нерест у морских ежей и мидий [13]. Однако в других исследованиях добавление в воду только фитопланктона не стимулировало нерест, совместное же применение фитопланктона и спермы увеличивало количество нерестящихся морских ежей [12].

В полевых исследованиях многие авторы отмечали совпадение сроков нереста морских ежей с цветением фитопланктона. Это дало основание предполагать, что увеличение концентрации фитопланктона является природным стимулом, запускающим нерест [11]. Однако лишь в одной работе сроки нереста были определены с временным разрешением, близким к тем, которое было реализовано в настоящем исследовании, при этом данные о концентрации Chl *a* авторы получали от измерительной станции, расположенной в 14 км от берега и места проведения исследований, что не позволило им сделать однозначного вывода [6]. В наших исследованиях неоднородность в содержании Chl *a* проявлялась уже на расстоянии в несколько сотен метров (например, станции 1–3). Данные мониторинга концентрации Chl *a* непосредственно в месте обитания морских ежей и тот факт, что все 10 зарегистрированных по снижению ГИ эпизодов нереста совпали с повышением концентрации Chl *a*, на наш взгляд, являются убедительным свидетельством того, что увеличение концентрации фитопланктона необходимо для запуска нереста у морских ежей.

В заключение следует отметить, что временное разрешение использованных в настоящей работе методов не позволяет точно установить момент нереста и соотнести его с изменениями гидрологических и гидрохимических параметров. Пока еще немногочисленные данные свидетельствуют о том, что нерест у морских ежей в природных популяциях длится приблизительно в течение 1 ч [8, 9]. В настоящей работе минимальный «нерестовый» период, который выявлен по состоянию гонад «до нереста» и «после нереста», составил 3 дня. Тем не менее полученные результаты усиливают аргументацию в пользу гипотезы о ключевой роли фитопланктона в стимуляции нереста морских ежей и противоречат альтернативной гипотезе о ключевой роли температуры в запуске этого процесса. Более убедительные свидетельства, подтверждающие или опровергающие существующие гипотезы о природных стимулах, запускающих нерест морских ежей, могут быть получены при увеличении временного разрешения регистрации событий нереста. Это может быть достигнуто, например, путем применения видеорегистрации этого явления с одновременным измерением параметров среды.

ЛИТЕРАТУРА

1. Жадан П.М., Ващенко М.А., Альмяшова Т.Н. Блокирование нереста морских ежей *Strongylocentrotus intermedius* в северо-западной части Японского моря // Вестн. ДВО РАН. 2010. № 4. С. 31–40.
2. 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.
3. Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоемов и перспективных для промысла районов Мирового океана. М.: Изд-во ВНИРО, 2003. 202 с.
4. 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. Р. 136–142.
5. Byrne M., Andrew N.L., Worthington D.G., Brett P.A. Reproduction in the diadematoïd sea urchin *Centrostephanus rogersii* in contrasting habitats along the coast of New South Wales, Australia // Mar. Biol. 1998. Vol. 132. P. 305–318.
6. 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.
7. González-Irusta J.M., De Cerio F.G., Canteras J.C. Reproductive cycle of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in the Cantabrian Sea (northern Spain): environmental effects // J. Mar. Biol. Ass. U.K. 2010. Vol. 90, N 4. P. 699–709.
8. Himmelman J.H., Dumont C.P., Gaymer C.F., Vallières C., Drolet D. Spawning synchrony and aggregative behaviour of cold-water echinoderms during multi-species mass spawnings // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2008. Vol. 361. P. 161–168.
9. Lamare M.D., Stewart B.G. Mass spawning by the sea urchin *Evechinus chloroticus* (Echinodermata: Echinoidea) in New Zealand fiord // Mar. Biol. 1998. Vol. 132. P. 135–140.
10. Levitan D.R., Petersen C. Sperm limitation in the sea // Trends Ecol. Evol. 1995. Vol. 10. P. 228–231.
11. Mercier A., Hamel J.-F. Endogenous and exogenous control of gametogenesis and spawning in echinoderms // Adv. Mar. Biol. 2009. Vol. 55. P. 1–302.
12. Reuter K.E., Levitan D.R. Influence of sperm and phytoplankton on spawning in the echinoid *Lytechinus variegatus* // Biol. Bull. 2010. Vol. 219, N 3. P. 198–206.
13. Starr M., Himmelman J.H., Theriault J.C. Direct coupling of marine invertebrate spawning with phytoplankton blooms // Science. 1990. Vol. 247. P. 1070–1074.