

А.И.Кафанов, В.А.Павлючков

**ЭКОЛОГИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ МОРСКИХ ЕЖЕЙ
РОДА *STRONGYLOCENTROTUS*
МАТЕРИКОВОГО ЯПОНОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ
РОССИИ**

Гонады морских ежей, обозначаемые общим коммерческим понятием "икра", — это один из продуктов, который характеризует культуру питания в Японии. Последняя потребляет около 4/5 всего мирового промысла морских ежей, хотя некоторой популярностью они пользуются также во Франции и в Южной Америке (Bedard, 1973).

Производство "икры" в самой Японии испытывает спад из-за снижения уровня запасов, поэтому для удовлетворения непрекращающегося и растущего спроса на этот продукт активно возрастает импорт из разных стран, среди которых Россия начиная с 90-х гг. занимает одно из первых мест. Запасы морских ежей у материкового япономорского побережья России составляют при этом более 34 % запасов во всем дальневосточном бассейне (Прогноз ..., 2000). При оптовой цене от 8,40 до 58,79 \$/кг (Коммерческий бюллетень, 1997) и невысоких транспортных затратах при доставке в соседнюю Японию "икра" морских ежей приобрела в последние годы важную составляющую российского экспорта морепродуктов.

Однако лишь этим значимость изучения морских ежей отнюдь не исчерпывается. "Еще в прошлом веке были обнаружены важные и непреходящие достоинства морских ежей как объекта биологических исследований — возможность получения больших партий гамет и синхронно развивающихся зародышей, простота инкубации зародышей в контролируемых условиях, легкость многих прижизненных наблюдений и обработки фиксированного материала. ... Все это привело к широкому использованию гамет и зародышей морских ежей для работ по разнообразным проблемам биологии развития и по проблемам молекулярной биологии и цитологии... Кроме того, зародыши морских ежей все шире применяются для массового токсикологического и фармакологического тестирования различных препаратов, в том числе потенциальных канцерогенов и тератогенов ..." (Бузников, Подмарев, 1975, с. 188). Впрочем, сами морские ежи являются сырьем для ряда биотехнологических препаратов (Васьковский, Ромашина, 1983).

Детально изучено влияние на морских ежей рода *Strongylocentrotus*, в том числе их дальневосточных представителей, различных компонентов антропогенного загрязнения среды (Ващенко, 1978, 1980, 1983; Vashchenko, 1980; Буровина и др., 1981; Власова, Христофорова, 1982; Jenkins et al., 1982; Гнездилова, Щепин, 1983; Khristoforova et al., 1984; Nakamura et al., 1986; Mottet, Landolt, 1987; Ващенко, Найденко, 1989; Щеглов и др., 1989, 1990; Щепин,

Морева, 1990; Сяпина и др., 1991; Durkina, Evtushenko, 1991; Ueda et al., 1991; Ващенко и др., 1992, 1993, 1995; Ващенко, Жадап, 1993, 1995; Дуркина, 1994, 1995; Ковековдова, Симокопъ, 1995; Мойсейченко, Черкашин, 1995; и мн. др.). Биотесты с использованием зародышей морского ежа и оценкой оплодотворяющей способности их сперматозоидов (Kobayashi, 1984; Кобаяси и др., 1994; Диннел, 1995) рекомендованы в качестве международных. Все это заставляет рассматривать морских ежей как важных организмов – мониторов состояния окружающей среды.

Литература по экологии и биологии морских ежей рода *Strongylocentrotus* чрезвычайно обширна, но при этом слабо систематизированна. Из русскоязычных работ отдельные аспекты экологии и биологии рас – рассмотрены в монографиях В.М.Касьянова с соавторами (1980, 1983) и В.И.Холодова (1981). Из работ обзорного характера можно, пожалуй, назвать лишь статью С.Н.Яковлева (1993), посвященную биологии размножения. Это и заставило нас представить данный литературный обзор.

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ

В результате недавней ревизии рода *Strongylocentrotus* Brandt, 1835 из морей России (Бажин, 1987, 1989, 1995) установлено, что в Японском море обитают *S. nudus* (A.Agassiz, 1863), *S. intermedius* (A.Agassiz, 1863) и *S. pallidus* (G.O.Sars, 1871). Видовая самостоятельность последнего показана на примере как североатлантических (Vader et al., 1986; Gagnon, Gilkinson, 1994), так и северотихоокеанских (Татаренко, Полтараус, 1991; Бажин, 1995) популяций, хотя в северной Атлантике известны нередкие случаи его гибридизации с *S. droebachiensis* (O.F.Müller, 1776), ограничиваемой различиями в сроках размножения двух этих видов (Strathmann, 1981; Falk-Petersen, Lønning, 1983). Вместе с тем известны также случаи гибридизации между *S. intermedius* и *S. nudus* (Osanaï, 1974).

Методом молекулярной ДНК-ДНК-гибридизации показано (Татаренко, Полтараус, 1988), что *S. pulchellus* Agassiz et Clark, 1907 является синонимом *S. intermedius* (A.Agassiz, 1863). Последнее подтверждается также морфологическими данными (Левин, Бакулин, 1984; Левин, Найдено, 1990). На основании метода молекулярной ДНК-ДНК-гибридизации и морфологического анализа обосновывается необходимость включения *S. nudus* в состав нового рода *Mesocentrotus* (Татаренко, Полтараус, 1993), что систематиками, впрочем, встречено без особого энтузиазма.

АУТЭКОЛОГИЯ

Распределение по глубинам. Наибольшим диапазоном вертикального распределения отличается верхнесублиторально-верхнебатиальный (номенклатура вертикальных зон моря приведена по Беляеву и др., 1959) *S. pallidus*, что, вероятно, связано с большей по сравнению с двумя другими видами величиной его ареала, а также с тем, что в Японском море проходит его южная граница и здесь происходит известное явление "субмергенции" нижних пределов распространения у бореально-арктических и широкобореальных видов (Кафанов, Кудряшов, 2000). В Японском море *S. pallidus* встречается на глубине 107–779 (Agassiz, Clark, 1907; приведен как *S. echinoides*) и 90–1400 м (Поганкин, 1952; приведен как *S. droebachiensis*), причем, по данным А.Г.Бажина (1995), ниже 50 м встречаемость его составляет более 70 % от встречаемости остальных представителей рода *Strongylocentrotus*.

Два других вида, *S. intermedius* и *S. nudus*, приурочены преимущественно к литорально-верхнесублиторальной зоне, до 25 м (Дьяконов, 1938,

1958; Поганкин, 1952; Баранова, 1971; Jensen, 1974; Погребов, 1977; Бажин, 1983, 1995; Фадеев, Ивин, 1985; Селин, 1993), хотя у западного побережья Японских островов известны отдельные находки *S. intermedius* на глубине до 150–225 м (Jensen, 1974) и *S. nudus* — до 150–250 м (Nishimura, 1966; Shigei, 1986).

В течение года морские ежи совершают незначительные вертикальные миграции. Так, у юго-западного Сахалина *S. intermedius* в апреле мигрируют с больших глубин на мелководье в сообщества *Laminaria japonica* и мозаики водорослей, где в это время они еще не образуют плотных скоплений и встречаются единично. По мере созревания гонад и при приближении сроков нереста плотность поселения и биомасса ежей постепенно повышаются, они покрывают 60–80 % поверхности дна (Табунков, 1978).

Отношение к субстрату и степени гидродинамической активности.

Распределение популяций морских ежей, их размерно-возрастной состав и пополнение молодью отчетливо коррелируют с крупномасштабными особенностями топографии побережья, что показано на примере *S. purpuratus* у тихоокеанского побережья США (Ebert, Russell, 1988). Для участков мысов, особенно для сильно выдающихся в океан, характерны апвеллинги и проникновение холодных вод на прибрежные мелководья. В таких районах популяции отличаются низкой численностью мелкоразмерных особей, свидетельствующей о низком и нерегулярном пополнении молодью. В участках между мысами, где апвеллинги обычно отсутствуют, размерно-частотное распределение более равномерно и указывает на значительное ежегодное пополнение. Гидродинамическая активность влияет при этом на успешность оплодотворения (Levitan et al., 1992), на дыхание и продукцию (Klinger et al., 1998).

Аналогичным образом в зал. Посыета Японского моря в открытых бухтах, у мысов, на глубине более 10 м половозрелые особи *S. intermedius* появляются значительно позже, чем на защищенных участках акватории (Найденко и др., 1982). В целом для зал. Петра Великого максимальные размеры *S. nudus* и *S. intermedius* характерны для границы между средней и мористой зонами залива (Чижов, 1988).

Как правило, все представители рода *Strongylocentrotus* предпочитают твердые грунты и талломы крупных водорослей, более подходящие для передвижения с помощью амбулакральных ножек (Laur et al., 1986). При этом разнообразие типов субстрата и их сочетаний, обычное для твердых грунтов, сильно сказывается на особенностях популяций морских ежей. Так, изучение *S. nudus*, *S. intermedius*, и *S. pallidus* в зал. Посыета показало (Морозов, 1981), что на скалах плотность поселений морских ежей в 5 раз выше, чем на галечном грунте, однако размеры животных, собранных на скалах, достоверно меньше; наличие прикрепленных макрофитов на каменистом дне заметно влияло на соотношение численностей разных видов.

Только твердые и имеющие в своем составе крупные фракции грунты с микробиальной пленкой (основным источником пищи для ювенильных особей морских ежей) и многочисленными убежищами от хищников оптимальны для оседания и благополучного развития рекрутов. В мелководной зоне на подвижных субстратах мелкие камни и песок оказывают истирающее действие на крупных особей и дробят панцири мелких. Еще более благоприятным субстратом для оседания являются талломы макрофитов с их обилием микробиальной пленки (Himmelman, 1980; Himmelman et al., 1983a; Pearse, Scheibling, 1991).

На основании многочисленных литературных данных (Дьяконов, 1938; Поганкин, 1952; Fuji, Kawamura, 1970a; Баранова, 1971; Fuji, 1973; Бирюлина, 1975; Погребов, Кашенко, 1976; Погребов, 1977; Фадеев, 1980; Imai, 1980; Фадеев, Ивин, 1985; Селин, Черняев, 1992; Селин, 1993; Бажин, 1995) три рассматриваемых вида по их отношению к грунтам и к степени гидродинамической активности можно охарактеризовать следующим образом. Стеноэдафичным, литофильным видом, предпочитающим населять мелководные прибойные участки, является *S. nudus*; *S. intermedius* проявляет черты эвриэдафичности и обитает на участках со средней и слабой степенью гидродинамической активности как в мелководных, так и в относительно глубоководных биотопах; наконец, *S. pallidus* – выростный эвриэдафичный вид, незначительно предпочитающий смешанные грунты в глубоководных биотопах с ослабленным гидродинамическим режимом. Последнее отражает особенности вертикального распределения *S. pallidus*. При сходных предпочитаемых глубинах *S. nudus* и *S. intermedius* все же заметно различаются по отношению к субстрату. Первый вид обычно встречается на скальном и каменистом грунте, второй – на каменистом и песчаном. Он отличается более короткими иглами и более слабыми амбулакральными ножками, что обуславливает его большую уязвимость во время штормов (Соловьев, 1973). Характерно, что молодь обоих этих видов предпочитает каменисто-песчаные грунты (Чижов, 1988).

Влияние температуры. В верхней зоне япономорского шельфа (глубина 0–50 м) на участке от мыса Поворотного до мыса Золотого, где находятся основные скопления *S. intermedius*, в направлении с юга на север происходит уменьшение температуры, солености, рН, содержания нитратов на фоне незначительного увеличения концентраций кислорода, фосфатов, нитритов и органического фосфора (Рачков, 1995). На северных участках (мыс Золотой – мыс Белкина) этого района побережья, по данным полевых исследований, для нормального развития и созревания гамет *S. intermedius* требуется 1100–1250 градусо-дней, тогда как на более южных – 1450–1500 градусо-дней; температурные диапазоны нереста при этом различаются – соответственно 12–16 и 16–20 °С, что позволяет предполагать наличие двух температурных репродуктивных рас (Викторовская, 1998; Викторовская, Матвеев, 2000).

В соответствии с зонально-биогеографическими характеристиками и диапазонами вертикального распределения три рассматриваемых вида в отношении термотолерантности располагаются в ряд: *S. nudus* (самый теплолюбивый) – *S. intermedius* – *S. pallidus*. Именно поэтому у о.Монерон (Фадеев, Ивин, 1985) и в зал. Анива на южном Сахалине (Смирнов, 1982) на глубине 25–40 м, определяющей распределение прогреваемой поверхностной водной массы, происходит постепенная смена доминирования двух первых видов на *S. pallidus*.

Температура воды, при которой *S. nudus* и *S. intermedius* встречаются в зал. Петра Великого, колеблется от отрицательной в зимний период до 17–23 °С летом (Поганкин, 1952; Баранова, 1971; Морозов, 1981), а в период размножения она составляет в этом районе 14–22 °С (Касьянов и др., 1980), 16–20 °С (Найденко и др., 1982). В закрытых участках бухт, где встречаются оба вида, на глубине 0–4 м вода может прогреваться до 25 °С (Степанов, 1976).

Как указывает З.С.Кауфман (1977), гаметогенез и нерест морских беспозвоночных представляют собой многофазный процесс, отдельные стадии которого проходят при совершенно определенных температурах. В частности, нерест морских ежей происходит при относительно высоких температурах, обеспечивающих быстрое развитие личинок и за-

вершение метаморфоза, а развитие гамет — в более холодный период года, благоприятствующий накоплению питательных веществ в гонадах. Е.А.Залуцкая (1986), например, отмечает, что от посленерестового периода и до середины весны в яичниках *S. intermedius* преобладают процессы синтеза гликогена, после чего, до сезона нереста, — процессы гликогенолиза.

Из пяти стадий половой зрелости в репродуктивном цикле *S. nudus* и *S. intermedius* из зал. Петра Великого три стадии протекают при значительно изменяющихся температурах: стадии начала развития, активного гаметогенеза и преднерестовая проходят соответственно при 1,0–19,2; 2,0–12,6 и 12,6–19,8 °С (Гнездилова, Васильева, 1979). На примере *Pseudocentrotus depressus* и *Hemicentrotus pulcherrimus* показано (Yamada, Mihashi, 1998), что по крайней мере для трех первых делений яиц температурная зависимость интервалов между делениями практически одинакова. Вместе с тем в начале первого цикла дробления имеется период независимости цикла дробления от температуры, начинающийся сразу же после оплодотворения и продолжающийся несколько минут. Предполагается, что этот интервал температурной независимости связан с процессами активации яйца.

Температурная зависимость гаметогенеза позволяет проводить температурную стимуляцию половой активности морских ежей, которая контролируется посредством нейроэндокринной регуляции (Евдокимов, Хотимченко, 1976; Мотавкин, Евдокимов, 1976; Хотимченко, 1980, 1982; Khotimchenko, 1982; Вараксина, Вараксин, 1990; Хотимченко и др., 1993).

С помощью относительно простых методов определения оптимальных температур для раннего развития *S. intermedius* (Ярославцева и др., 1992) Э.П.Сергеева и Л.М.Ярославцева (1994) определили допустимые и оптимальные температуры для ранних стадий развития этого вида. Допустимые температуры (°С) составляют для: оплодотворения — 3–27; развития 100 % яиц до стадии бластулы — 7–24; развития 50 % яиц до стадии бластулы — 5–24; развития до стадии плутеуса — 7–23; роста личинок — 10–23. Оптимальные температуры (°С) составляют для: дробления яиц — 13,5–21,5; развития до стадии бластулы — 18–20; развития от стадии бластулы до стадии гастролы — 14,6–19,2; роста личинок — 17–22. Показано (Ярославцева, Сергеева, 1994), что наиболее адекватным является способ определения относительной асинхронности развития — выявление температуры, при которой переход на каждую следующую стадию совершается с наименьшим разрывом во времени, т.е. наименее асинхронно. Северокорейские исследователи (Kim et al., 1992) установили, что для инкубации яиц *S. pulchellus* (= *S. intermedius*) в искусственных условиях оптимальна температура 12–22 °С. Сходные температурные условия нереста, 15–20 °С, *S. intermedius* указываются для побережий Японии (Kawamura, 1973).

У побережья провинции Ляонин (КНР) зиготы *S. nudus* не способны нормально делиться при температуре ниже 5 и выше 26 °С. Оптимальная температура для развития эмбрионов — 15–25 °С. Плутеус не может нормально развиваться и метаморфизировать при температуре ниже 15 и выше 24 °С, при оптимуме около 20 °С. Для молодежи диапазон предельных температур составляет 0–30, а оптимальных — 16–22 °С. Оптимум для взрослых особей находится в пределах 10–24 °С; при 0 °С они выживают, но движения очень замедлены и рост ослаблен. Из изученных стадий наиболее чувствительны к температуре плутеусы, наименее — взрослые особи (Gao et al., 1993). При наблюдениях за зимовкой спата *S. nudus* в лабораторных условиях и в садках, опущенных в море, установлено, что повышение температуры с 10 до 16 °С усиливает питание и ускоряет

рост (Niu, Wang, 1991). Сходные температурные реакции описаны для ранних стадий развития *S. nudus*, обитающих у побережья провинции Шаньдун (КНР) (Liao, Qio, 1987).

Несмотря на очевидное влияние температуры воды на время настуления и продолжительность нереста у представителей рода *Strongylocentrotus*, непосредственным триггером нереста, как и для других беспозвоночных, скорее всего, выступают метаболиты микроводорослей, выделяющиеся в воду во время "цветения" фитопланктона (Starr et al., 1990). В.В.Евдокимов с соавторами (1997) дополнительно установили, что условия размножения ряда донных гидробионтов, в том числе *S. nudus* и *S. intermedius*, варьируют в зависимости от окружающих их видов макрофитов. Предполагается, что репродуктивный процесс у донных беспозвоночных контролируется экзометаболитами, выделяемыми водорослями.

У *S. nudus* и *S. intermedius* первое деление дробления наступает через 40–50 мин при температуре 20–21 °С. В планктоне зал. Восток Японского моря личинки *S. nudus* появляются во второй декаде июля при температуре поверхностного слоя воды 18,5 °С. Плутеусы I стадии встречаются до конца второй декады августа. В конце августа можно наблюдать плутеусы III стадии, проходящие метаморфоз. К середине сентября личинки *S. nudus* из планктона выходят, хотя в некоторые благоприятные годы могут встречаться в планктоне до конца сентября. Плутеусы I стадии *S. intermedius* начинают появляться в середине июля при температуре поверхностного слоя воды 16,5 °С и наблюдаются с некоторыми перерывами до начала сентября. В начале августа встречаются первые ювенильные особи. Массовое оседание личинок происходит в середине августа (Яковлев, 1976; Яковлев и др., 1976; Касьянов и др., 1983). На юге о.Хоккайдо нерест *S. nudus* наблюдается с середины августа до середины декабря, а нерест *S. intermedius* — с середины августа до конца декабря (Fuji, 1960b). У о.Ребун, у северо-западного побережья Хоккайдо, нерест *S. intermedius* происходит с начала августа до середины сентября (Kawamura, Taki, 1965), а у побережья корейской провинции Канвондо — с сентября по ноябрь (Son et al., 1989). Обнаружение молодежи *S. pallidus* с диаметром панциря 1–3 мм в зал. Петра Великого и у побережий Приморья в начале июля позволяет предполагать, что нерест этого вида приходится на зимние месяцы (январь–февраль) (Викторовская и др., 1997). У прибрежных *S. nudus* и *S. intermedius* многолетние изменения в длительности и сроках оседания личинок, так же как в продолжительности и сроках нереста, весьма четко коррелируют с температурой воды (Agatsuma et al., 1998).

В.М.Воропаев и А.А.Страхов (1977) обнаружили, что в зал. Посыета у *S. intermedius* кроме летне-осеннего периода созревания половых продуктов наблюдается также весенний период, приходящийся на конец апреля — начало мая, когда поверхностная температура воды не превышает 6–8 °С. Оплодотворение икры, полученной весной, и дальнейшее развитие зародышей в экспериментальных условиях протекает нормально при температуре 11–12 °С. При 19 °С оплодотворение происходит у 60 % яйцеклеток, зародыши достигают в основном стадии средней бластулы и вскоре погибают. По данным А.М.Макарычевой (1983), при воздействии температуры 29 °С в течение 5–10 мин эмбрионы на стадии зиготы имеют более низкую температурную устойчивость, чем на других стадиях развития. При действии более высоких температур (31 и 33 °С в течение 10–15 мин) выявлено повышение теплоустойчивости в конце эмбрионального периода, которое сохраняется и у молодых личинок. Предпо-

лагается (Fujisawa, 1992), что терморезистентность эмбрионов морских ежей определяется по материнской линии. На примере баренцевоморских *S. droebachiensis* показано, что если в годовом цикле у прибрежных популяций нерест осуществляется один раз, то у обитающих на больших глубинах он происходит дважды (Оганесян, 1995).

У *S. intermedius* и *S. nudus* изучена (Рябушко, Крайнюк, 1975; Рябушко, 1977, 1978) температурная зависимость скорости потребления кислорода (Q) от сухой массы тела (W): $Q = AWk$, где A и k — эмпирические константы. С повышением температуры k понижается (от 1 при 0 °C до 0,6 при 20 °C), величина A при этом уменьшается. Уровни обмена у обоих видов сходны при одинаковой температуре, различия не выходят за пределы ошибки опыта. При изменении температуры скорость обмена при постоянной массе животных соответствует уравнению Таути. Температурные поправки по "нормальной кривой" Крога неприменимы, так как дают значительные отклонения от наблюдаемых величин. Одной из вероятных причин изменения степенного коэффициента в уравнениях обмена могут быть сезонные различия в развитии гонад.

Фотопериодизм. На примере *S. purpuratus* и *S. droebachiensis* и некоторых других видов установлена фотопериодическая регуляция гаметогенеза. Длинные световые дни подавляют гаметогенез *S. purpuratus*, и пик роста ежей в норме наблюдается летом; при одинаковом режиме питания экспериментальных и контрольных особей это дает основание предполагать зависимое от светового режима перераспределение энергетических ресурсов в процессах соматической и генеративной продукции (Pearse et al., 1986). При обильном кормлении и выдерживании молоди *S. droebachiensis* в условиях осеннего фотопериода удалось вырастить морских ежей с крупными гонадами, гаметогенез которых наблюдался значительно раньше, чем у контрольных особей; эти результаты могут быть использованы при выращивании морских ежей в бассейнах, находящихся на суше (Walker et al., 1998). Созревание гонад у молоди *Antho-cidaris crassispina*, содержащихся в лабораторных условиях при постоянной температуре 20 или 25 °C, протекало более быстро, но при изменении световых условий от непрерывной освещенности до непрерывной темноты происходило одновременно с контрольными особями, содержащимися в условиях, обычных для их естественного местообитания (Sakairi et al., 1989).

Влияние солености. Для периода дробления яиц *S. intermedius* зона оптимальной солености лежит в пределах 26–36 ‰ (Ярославцева и др., 1992). Для инкубации яиц этого же вида оптимальна соленость 29–34 ‰ (Kim et al., 1992). При продолжительном воздействии опреснения отмечены гибель личинок *S. nudus* при солености 18 ‰ и значительное отставание в развитии при 20 ‰. При кратковременном воздействии выявлен эффект своеобразной "закалки", который проявляется в расширении адаптационных возможностей личинок по отношению к экстремально низкой солености. Показано, что этот эффект зависит от продолжительности воздействия солености 18 и 20 ‰, а также от стадии развития, на которой личинки испытывают это воздействие (Ярославцева, Сергеева, 1992).

М.В.Поганкин (1952) указывает экстремально низкие значения солености, 5,9 ‰, при которых якобы могут существовать взрослые особи *S. nudus* и *S. intermedius*. Эти данные в последующем не нашли подтверждения, и А.Г.Бажин (1995) обозначает диапазон солеустойчивости *S. nudus* и *S. intermedius* в пределах от нормальной океанической до 26–30 ‰, что в принципе соответствует величинам, оптимальным для развития личинок (см. выше). Речной сток отрицательно влияет на репродук-

тивную функцию морских ежей (Яковлев и др., 1976; Sun, Gao, 1991), что, помимо прочего, связано, вероятно, и с изменениями ионного состава воды (Schuel et al., 1982; Cameron et al., 1989; Green et al., 1990; Stickle et al., 1990).

Влияние содержания кислорода в воде. У *S. nudus* и *S. intermedius* не обнаружено корреляции интенсивности дыхания с концентрацией кислорода в воде выше "начального лимитирующего уровня"; концентрация кислорода в целомической жидкости не зависит от концентрации кислорода в воде в интервале от 1,5 до 10,0 млО₂/л и от размеров тела (Одинцов, Рябушко, 1979). Независимый тип дыхания морских ежей рода *Strongylocentrotus* обеспечивается низкой концентрацией кислорода в целомической жидкости при высоком уровне содержания лактата во внутренних органах (Ryabushko et al., 1980; Рябушко, 1986). При этом гонады морских ежей имеют низкий уровень аэробного обмена и слабую циркуляторную систему, вследствие чего они длительное время находятся в условиях гипоксии и аноксии (Bookbinder, Shick, 1986). Все это свидетельствует о том, что содержание кислорода в воде слабо влияет на метаболизм и биологию развития морских ежей рода *Strongylocentrotus*.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ

Размножение и плодовитость. Половозрелыми *S. nudus* становятся при достижении диаметра панциря 40–45 мм (Fuji, 1960a-c; Вараксина и др., 1977; Касьянов и др., 1980; Imai, 1980; Яковлев, 1993). Соотношение полов в популяциях равное. Внешний половой диморфизм не выражен, хотя Осанаи (Osanaï, 1980) отмечает, что у *S. nudus* и *S. intermedius* генитальные папиллы самца выглядят как сосковидные бугорки, а у самки — это маленькие выпуклости, иногда проявляющиеся на поверхности панциря. Гермафродитные особи не встречены. Имеется пять гроздевидных гонад. Цвет их варьирует у самок от кремового до темно-коричневого, у самцов — от оранжевого до темно-красноватого (Лепская, 1997). Встречаются крупные особи (до 90 мм в диаметре панциря) с темно-серыми, небольшими гонадами в преднерестовый период — это старые особи, не участвующие в нересте. У *S. pallidus* по внешним признакам и цвету гонад пол идентифицировать практически невозможно (Викторовская и др., 1997).

Объем гонад в ходе нереста у крупных особей (60–70 мм) *S. nudus* и *S. intermedius* изменяется в среднем от 20 до 5 мл. Если допустить, что объем выметанных яйцеклеток равен 15 мл, то плодовитость составит в среднем 10 млн. яйцеклеток. В благоприятных условиях у одной и той же самки в сезон размножения может быть выметано несколько порций ооцитов. Таким образом, у особей с диаметром панциря 60–75 мм плодовитость может достигать 20–25 млн. яйцеклеток (Касьянов и др., 1980).

Половозрелыми *S. intermedius* становятся при достижении диаметра панциря 40–45 мм, на третьем году жизни, хотя зрелые гаметы встречаются и у более мелких особей (Fuji, 1960a, 1967; Tajima et al., 1978; Вараксин, 1980; Касьянов и др., 1980; Яковлев, 1993). Промысловую часть популяции (т.е. особи с развитыми гонадами) у юго-западного Сахалина составляют особи в возрасте от 2+ до 6+ лет (Табунков, Сабитова, 1985). Самки с диаметром панциря 55–70 мм могут выметать за сезон размножения до 25 млн. яйцеклеток (Яковлев, 1987). Объем гонад в ходе полового цикла изменяется и у самок, и у самцов примерно одинаково. Перед нерестом у особей с диаметром панциря 60 мм он может составлять 15–25 мл и уменьшаться в ходе нереста до 2–4 мл. Весной и поздней осенью объем гонад составляет 5–7 мл, а зимой уменьшается до 1–2 мл. Гонадный индекс, таким образом, пропорционален степени зрелости гонады

(Хотимченко, 1987). Вместе с тем у *S. pallidus* гонадный индекс состав — ляет в среднем 7–8 %, когда гонады находятся на первой, второй и третьей стадиях развития. Асинхронное развитие гамет у разных особей *S. pallidus* на севере и юге Приморья свидетельствует о растянутом периоде нереста этого вида с порционным созреванием и выметом гамет, а также о разных сроках размножения в этих районах (Викторовская и др., 1997).

У *S. pallidus* с диаметром панциря 30–40 мм пол четко диагностируется, однако половозрелыми считаются особи с диаметром панциря 45 мм. Соотношение самцов и самок примерно одинаковое, но в направлении с юга на север у побережья Приморья относительное количество самок снижается; в этом же направлении уменьшается величина гонадного индекса (Викторовская и др., 1997; Мясников, 1997).

У *S. nudus* и *S. intermedius* сезон размножения по продолжительности и срокам может не совпадать в разных частях их ареалов. Меньшие различия наблюдаются на одной акватории в разные годы. При растянутом нересте одновременно с выметом созревает часть гамет, участвующих затем в этом же нересте. Такому размножению обычно соответствуют низкие значения гонадного индекса перед нерестом. В некоторых районах в период одного сезона размножения морские ежи нерестятся 2–3 раза, чему соответствует число пиков гонадных индексов. При этом нерест осуществляется за счет созревания половых клеток разных генераций. В районах, где нерест короткий, обычно созревает огромное количество гамет, о чем свидетельствуют самые высокие значения гонадного индекса перед нерестом. Основная доля воспроизводства приходится на животных, обитающих до глубины 10–15 м. Особи, обитающие глубже, имеют более низкие преднерестовые величины гонадного индекса, и нерест у них начинается позже. Таким образом, преднерестовые показатели гонадных индексов могут заметно различаться на разных участках в пределах относительно небольшой акватории (Яковлев, 1977).

По многолетним наблюдениям в зал. Восток Японского моря, сильное волнение моря стимулирует вымет морскими ежами зрелых гамет, однако частые штормы в сезон размножения препятствуют накоплению в гонадах большого количества зрелых гамет. После штормов средние значения объемов гонад у половозрелых морских ежей резко понижаются (Касьянов и др., 1980).

Динамика численности. Анализ размерно-частотного состава популяций *S. nudus* и *S. intermedius* (Брыков, 1975; Селин, Черняев, 1992; Селин, 1993) из зал. Петра Великого показывает, что при преобладающей унимодальности распределений наблюдается явный дефицит малоразмерных особей. То же самое обнаружено при анализе размерно-частотных гистограмм *S. pallidus*, где преобладают особи с диаметром панциря 40–50 мм (Викторовская и др., 1997; Мясников, 1997). Это может свидетельствовать либо об избирательной элиминации молоди хищниками, либо о пространственной разобщенности генеративной и репродуктивной частей популяций. Скорее всего, влияют обе причины, поскольку известна определенная селективность оседающих личинок к типу субстрата (Найденко, 1982; Pearce, Hines, 1987; Rowley, 1989; Harrold et al., 1991; Kenner, 1992) и к следам жизнедеятельности взрослых животных (Pearce, Scheibling, 1990), а молодь, более доступная хищникам, использует различного рода убежища (Breen et al., 1985; Pearce, Hines, 1987; Sloan et al., 1987; Scheibling, Hamm, 1991). Вместе с тем для *S. franciscanus* установлена (Adkins et al., 1981) необычайно низкая величина пополнения молодь, достигающая всего 5,5 % от численности всей популяции и определяющая необходимость строгого квотирования промысла. Эберт и Рассел

(Ebert, Russel, 1993) на примере этого же вида установили, что для особей с диаметром панциря 11–40, 41–70 и 71–100 мм выживаемость составляет соответственно 91, 82 и 63 %, и объясняют дифференциальную смертность либо дифференциальной выживаемостью, либо специфической для размерных групп иммиграцией, возможно, связанной с антагонистическими взаимоотношениями.

Рост, продолжительность жизни и продукция. Исследования, основанные на анализе размерно-частотного распределения *S. intermedius* из зал. Восток Японского моря (Селин, 1993), показывают, что 2–6-летние особи растут почти так же интенсивно, как у берегов Хоккайдо в природе и в лабораторных условиях (Fuji, 1967). Двухлетние особи имеют в среднем диаметр панциря 20–31 мм, трехлетние – 31–41, четырех- – 38–51, пяти- – 49–63, шести- – 59–71, а семилетние – 68–77 мм; масса тела в этом возрасте составляет соответственно 3,7–13,1; 13,0–29,2; 23,5–54,5; 48,6–99,7; 82,7–140,6 и 124,1–177,0 г. На мелководье юго-западного Сахалина продолжительность жизни *S. intermedius* немногим превышает 5 лет, к этому времени диаметр панциря достигает 70 мм (Табунков, 1978).

В лабораторных условиях показано, что в течение первого года жизни *S. intermedius* вырастают до $25,41 \pm 0,51$ мм в диаметре панциря (Найденко, Дзюба, 1982а, б; Найденко, 1983) или до 5 мм за три месяца (октябрь – декабрь) после оседания (Tajima, Fukuchi, 1991).

Исследована взаимозависимость интенсивности обмена и скорости роста этого вида (Брегман, 1971), причем в качестве исходных данных использована модель линейного роста (Fuji, 1967). По данным Ю.Э.Брегмана, до возраста приблизительно 2,25 года рост массы тела *S. intermedius* происходит очень быстро и может быть выражен экспоненциальной функцией: $W_t = 0,107e^{2,27t}$, где W_t – масса тела (ккал) к возрасту t (годы). Позже, несомненно в связи с развитием гонад и снижением эффективности использования усвоенной пищи на рост, интенсивность роста уменьшается, и начиная с возраста 2,25 года рост массы половозрелых ежей можно аппроксимировать S-образной кривой и описать уравнением:

$$W_t = [3,82 - 1,36e^{-1,07(t-2,25)}]^{2,9373},$$

где **3,82** – дефинитивная масса тела (54 ккал).

Показано, что у япономорского побережья Хоккайдо *S. intermedius* растут медленнее, чем в условиях хорошо прогреваемого искусственного канала (Saito, Miyamoto, 1983).

По результатам многолетних исследований *S. intermedius* у южного побережья Хоккайдо охарактеризован годовой баланс популяции в суммарной сухой массе и в массе азота (Fuji, Kawamura, 1970b). В приходной части этого баланса учтены начальная биомасса, рост, иммиграция и пополнение молодью; в расходной – конечная биомасса, естественная смертность и выселение, вымет гамет и промысел. Исходя из количества выедаемых ежами макрофитов рассчитано, что ростовой коэффициент, выраженный в сухом веществе, составляет около 10 %, а полезная продукция – 4 %. Годовое потребление пищи популяцией ежей составляет около половины годового прироста (продукции) популяции донных макрофитов – ламинарии и ульвы.

Сопоставление данных, полученных методом "вероятностной бумаги" по размерно-частотным гистограммам (Smith et al., 1998) и по зонам роста на пластинках скелета, позволило В.А.Брыкову (1975) установить, что максимальный возраст *S. nudus* в зал. Восток составляет 16 лет; большинство животных имеет возраст 4–7 лет, однако особи с возрастом

более 10 лет встречаются довольно часто. Максимальный линейный прирост у *S. nudus* отмечен на первом году жизни, максимальный прирост массы тела — на третьем году. Темпы линейного роста и роста массы значительно снижаются после достижения половозрелости в возрасте 3 лет, хотя увеличение линейных размеров происходит на протяжении всей жизни. Средний диаметр панциря 10-летних особей составляет $52,6 \pm 1,1$ мм, средняя масса — $64,8 \pm 4,2$ г (Брыков, 1979).

Для *S. droebachiensis* установлена температурная зависимость скорости роста: 0,24 г/нед при 11 °С и 0,17 г/нед при 5 °С, — на которую практически не оказывали влияние состав пищи и проточность воды в аквариуме (Klinger et al., 1998).

СИНЭКОЛОГИЯ

Роль в донных сообществах. Морские ежи *S. intermedius* и *S. nudus* — обыкновенные компоненты населения твердых грунтов литорали и верхней сублиторали материкового побережья Японского моря и нередко кодоминируют в сообществе *S. nudus*+*S. intermedius*. К сожалению, данные об их количественном распространении (Дьяконов, 1938; Поганкин, 1952; Скарлато и др., 1967; Пропп, Будин, 1969; Баранова, 1971, 1978; Бирюлина, 1975; Погребов, 1977; Фадеев, 1980), полученные в период, предшествующий интенсивному регулируемому, любительскому и браконьерскому промыслу, в значительной мере устарели, а о роли *S. pallidus* в донных сообществах Японского моря практически ничего не известно.

В зал. Восток Японского моря сообщество *S. nudus*+*S. intermedius* распространено на глубине 2–6 м на гравии, гальке, ракушке, валунах и скалах; при общей биомассе животных, оцениваемой в 712,3 г/м², *S. nudus* и *S. intermedius* дают в среднем соответственно 362,0 и 93,1 г/м² (Погребов, Кашенко, 1976). По данным А.Г.Бажина (1995), вдоль центрального Приморья *S. nudus* и *S. intermedius* совместно встречаются на разных типах побережья, реже обитая только в опресненных участках бухт и загрязненных участках. Частота встречаемости *S. nudus* выше таковой *S. intermedius* в районах, характеризующихся активной гидродинамикой. Так, в Амурском, Уссурийском заливах, заливах Посьета, Находка и Восток в открытых районах, возле островов, мысов и в центральных частях бухт средняя плотность поселений *S. nudus* достоверно выше таковой *S. intermedius* (соответственно 2,2 и 0,8 г/м²), тогда как на закрытых от волнения участках и в закрытых бухтах средние плотности поселений обоих видов достоверно не различаются (соответственно 1,2 и 1,6 г/м²). Это согласуется с результатами исследований М.Г.Бирюлиной (1975), оценивавшей промысловые запасы *S. nudus* и *S. intermedius* в зал. Петра Великого соответственно в 86 и 8 тыс. ц и отмечавшей, что за период с 1939 по 1970 г. численность этих видов не испытывала существенных колебаний.

У юго-западного Сахалина, по данным В.Д.Табункова и С.Э.Сабитовой (1985), *S. intermedius* обычен в самой верхней сублиторали (до 0,7 м), в биоценозе мозаики водорослей на глубине 0,7–1,0 м и в зоне рифовой гряды с зарослями ламинарии японской. Плотность популяций в верхней сублиторали на протяжении мая–августа оставалась постоянной и составляла в среднем 22 экз./м² при биомассе 644,5 г/м². Плотность и биомасса популяций в биоценозе мозаики водорослей возрастала к концу июля до 40 экз./м² и 1050 г/м², затем резко снижалась и опять возрастала к концу августа. Плотность и биомасса в зоне рифовой гряды изменялась так же, как в биоценозе мозаики водорослей, хотя в конце августа не

достигала уровня величин, наблюдавшихся там в конце июня (795 экз./м² и 14,5 кг/м²). Колебания численности *S. intermedius* определяются нерестовыми и кормовыми миграциями. Общая смертность (по модели Бивертон-Холта) составляет 69 %. Максимальная численность наблюдается в возрасте 2+ и 3+ лет, после чего происходит значительная убыль.

Будучи типичными представителями пастбищной пищевой цепи, морские ежи рода *Strongylocentrotus* оказывают существенное структурующее влияние на донные биоценозы, иногда полностью выедая заросли прибрежных макрофитов и регулируя таким образом видовой состав и показатели обилия других донных беспозвоночных, рыб и морских млекопитающих (Fuji, 1973; Duggins, 1981; Tegner, Dayton, 1981, 1991; Wharton, Mann, 1981; Keats et al., 1982, 1990; Pringle et al., 1982; Stewart et al., 1982; Mann, 1985; Miller, 1985; Witman, 1985; Ojeda, Dearborn, 1989; Scheibling, Raymond, 1990; Tegner, Dayton, 1991; Watanabe, Harrold, 1991; Tegner et al., 1995). Известно (Cowen et al., 1982; Himmelmann et al., 1983b; Harrold, Reed, 1985; Scheibling, 1986; Keats, 1991; Agatsuma et al., 1997), что после искусственного удаления или массовой смертности морских ежей, вызванной, например, эпизоотиями (Raymond, Scheibling, 1987; Jellet et al., 1988; Skadsheim et al., 1995), растительность прибрежных акваторий в значительной мере восстанавливается.

Трофодинамика и роль в пищевых цепях. Практически все аспекты питания и пищевых взаимоотношений морских ежей рода *Strongylocentrotus*, на примере главным образом *S. droebachiensis*, подробно рассматривает В.И.Холодов (Холодов, 1981; Холодов и др., 1983): качественные и количественные закономерности питания, состав пищи, включение углерода твердой и растворенной пищи в биосинтез морских ежей, выделение неусвоенной пищи и продуктов распада, энергетический баланс, роль в питании других животных и др. Поэтому ограничимся здесь приведением лишь дополнительных сведений об особенностях питания *S. nudus* и *S. intermedius*.

Хотя морские ежи практически всеядны, они предпочитают питаться бурными, зелеными и красными корковыми водорослями, морскими травами, а также детритом (Fuji, Kawamura, 1970b; Kawamura, 1973; Nabata, Sakai, 1996). При наличии специфических репеллентов, выделяемых макрофитами (Sakata et al., 1991; Shiraishi et al., 1991), морские ежи проявляют определенную селективность в выборе отдельных видов водорослей в качестве пищевых объектов (Hayakawa, Kittaka, 1984; Gao et al., 1990).

Ламинария считается наиболее важной пищей для морских ежей (Kawamura, 1973; Agatsuma et al., 1993; Abe, Tada, 1994; Nabata et al., 1999), так как способствует продуцированию гонад с хорошими качественными и количественными показателями. Так, при питании кораллиновыми водорослями, в частности литофиллумом (*Lithophyllum yessoensis*), масса гонад в течение всего года остается очень низкой, но, если ежей в возрасте трех лет и старше перенести на ламинариевые поля, достаточно всего 3–4 мес, чтобы гонадный индекс повысился до 15–20 % (Agatsuma et al., 1996; Agatsuma, 1997; Agatsuma, Kawai, 1997). Питание ежей на ламинариевых плантациях, даже при низких рационах, увеличивает их соматический и гонадный рост, повышает репродуктивный эффект и плодовитость (Minor, Scheibling, 1997).

Вкусовые качества гонад, прямо влияющие на их коммерческую ценность, определяют свободные аминокислоты, причем глицин и аланин придают гонадам сладковатый вкус, а валин – горьковатый. При кормлении морских ежей рыбой гонады хорошо развиваются, но имеют горький вкус, что обусловлено значительным преобладанием валина. При

кормлении ежей ламинарией содержание глицина и глутамина относительно валина в гонадах всегда выше, и вкус таких гонад сладкий. Цвет икры при кормлении ежей ламинарией ярко-желтый или лимонный, что является одним из основных визуальных показателей ее хороших товарных качеств (Hoshikawa et al., 1998; Крупнова, Павлючков, 2000). Все это заставляет японских фермеров при выращивании морских ежей создавать специальные ламинариевые плантации или пересаживать животных на естественные заросли ламинарии.

ПРОМЫСЕЛ. ПЕРСПЕКТИВЫ МАРИКУЛЬТУРЫ

По прогнозным оценкам ТИПРО-центра (Прогноз ..., 2000), величины оптимального допустимого улова (ОДУ) *S. nudus*, *S. intermedius* и *S. pallidus* у материкового япономорского побережья России на 1996–2000 гг. оценивались следующим образом (в тыс.т): 1996 – 2,06; 1997 – 3,19; 1998 – 3,37; 1999 – 1,52 и 2000 – 2,42. Однако в 1996–1998 гг. доля промысла от прогнозных оценок вылова составила всего 30 %. Промысловой мерой *S. intermedius* и *S. pallidus* принят размер особей с длиной панциря 45 мм, *S. nudus* – 50 мм.

В зал. Петра Великого промыслом осваиваются *S. intermedius* и *S. nudus*, хотя предпочтение отдается первому виду из-за более высоких товарных качеств гонад. В 1997 г., согласно официальной статистике, в среднем по заливу выловлено 68 % рекомендованного объема промысла. Промысел *S. nudus* лишь начинает развиваться. В 1997 г. его добыча составила 38 т, что составляет лишь 8 % ОДУ. Промысел ведется только водолазным способом, в основном на глубине до 7–9 м, хотя известны простые орудия сбора морских ежей с малых глубин (Серебров, 1997), в том числе ловушки, которые могут быть использованы и для промысла глубоководного *S. pallidus* (Царева, 1988). Биомассы *S. nudus* пока остаются достаточно высокими для всей акватории залива – 200–500 г/м². К промысловому изъятию для *S. intermedius* и *S. nudus* в зал. Петра Великого предлагается 16 %, среднее между максимально допустимым (23 %) и традиционным (10 %), т.е. 156 т.

В среднем и северном Приморье, в пределах от мыса Поворотного до мыса Туманного, объем вылова *S. intermedius* предполагается в 2000 г. поднять до 900 т. Перспективным объектом промысла здесь является *S. pallidus*, промысловый запас которого на глубинах 50–300 м составляет около 10 тыс.т. При 10 %-ной промысловой нагрузке ОДУ этого вида составляет 1000 т. Вместе с тем учитывая, что к настоящему времени не разработаны орудия лова, типы приманок, тактика и стратегия промысла, вылов его в режиме контрольного лова вряд ли превысит 500 т. Промысловые запасы *S. nudus* в северном Приморье незначительны (800 т), и при 10 %-ном изъятии ОДУ в 2000 г. составит 80 т, из них 20 т в режиме контрольного лова.

Чрезмерная промысловая, в том числе браконьерская, нагрузка на популяции *S. nudus* и *S. intermedius*, значительная продолжительность их жизни, низкие величины пополнения, а также уменьшение запасов ламинарии вследствие нерационального промысла и использования травмирующих средств добычи – ваеров (Крупнова, 1996) – настоятельно требуют совершенствования оценок квотирования промысла и расчета оптимальной промысловой нагрузки – искусственного регулирования среднестатистической величины улова на промысловое усилие (Брегман, Седова, 1995; Малкин, 1995; Борисенко, 1996; Раков, 1996; Низяев, Букин, 1999).

Оптимальным способом увеличения добычи и улучшения коммерческих качеств продукта является создание моно- или поликультурных

хозяйств для искусственного выращивания морских ежей. Биотехнология его достаточно хорошо разработана в Японии (Department of Mariculture..., 1984; Otaki et al., 1984; Uni zoyōshoru to kakō gyūtsū, 1993; и др.), в Канаде (Bedard, 1973) и в США (Shaw, 1987). В простейшем случае, как это практикуется в Норвегии (Raa, 1995) и в России (Крупнова, Pavlyuchkov, 1999), предлагается собирать молодь морских ежей и выращивать их в отгороженных участках бухт, на искусственной подкормке; при хорошем кормлении гонадный индекс может увеличиваться при этом от обычных 10–15 % до 35 %. В Приморье также возможно создание специализированных хозяйств по воспроизводству и выращиванию морских ежей на природных и искусственно созданных кормовых полях (Павлючков, Крупнова, 1999, 2000; Крупнова и др., 2000).

Литература

- Бажин А.Г.** Роль иглокожих как фонообразующих организмов в ландшафтных группировках бухты Витязь (Японское море) // Биологические ресурсы шельфа, их рациональное использование и охрана: Тез. докл. 2-й регион. конф. мол. ученых и спец. Дальн. Вост. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. — С. 4.
- Бажин А.Г.** Новые видовые признаки морских ежей рода *Strongylocentrotus* // Проблемы филогении и систематики иглокожих: Тез. докл. 6-го Всесоюз. симпоз. по иглокожим. — Таллинн, 1987. — С. 4–5.
- Бажин А.Г.** Таксономическое значение морфологии зубов морских ежей рода *Strongylocentrotus* // Гидробиологические исследования в Авачинской губе. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. — С. 69–76.
- Бажин А.Г.** Видовой состав, условия существования и распределение морских ежей рода *Strongylocentrotus* морей России: Дис... канд. биол. наук. — Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 1995. — 126 с.
- Баранова З.И.** Иглокожие залива Посъета Японского моря // Исслед. фауны морей. — 1971. — Вып. 8(16). — С. 242–264.
- Баранова З.И.** Иглокожие в биоценозах верхних отделов шельфа залива Посъета и юго-западного побережья о. Сахалин // Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов: Сов.-амер. симпоз. по программе "Биол. продуктивн. и биохимия Мирового океана". — Л.: Наука, 1978. — С. 126–128, 257–259.
- Беляев Г.М., Бирштейн Я.А., Богоров В.Г. и др.** О схеме вертикальной зональности океана // ДАН СССР. — 1959. — Т. 129, № 3. — С. 658–661.
- Бирюлина М.Г.** Распределение и запасы морских ежей *Strongylocentrotus nudus* и *Strongylocentrotus intermedius* в заливе Петра Великого (Японское море) // Тр. ТОИ ДВНЦ АН СССР. — 1975. — Т. 9. — С. 102–113.
- Борисенко Е.Э.** Особенности оценки запасов некоторых видов беспозвоночных // Рыбохозяйственные исследования океана: Мат-лы юбил. науч. конф. — Владивосток: Дальрыбвтуз, 1996. — С. 144–145.
- 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., Седова Л.Г.** "Метод демографического баланса" как альтернатива практикуемому методу экспертных оценок допустимого промыслового изъятия дальневосточных беспозвоночных // Тез. докл. 6-й Всерос. конф. по пробл. промысл. прогнозир. — Мурманск, 1995. — С. 25–26.
- Брыков В.А.** Об индивидуальном возрасте и продолжительности жизни некоторых видов морских ежей Японского моря // Биол. моря. — 1975. — № 2. — С. 39–44.
- Брыков В.А.** Рост правильного морского ежа *Strongylocentrotus nudus* Agassiz в заливе Восток Японского моря // Мат-лы 4-го Всесоюз. colloквиума по иглокожим. — Тбилиси, 1979. — С. 27–29.
- Бузников Г.А., Подмарев В.К.** Морские ежи *Strongylocentrotus droebachiensis*, *S. nudus*, *S. intermedius* // Объекты биологии развития. — М.: Наука, 1975. — С. 188–216.

Буровина И.В., Мотавкин П.А., Пивоварова Н.Б., Скульский И.А. Влияние меди на оплодотворение и ионный состав овоцитов морского ежа *Strongylocentrotus nudus* // Биол. моря. — 1981. — № 6. — С. 61–67.

Вараксин А.А. Развитие половой железы и дифференцировка пола у морского ежа *Strongylocentrotus nudus* // Зоол. журн. — 1980. — Т. 59, № 12. — С. 1895–1898.

Вараксина Г.С., Вараксин А.А. Влияние эстрадиола и тестостерона на сперматогенез морского ежа *Strongylocentrotus nudus* // Биол. моря. — 1990. — № 2. — С. 47–51.

Вараксина Г.С., Ващенко М.А., Новиков Г.П. Сравнительная характеристика половых циклов у иглокожих залива Петра Великого (*Strongylocentrotus nudus*, *S. intermedius*, *Scaphechinus griseus*, *Asterias amurensis*, *Patiria pectinifera*) // Систематика, эволюция, биология и распространение современных и вымерших иглокожих. — Л.: ЗИН АН СССР, 1977. — С. 13–14.

Васьковский В.Е., Ромашина Н.А. Морской еж *Strongylocentrotus intermedius* как источник эйкозапентаеновой кислоты // Биоорган. химия. — 1983. — Т. 9, № 2. — С. 266–269.

Ващенко М.А. Влияние дисперсантов на эмбриональное развитие морского ежа *Strongylocentrotus nudus* // Биол. моря. — 1978. — № 5. — С. 56–62.

Ващенко М.А. Влияние водорастворимых углеводов легкого дизельного топлива на развитие половых клеток и качество потомства у морского ежа *Strongylocentrotus nudus* // Биол. моря. — 1980. — № 4. — С. 68–73.

Ващенко М.А. Авторадиографическое исследование влияния водорастворимых углеводов легкого дизельного топлива на синтез РНК и белка в овоцитах морского ежа *Strongylocentrotus nudus* // Биол. моря. — 1983. — № 3. — С. 47–51.

Ващенко М.А., Жадан П.М. Биотестирование донных осадков залива Петра Великого (Японское море) с использованием половых клеток, эмбрионов и личинок морского ежа // Океанол. — 1993. — Т. 33, № 1. — С. 121–125.

Ващенко М.А., Жадан П.М. Влияние загрязнения морской среды на воспроизводство морских донных беспозвоночных // Биол. моря. — 1995. — Т. 21, № 6. — С. 369–377.

Ващенко М.А., Жадан П.М., Карасева Е.М., Лукьянова О.Н. Нарушение репродуктивной функции морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в загрязненных районах залива Петра Великого Японского моря // Биол. моря. — 1993. — № 1. — С. 57–66.

Ващенко М.А., Жадан П.М., Ковалева А.А., Чекмасова Н.М. Морфометрический и гистологический анализ половых желез морских ежей *Strongylocentrotus intermedius*, обитающих в условиях антропогенного загрязнения (зал. Петра Великого Японского моря) // Экология. — 1992. — № 1. — С. 46–54.

Ващенко М.А., Жадан П.М., Малахов В.В., Медведева Л.А. Токсическое действие хлорида ртути на половые клетки и эмбрионы морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Биол. моря. — 1995. — Т. 21, № 5. — С. 333–340.

Ващенко М.А., Найдено Т.Х. Влияние длительного содержания морских ежей в среде с углеводородами на развитие их личинок // Биол. моря. — 1989. — № 1. — С. 59–65.

Викторовская Г.И. Экология размножения морских ежей у побережья северного Приморья / ТИПРО-центр. — Владивосток, 1998. — 32 с. — Деп. во ВНИЭРХ, № 1338-рх98.

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., Мясников В.Г., Павлючков В.А. Особенности размножения и ресурсы палевого морского ежа у берегов Приморья // Рыб. хоз-во. — 1997. — № 6. — С. 32–34.

Власова Г.А., Христофорова Н.К. Действие кадмия на ранний онтогенез морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Биол. моря. — 1982. — № 4. — С. 31–36.

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.

Гнездилова С.М., Васильева В.С. Температурная зависимость репродуктивного процесса морских ежей рода *Strongylocentrotus* залива Петра Великого // Мат-лы 4-го Всесоюз. colloквиума по иглокожим. — Тбилиси, 1979. — С. 49–52.

Гнездилова С.М., Щепин Ю.В. Гистологические и биохимические изменения в гонаде морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* при действии кадмия // Биол. моря. — 1983. — № 6. — С. 44–49.

Диннел П.А. Эволюция и современный статус биотеста, основанного на оценке оплодотворяющей способности сперматозоидов морского ежа (Sea Urchin Sperm Test) // Биол. моря. — 1995. — Т. 21, № 6. — С. 390–397.

Дуркина В.Б. Развитие потомства, полученного из морского ежа *Strongylocentrotus intermedius*, подвергнутого действию меди и цинка // Биол. моря. — 1994. — Т. 20, № 4. — С. 305–310.

Дуркина В.Б. Морфофункциональные изменения в развитии потомства морских ежей как следствие воздействия меди и цинка на взрослых особей // Биол. моря. — 1995. — Т. 21, № 6. — С. 398–402.

Дьяконов А.М. Иглокожие (Echinodermata) залива Сяоху в Японском море // Тр. гидробиол. экспед. ЗИН АН СССР 1934 г. на Японское море. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. — Вып. 1. — С. 426–498.

Дьяконов А.М. Иглокожие (Echinodermata), кроме голотурий, собранные Курило-Сахалинской экспедицией 1947–1949 годов // Исслед. дальневост. морей СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. — Вып. 5. — С. 271–356.

Евдокимов В.В., Родин В.Е., Викторовская Г.И., Павлючков В.А. Размножение морских ежей и приморского гребешка в прибрежных сообществах Японского моря // Онтогенез. — 1997. — Т. 286, № 1. — С. 49–54.

Евдокимов В.В., Хотимченко Ю.С. Влияние температуры и некоторых других факторов на гаметогенез морских ежей // Экспериментальная экология морских беспозвоночных. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. — С. 67–69.

Залуцкая Е.А. Содержание гликогена в яичниках морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Биол. моря. — 1986. — № 5. — С. 38–44.

Касьянов В.Л., Медведева Л.А., Яковлев С.Н., Яковлев Ю.М. Размножение иглокожих и двустворчатых моллюсков. — М.: Наука, 1980. — 208 с.

Касьянов В.Л., Крючкова Г.А., Куликова В.А., Медведева Л.А. Личинки морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. — М.: Наука, 1983. — 216 с.

Кауфман З.С. Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных как адаптация к существованию в условиях высоких широт. Морфоэкологические и эволюционные аспекты проблемы. — Л.: Наука, 1977. — 265 с.

Кафанов А.И., Кудряшов В.А. Морская биогеография: Учебное пособие. — М.: Наука, 2000. — 176 с.

Кобаяси Н., Найдено Т.Х., Ващенко М.А. Стандартизация биотеста с использованием зародышей морского ежа // Биол. моря. — 1994. — Т. 20, № 6. — С. 457–464.

Ковековдова Л.Т., Симоконь М.В. Микроэлементный состав промысловых иглокожих залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. — 1995. — Т. 118. — С. 120–123.

Коммерческий бюллетень / Госкомрыболовства РФ, ОАО "Феджи-Билдинг-Дальрыбсистемтехника". — Владивосток, 1997. — Вып. 1. — 40 с.

Крупнова Т.Н., Павлючков В.А., Жук А.П. Создание эколого-экономического поликультурного хозяйства // Экологический вестник Приморья. Марикультура. — 2000. — № 4. — С. 12–17.

Крупнова Т.Н., Павлючков В.А. Питание серого морского ежа (*Strongylocentrotus intermedius*) в северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2000. — Т. 127. — С.

Левин В.С., Бакулин С.В. Морфологическая изменчивость *Strongylocentrotus intermedius* и вопрос о таксономическом статусе *S. pulchellus* (Camarodonta, Strongylocentrotidae) // Зоол. журн. — 1984. — Т. 63, № 11. — С. 1661–1670.

Левин В.С., Найдено Т.Х. Изменчивость морфологических признаков морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в культуре // Биология морских беспозвоночных. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. — С. 84–90.

Лепская Н.В. Изучение разнообразия окраски гонад морских ежей Приморья // Дальневост. регион. конф. мол. ученых "Фундаментальные проблемы

охраны окружающей среды": Тез. докл., кн. 1. — Владивосток, 1997. — С. 62—63.

Макарычева А.М. Устойчивость морского ежа *Strongylocentrotus nudus* к высокой температуре в эмбриональном и раннем личиночном периодах развития // Биол. моря. — 1983. — № 2. — С. 26—31.

Малкин Е.М. Принцип регулирования промысла на основе концепции репродуктивной изменчивости популяций // Вопр. ихтиол. — 1995. — Т. 35, № 4. — С. 537—540.

Мойсейченко Г.В., Черкашин С.А. Использование гамет, эмбрионов и личинок морского ежа для оценки токсичности буровых растворов и их компонентов // Биол. моря. — 1995. — Т. 21, № 6. — С. 419.

Морозов Н.Н. Некоторые особенности экологии морских ежей рода *Strongylocentrotus* // Вестн. зоол. — 1981. — № 6. — С. 77—79.

Мотавкин П.А., Евдокимов В.В. Экспериментальная регуляция оогенеза у морских ежей // Цитология. — 1976. — Т. 18, № 1. — С. 22—26.

Мясников В.Г. Состояние и распределение ресурсов глубоководного ежа у берегов северного Приморья // Рыб. хоз-во. — 1997. — № 3. — С. 27—28.

Найденко В.П., Третьяков А.С., Школдин А.В. Зависимость сроков полового созревания морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в заливе Посыета от условий местообитания // Подводные гидробиологические исследования. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. — С. 142—146.

Найденко Т.Х. Роль субстрата в оседании личинок морских ежей // Проблемы рационального использования промысловых беспозвоночных: Тез. докл. 3-й Всесоюз. конф. — Калининград: АтлантНИРО, 1982. — С. 126—127.

Найденко Т.Х. Лабораторная культура морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Биол. моря. — 1983. — № 1. — С. 51—55.

Найденко Т.Х., Дзюба С.М. Рост и размножение морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в лабораторных условиях // Биол. моря. — 1982а. — № 4. — С. 20—24.

Найденко Т.Х., Дзюба С.М. Рост и размножение морских ежей в лабораторных условиях // Проблемы рационального использования промысловых беспозвоночных: Тез. докл. 3-й Всесоюз. конф. — Калининград: АтлантНИРО, 1982б. — С. 128—130.

Низяев С., Букин С. Квотирование промысла донных беспозвоночных // Рыб. хоз-во. — 1999. — № 1. — С. 29.

Оганесян С.А. Динамика размножения морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* Баренцева моря в связи с условиями обитания // Современное состояние и перспективы исследований экосистем Баренцева, Карского морей и моря Лаптевых: Тез. докл. Междунар. конф. — Мурманск, 1995. — С. 70—71.

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

Павлючков В., Крупнова Т.Н. Морские ежи — ценные морепродукты Приморья // Рыб. хоз-во. — 1999. — № 1. — С. 38—39.

Павлючков В., Крупнова Т.Н. Как сохранить морских ежей? // Экологический вестник Приморья. Марикультура. — 2000. — № 4. — С. 18—19.

Поганкин М.В. Материалы по экологии иглокожих залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. — 1952. — Т. 37. — С. 175—200.

Погребов В.Б. Роль и распространение иглокожих в донных сообществах твердых грунтов залива Восток Японского моря // Систематика, эволюция, биология и распространение современных и вымерших иглокожих. — Л.: ЗИН АН СССР, 1977. — С. 49—50.

Погребов В.Б., Кашенко В.П. Донные сообщества твердых грунтов залива Восток Японского моря // Биологические исследования залива Восток. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. — С. 63—82.

Прогноз возможного вылова промысловых гидробионтов на ДВ-бассейне России в 2000 г. — Владивосток: ТИНРО-центр, 2000. — 124 с.

Пропп М.В., Будин И.Н. Распределение массовых видов донных беспозвоночных в прибрежье о-ва Путятина на Японском море // Реф. науч. работ ИБМ ДВФ СО АН СССР. — Владивосток: ДВФ СО АН СССР, 1969. — Вып. 1. — С. 135—137.

Раков В.А. Регулирование промысла и воспроизводства морских ежей в Японском море // Рыбохозяйственные исследования океана: Мат-лы юбил. науч. конф. — Владивосток: Дальрыбвтуз, 1996. — Ч. 2. — С. 147—148.

Рачков В.И. Характерные черты океанологических условий в районах обитания и воспроизводства морского серого ежа в летний период // Тез. докл. 6-й Всерос. конф. по пробл. промысл. прогнозир. — Мурманск, 1995. — С. 127—128.

Рябушко В.И. Влияние температуры на скорость метаболизма иглокожих Японского и Баренцева морей // Систематика, эволюция, биология и распространение современных и вымерших иглокожих. — Л.: ЗИН АН СССР, 1977. — С. 58—59.

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

Рябушко В.И. Механизмы адаптации правильных морских ежей к дефициту растворенного в воде кислорода // Экология и биология продуктивности Баренцева моря: Тез. докл. Всесоюз. конф. — Мурманск, 1986. — С. 152—153.

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.

Селин Н.И. Распределение, состав поселений и рост морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в заливе Петра Великого Японского моря // Биол. моря. — 1993. — № 2. — С. 55—65.

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

Сергеева Э.П., Ярославцева Л.М. Влияние температуры на ранние стадии развития морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Биол. моря. — 1994. — Т. 20, № 3. — С. 229—237.

Серебров Л.И. Орудия для сбора морского ежа с малых плавсредств // Нетрадиционные объекты морского промысла и перспективы их использования: Тез. докл. науч.-практ. конф. — Мурманск, 1997. — С. 141—143.

Скарлато О.А., Голиков А.Н., Василенко С.В. и др. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посыет (Японское море) // Исслед. фауны морей. — 1967. — Т. 5 (13). — С. 5—61.

Смирнов А.В. Фауна иглокожих залива Анива Охотского моря // Фауна и гидробиология шельфовых зон Тихого океана. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. — С. 112—117.

Соловьев А.Н. О некоторых результатах изучения морских ежей Японского моря // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, Отд. геол. — 1973. — Т. 48, № 3. — С. 159—160.

Степанов В.В. Характеристика температуры и солености воды залива Восток Японского моря // Биологические исследования залива Восток. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. — С. 12—22.

Ясына И.Г., Ващенко М.А., Дуркина В.Б. Гистопатологические изменения гонад морских ежей при действии тяжелых металлов // Биол. моря. — 1991. — № 4. — С. 79—89.

Табунков В.Д. О межвидовой конкуренции двух видов морских ежей рода *Strongylocentrotus* в биоценозах мелководья юго-западного Сахалина // Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов: Сов.-амер. симпоз. по программе "Биол. продуктивн. и биохимия Мирового океана". — Л.: Наука, 1978. — С. 84—86.

Табунков В.Д., Сабитова С.Э. Динамика численности и смертность в популяции морских ежей *Strongylocentrotus intermedius* у юго-западного Сахалина // Исследование и рациональное использование дальневосточных и северных морей СССР и перспективы создания технических средств для освоения неиспользуемых биоресурсов открытого океана: Тез. докл. Всесоюз. совещ. — Владивосток, 1985. — С. 101—102.

Татаренко Д.Е., Полтараус А.Б. Генетическое единство морских ежей *Strongylocentrotus intermedius* и *S. pulchellus* (Echinoida, Strongylocentrotidae) // Зоол. журн. — 1988. — Т. 67, № 5. — С. 713—718.

Татаренко Д.Е., Полтараус А.Б. Принадлежность морских ежей *Strongylocentrotus echinoides* и *S. sachalinicus* к виду *S. pallidus* по результатам сравнения их геномов // Биол. моря. — 1991. — № 3. — С. 69–75.

Татаренко Д.Е., Полтараус А.Б. Принадлежность морского ежа *Pseudocentrotus depressus* к семейству Strongylocentrotidae и выделение в этой группе нового рода *Mesocentrotus* по данным ДНК-ДНК-гибридизации и сравнительной морфологии // Зоол. журн. — 1993. — Т. 72, № 2. — С. 61–72.

Фадеев В.И. Макробентос верхней сублиторали в районе Сихотэ–Алинского биосферного заповедника // Биол. моря. — 1980. — № 6. — С. 13–20.

Фадеев В.И., Ивин В.В. Фауна морских ежей шельфа острова Монерон // Бентос шельфа острова Монерон. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. — С. 114–127.

Холодов В.И. Трансформация органического вещества морскими ежами (Regularia). — Киев: Наук. думка, 1981. — 160 с.

Холодов В.И., Нгуен Так Ан, Рябушко В.И. Некоторые особенности трофодинамики и метаболизма неполовозрелого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* // Биол. моря. — 1983. — № 3. — С. 58–65.

Хотимченко Ю.С. Регуляция гаметогенеза у иглокожих // Гистофизиология эффекторных и рецепторных механизмов нервной системы морских организмов. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. — С. 7–20.

Хотимченко Ю.С. Влияние адренотропных и холинотропных веществ на рост, созревание и вымет яйцеклеток морского ежа *Strongylocentrotus nudus* // Биол. моря. — 1982. — № 2. — С. 57–63.

Хотимченко Ю.С. Биохимический состав и морфология гонады морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в течение репродуктивного цикла / ИБМ ДВО АН СССР. — Владивосток: ИБМ, 1987. — 25 с. — Деп. в ВИНТИ, № 8061-В87.

Хотимченко Ю.С., Деридович И.И., Мотавкин П.А. Биология размножения и регуляция гаметогенеза и нереста у иглокожих. — М.: Наука, 1993. — 168 с.

Царева Л.М. Возможности организации промысла морских ежей вида *Strongylocentrotus nudus* и *Strongylocentrotus intermedius* с помощью ловушек // Сырьевые ресурсы и биологические основы рационального использования промысловых беспозвоночных: Тез. докл. Всесоюз. совещ. — Владивосток: ТИПРО, 1988. — С. 132–133.

Чижов С.А. Морфологические показатели и масса тела морских ежей *Strongylocentrotus nudus* и *Strongylocentrotus intermedius* в некоторых участках залива Петра Великого // Оценка и освоение биологических ресурсов океана: Тез. докл. конф. мол. ученых. — Владивосток, 1988. — С. 103–104.

Щеглов В.В., Кандинский П.А., Григорай Г.В. Нарушение обмена РНК и белка в эмбрионах морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* при действии водорастворимой фракции дизельного топлива // Биол. моря. — 1989. — № 1. — С. 55–58.

Щеглов В.В., Мойсейченко Г.В., Ковековдова Л.Т. Влияние меди и цинка на эмбрионов, личинок и взрослых особей морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* и трепанга *Stichopus japonicus* // Биол. моря. — 1990. — № 3. — С. 55–58.

Щепин Ю.В., Морева Л.С. Изменение информационной характеристики совокупности свободных аминокислот гонады морских ежей при действии кадмия // Математическое моделирование в популяционных исследованиях. — Владивосток: ДВО РАН, 1990. — С. 123–126.

Яковлев С.Н. Размножение морских ежей *Strongylocentrotus nudus* и *S. intermedius* в заливе Восток Японского моря // Биологические исследования залива Восток. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. — С. 136–142.

Яковлев С.Н. Динамика нереста ежей *Strongylocentrotus intermedius* и *S. nudus* в Японском море // 1-й съезд сов. океанол.: Тез. докл. — Вып. 2. — М.: Наука, 1977. — С. 36–37.

Яковлев С.Н. Плодовитость морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* и методы ее оценки // Биол. моря. — 1987. — № 5. — С. 46–52.

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

Яковлев С.Н., Касьянов В.А., Степанов В.В. Экология нереста черного морского ежа в заливе Петра Великого (Японское море) // Экология. — 1976. — № 5. — С. 85–91.

Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П. Адаптивные возможности личинок морского ежа *Strongylocentrotus nudus* при продолжительном и кратковременном опреснении // Биол. моря. — 1992. — № 1–2. — С. 59–68.

Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П. Определение оптимальных температур для дробления яиц морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* тремя методами // Биол. моря. — 1994. — Т. 20, № 4. — С. 311–316.

Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П., Зотин А.И. Определение значений температуры и солёности, оптимальных для дробления яиц морского ежа // Биол. моря. — 1992. — № 3–4. — С. 83–91.

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

Adkins B.E., Harbo R.M., Breen P.A. A survey of commercial sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) populations in the Gulf Islands, November, 1980 // Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci. — 1981. — № 1618. — P. 1–44.

Agassiz A., Clark H.L. Preliminary report on the Echini collected in 1906... by the U.S. Fish Commission steamer "Albatross" // Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Univ. — 1907. — Vol. 51, № 5. — P. 109–139.

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

Agatsuma Y., Kawai T. Seasonal migration on the sea urchin *Strongylocentrotus nudus* in Ochoro Bay of Southwestern Hokkaido, Japan, Nippon // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. — 1997. — Vol. 63, № 4. — P. 557–562.

Agatsuma Y., Matsuyama K., Nakata A. Seasonal changes in feeding activity of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus* in Ochoro Bay of Southwestern Hokkaido // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. — 1996. — Vol. 62, № 4. — P. 592–597.

Agatsuma Y., Nakata A., Matsuyama K. Feeding and assimilation of the sea urchin, *Strongylocentrotus nudus* for *Laminaria religiosa* // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. — 1993. — № 40. — P. 21–29 (in Japanese).

Agatsuma Y., Matsuyama K., Nakata A. et al. Marine algal succession on coralline flats after removal of sea urchins in Suttu Bay on the Japan sea coast of Hokkaido, Japan // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. — 1997. — Vol. 63, № 5. — P. 672–680.

Agatsuma Y., Nakao S., Motoya S. et al. Relationship between year-to-year fluctuations in recruitment of juvenile sea urchins *Strongylocentrotus nudus* and seawater temperature in southwestern Hokkaido // Fish. Sci. — 1998. — Vol. 64, № 1. — P. 1–5.

Bedard R.W. Sea urchin. — Ottawa: Fisheries and Fish Products Division, Department of Industry, Trade & Commerce, 1973. — 24 p.

Bookbinder L.H., Shick J.M. Anaerobic and aerobic metabolism in ovaries of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* // Mar. Biol. — 1986. — Vol. 93, № 1. — P. 103–110.

Breen P.A., Carolsfeld W., Yamanaka K. Social behaviour of juvenile red sea urchins, *Strongylocentrotus franciscanus* (Agassiz) // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. — 1985. — Vol. 92, № 1. — P. 45–61.

Cameron R.A., Tosteson T.R., Hensley V. The control of sea urchin metamorphosis: ionic effects // Dev. Growth Differ. — 1989. — Vol. 31, № 6. — P. 589–594.

Cowen R.K., Agegian C.R., Foster M.S. The maintenance of community structure in a central California giant kelp forest // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. — 1982. — Vol. 64, № 2. — P. 189–201.

Department of Mariculture, Hokkaido Central Fisheries Experimental Station, Shiribeshihokubu Fisheries Extension Office and Hokkaido Institute of Mariculture: On the natural seed collection, intermediate culture and release of the sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* // Hokusuisshi Geppo. — 1984. — Vol. 41. — P. 270–315 (in Japanese).

Duggins D.O. Interspecific facilitation in a guild of benthic marine herbivores // Oecologia. — 1981. — Vol. 48, № 2. — P. 157–163.

Durkina V.B., Evtushenko Z.S. Changes in activity of certain enzymes in sea urchin embryos and larvae after exposure of adult organisms to heavy metals // Mar. Ecol. Progr. Ser. — 1991. — Vol. 72, № 1–2. — P. 111–115.

Ebert T.A., Russell M.P. Latitudinal variation in size structure of the west coast purple sea urchin: a correlation with headlands // *Limnol. and Oceanogr.* — 1988. — Vol. 33, № 2. — P. 286–294.

Ebert T.A., Russell M.P. Growth and mortality of subtidal red sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus*) at San Nicolas Island, California, U.S.A.: problems with nodules // *Mar. Biol.* — 1993. — Vol. 117, № 1. — P. 79–89.

Falk-Petersen I.-B., Lønning S. Reproductive cycles of two closely related sea urchin species, *Strongylocentrotus droebachiensis* (O.F.Müller) and *Strongylocentrotus pallidus* (G.O.Sars) // *Sarsia*. — 1983. — Vol. 68, № 2. — P. 157–164.

Fuji A. Studies on the biology of the sea urchin. II. Size at first maturity and sexuality of two sea urchins, *Strongylocentrotus nudus* and *S. intermedius* // *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* — 1960a. — Vol. 11. — P. 43–48.

Fuji A. Studies on the biology of the sea urchin. I. Superficial and histological changes in gametogenetic process of two sea urchins, *Strongylocentrotus nudus* and *S. intermedius* // *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* — 1960b. — Vol. 11. — P. 1–14.

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.* — 1960c. — Vol. 11, № 2. — P. 49–57.

Fuji A. Ecological studies on the growth and food consumption of the Japanese common littoral sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* (A.Agassiz) // *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* — 1967. — Vol. 15, № 2. — P. 83–160.

Fuji A. Ecology of the sea urchin // *Mar. Sci. Mon.* [Kayo kagaku]. — 1973. — Vol. 5, № 3. — P. 13–20 (in Japanese).

Fuji A., Kawamura K. Studies on the biology of the sea urchin. VI. Habitat structure and regional distribution of *Strongylocentrotus intermedius* on a rocky shore of southern Hokkaido // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* — 1970a. — Vol. 36, № 8. — P. 755–762.

Fuji A., Kawamura K. Studies on the biology of the sea urchin. VII. Bio-economics of the population of *Strongylocentrotus intermedius* on a rocky shore of southern Hokkaido // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* — 1970b. — Vol. 36, № 8. — P. 763–775.

Fujisawa H. Thermosensitivity of sea urchin embryos is determined maternally // *Zool. Sci.* — 1992. — Vol. 9, № 6. — P. 1299.

Gagnon J.-M., Gilkinson K.D. Discrimination and distribution of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* (O.F.Müller) and *S. pallidus* (G.O.Sars) in the North–west Atlantic // *Sarsia*. — 1994. — Vol. 79, № 1. — P. 1–11.

Gao Xusheng, Sun Mianying, Hu Qingming, Li Guoyou. Temperature effect on different phases of development in the sea urchin *Strongylocentrotus nudus* // *Oceanol. et Limnol. Sin.* — 1993. — Vol. 24, № 6. — P. 634–640 (in Chinese).

Gao Xusheng, Sun Mianying, Li Guoyou, Li Shiying. Preliminary study on feeding habits of purple sea urchin *Strongylocentrotus nudus* // *J. Fish. Chin.* — 1990. — Vol. 14, № 3. — P. 227–232 (in Chinese).

Green J.D., Glas P.S., Cheng Sou-De, Lynn J.W. Fertilization envelope assembly in sea urchin eggs inseminated in chloride-deficient sea water. 2. Biochemical effects // *Mol. Reprod. Dev.* — 1990. — Vol. 25, № 2. — P. 177–185.

Harrold C., Lysin S., Light K.H., Tudor S. Isolating settlement from recruitment of sea urchins // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* — 1991. — Vol. 147, № 1. — P. 81–94.

Harrold C., Reed D.C. Food availability, sea urchin grazing, and kelp forest community structure // *Ecology*. — 1985. — Vol. 66, № 4. — P. 1160–1169.

Hayakawa Y., Kittaka J. Simulation of feeding behaviour of sea urchin *Strongylocentrotus nudus* // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* — 1984. — Vol. 50, № 2. — P. 233–240.

Himmelman J.H. The role of the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, in the rocky subtidal, region of Newfoundland // *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* — 1980. — № 954. — P. 92–119.

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

Himmelman J.H., Cardinal A., Bourget E. Community development following removal of urchins, *Strongylocentrotus droebachiensis*, from the rocky subtidal zone of

the St. Lawrence Estuary, eastern Canada // *Oecologia*. — 1983b. — Vol. 59, № 1. — P. 27–39.

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. Hokkaido Fish. Exp. Stn.* — 1998. — № 52. — P. 17–24.

Imai T. On the sea urchins off Miura City. 1. The study of distribution, environment, growth and gonad in Jogashima // *Bull. Kanagawa Prefect. Fish. Exp. Stn.* — 1980. — № 1. — P. 35–49 (in Japanese).

Jellet J.F., Wardlaw A.C., Scheibling R.E. Experimental infection of the echinoid *Strongylocentrotus droebachiensis* with *Paramoeba invadens*: quantitative changes in the coelomic fluid // *Dis. Aquat. Org.* — 1988. — Vol. 4, № 2. — P. 149–157.

Jenkins K.D., Brown D.A., Oshida P.S., Perkins E.M. Cytosolic metal distribution as an indicator of toxicity in sea urchins from the Southern California bight // *Mar. Pollut. Bull.* — 1982. — Vol. 13, № 12. — P. 413–420.

Jensen M. The Strongylocentrotidae (Echinoidea), a morphologic and systematic study // *Sarsia*. — 1974. — Vol. 57. — P. 113–148.

Kawamura K. Fishery biological studies on a sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* (A.Agassiz) // *Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn.* — 1973. — № 16. — P. 1–54 (in Japanese).

Kawamura K., Taki Y. Ecological studies on the sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* on the coast of Funadomari in the north region of Rebun Island // *Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn.* — 1965. — Vol. 4. — P. 22–40.

Keats D.W. Refugial *Laminaria* abundance and reduction in urchin grazing in communities in the North-West Atlantic // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* — 1991. — Vol. 71, № 4. — P. 867–876.

Keats D.W., South G.R., Steele D.H. Experimental assessment of the effect of *Strongylocentrotus droebachiensis* on subtidal algal communities in Newfoundland, Canada // *Br. Phycol. J.* — 1982. — Vol. 17, № 2. — P. 234–235.

Keats D.W., South G.R., Steele D.H. Effects of an experimental reduction in grazing by green sea urchins on a benthic macroalgal community in eastern Newfoundland // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* — 1990. — Vol. 68, № 1–2. — P. 181–193.

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.

Khotimchenko Yu.S. Effect of noradrenaline, dopamine and adrenolytics on growth and maturation of the sea urchin, *Strongylocentrotus nudus* Agassiz // *Int. J. Invertebr. Reprod.* — 1982. — Vol. 4, № 6. — P. 369–373.

Khriforova N.K., Gnezdilova S.M., Vlasova G.A. Effect of cadmium on gametogenesis and offspring of the sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* — 1984. — Vol. 17, № 1. — P. 9–14.

Kim Song D., Kim Young Su, Pak Il Jong. External influence on duration of an incubation and life of larvae of the sea urchin *Strongylocentrotus pulchellus* // *Bull. Acad. Sci. DPR Korea*. — 1992. — № 3. — P. 46–49 (in Korean).

Klinger T.S., Mitcheltree E.W., Lawrence J.M., Lawrence A.L. Effect of temperature, water flow, and feed formulation on feeding, respiration, and production of *Strongylocentrotus droebachiensis* (Echinodermata: Echinoidea) // *Gulf Mex. Sci.* — 1998. — Vol. 16, № 1. — P. 123.

Kobayashi N. Marine ecotoxicological testing with echinoderms // *Ecotoxicological testing for the marine environment* / Persoone G., Jaspers E. and Claus C. (eds.). — State Univ. Ghent and Inst. Mar. Sci. Res. Bredene, Belgium, 1984. — Vol. 1. — P. 341–405.

Krupnova T.N. Some reasons for resource reduction of *Laminaria japonica* (Primorye region) // *Pices Sci. Report.* — 1996. — № 6. — P. 341–344.

Krupnova T.N., Pavlyuchkov V.A. *Laminaria japonica* and sea urchins joint cultivation // *Pices Sci. Report.* — 1999. — № 6. — P. 102.

Laur D.R., Ebeling A.W., Reed D.C. Experimental evaluations of substrate types as barriers to sea urchin (*Strongylocentrotus spp.*) movement // *Mar. Biol.* — 1986. — Vol. 93, № 2. — P. 209–215.

Levitan D.R., Sewell M.A., Chia Fu-Shiang. How distribution and abundance influence fertilization success in the sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* // Ecology. — 1992. — Vol. 73, № 1. — P. 248–254.

Liao Chengyi, Qio Tiekai. A preliminary study on the artificial rearing of the larvae and juveniles of the purple sea urchin // J. Fish. Chin. — 1987. — Vol. 11, № 4. — P. 277–283 (in Chinese).

Mann K.H. Invertebrate behaviour and the structure of marine benthic communities // Behavioral ecology: ecological consequences of adaptive behaviour / Silby R.M., Smith R.H. (eds.). — Palo Alto, Ca.: Blackwell Sci. Publs., 1985 — P. 227–246.

Miller R.J. Seaweeds, sea urchins, and lobsters: A reappraisal // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1985. — Vol. 42, № 12. — P. 2061–2072.

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.

Mottet N.K., Landolt M.L. Advantages of using aquatic animals for biomedical research on reproductive toxicology // Environ. Health Perspect. — 1987. — Vol. 71. — P. 69–75.

Nabata S. and Sakai P. Animal net production of the second year frond of *Laminaria diabolica* // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. — 1996. — № 49. — P. 1–5.

Nabata S., Hoshikawa H., Sakai Y. et al. Food value of several algae for growth of the sea urchin, *Strongylocentrotus nudus* // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. — 1999. — № 54. — P. 33–40 (in Japanese).

Nakamura R., Nakahara M., Suzuki Y., Ueda T. Relative importance of food and water in the accumulation of radionuclides by sea urchin *Strongylocentrotus nudus* // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. — 1986. — Vol. 52, № 4. — P. 703–710.

Nishimura S. The zoogeographical aspects of the Japan Sea. Pt. 3 // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. — 1966. — Vol. 13, № 5. — P. 365–384.

Niu Ming Kuan, Wang Zi Chen. Preliminary study on the wintering of the hatchery juveniles of sea urchin *Strongylocentrotus nudus* A. // Fish. Sci. — 1991. — Vol. 10, № 1. — P. 1–5 (in Chinese).

Ojeda F.P., Dearborn J.H. Community structure of macroinvertebrates inhabiting the rocky subtidal zone in the Gulf of Maine: Seasonal and bathymetric distribution // Mar. Ecol. Progr. Ser. — 1989. — Vol. 57, № 2. — P. 147–161.

Osanai K. Interspecific hybridization of sea urchins, *Strongylocentrotus nudus* and *Strongylocentrotus intermedius* // Bull. Mar. Biol. Stn. Asamushi, Tohoku Univ. — 1974. — Vol. 15, № 1. — P. 37–47.

Osanai K. Notes on the sexual dimorphism in the genital papilla of sea urchins // Bull. Mar. Biol. Stn. Asamushi, Tohoku Univ. — 1980. — Vol. 16, № 4. — P. 231–235.

Otaki K., Shimozono S., Tenjin A. Studies on the artificial production of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus* (A.Agassiz). I. Practical mass culturing technique of plutei and metamorphic larvae // Bull. Fukushima Pref. Fish Farm. Exp. Stn. — 1984. — Vol. 1. — P. 1–18 (in Japanese).

Pearse J.S., Hines A.H. Long-term population dynamics of sea urchins in a central California kelp forest: Rare recruitment and rapid decline // Mar. Ecol. Progr. Ser. — 1987. — Vol. 39, № 3. — P. 275–283.

Pearse J.S., Pearse V.B., Dasis K.K. Photoperiodic regulation of gametogenesis and growth in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* // J. Exp. Zool. — 1986. — Vol. 237, № 1. — P. 107–118.

Pearse J.S., Scheibling R.E. Induction of settlement and metamorphosis in the sand dollar *Echinarachinus parma*: Evidence for an adult-associated factor // Mar. Biol. — 1990. — Vol. 107, № 2. — P. 363–369.

Pearse J.S., Scheibling R.E. Effect of macroalgae, microbial films, and conspecifics on the induction of metamorphosis of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* (Müller) // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. — 1991. — Vol. 147. — P. 147–162.

Pringle J.D., Sharp G.J., Caddy J.F. Interactions in kelp bed ecosystems in the Northwest Atlantic: Review of a workshop // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. — 1982. — № 59. — P. 108–115.

Raa J. Urchins can grow to greater value // Fish Farm. Int. — 1995. — Vol. 22, № 8. — P. 8.

Raymond B.G., Scheibling R.E. Recruitment and growth of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* (Müller) following mass mortalities off Nova Scotia, Canada // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. — 1987. — Vol. 108, № 1. — P. 31–54.

Rowley R.J. Settlement and recruitment of sea urchins (*Strongylocentrotus* spp.) in a sea-urchin barren ground and a kelp bed: are populations regulated by settlement or post-settlement processes? // Mar. Biol. — 1989. — Vol. 100, № 4. — P. 485–494.

Ryabushko V.I., Zhuchikhina A.A., Lutsik N.V. Effects of environmental oxygen concentrations on the level of metabolism of some echinoderms from the Sea of Japan // Comp. Biochem. and Physiol. — 1980. — Vol. 67B. — P. 171–174.

Saito K., Miyamoto T. Ecological studies on sea urchins, *S. intermedius* (A.Agassiz) and *S. nudus* (A.Agassiz) in an artificial channel of tidal rock flat // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. — 1983. — № 25. — P. 21–34.

Sakairi K., Yamamoto M., Ohtsu K., Yoshida M. Environmental control of gonadal maturation in laboratory-reared sea urchins, *Anthocidaris crassispina* and *Hemacentrotus pulcherrimus* // Zool. Sci. — 1989. — Vol. 6, № 4. — P. 721–730.

Sakata K., Iwase Y., Kato K. et al. A simple feeding inhibitor assay for marine herbivorous gastropods and the sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* and its application to unpalatable algal extracts // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. — 1991. — Vol. 57, № 2. — P. 261–265.

Scheibling R.E. Increased macroalgal abundance following mass mortalities of sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) along the Atlantic coast of Nova Scotia // Oecologia. — 1986. — Vol. 68, № 2. — P. 186–198.

Scheibling R.E., Hamm J. Interactions between sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) and their predators in field and laboratory experiments // Mar. Biol. — 1991. — Vol. 110, № 1. — P. 105–116.

Scheibling R.E., Raymond B.G. Community dynamics on a subtidal cobble bed following mass mortalities of sea urchins // Mar. Ecol. Progr. Ser. — 1990. — Vol. 63, № 2–3. — P. 127–145.

Schuel H., Schuel R., Dandekar P. et al. Sodium requirements in hardening of the fertilization envelope and embryonic development in sea urchins // Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole. — 1982. — Vol. 162, № 2. — P. 202–213.

Shaw W.N. Sea urchin culture // Aquacult. Mag. — 1987. — Vol. 13, № 3. — P. 60–61.

Shigei M. The sea urchins of Sagami Bay. — Tokyo: Maruzen, 1986. — 204 p. (in English).

Shiraishi K., Taniguchi K., Kurata K., Suzuki M. Effects of the methanol extracts from the brown alga *Dictyopteris divaricata* on feeding by the sea urchin *Strongylocentrotus nudus* and the abalone *Haliotis discus hannai* // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. — 1991. — Vol. 57, № 10. — P. 1945–1948.

Skadsheim A., Cristie H., Keinaas H.P. Population reductions of *Strongylocentrotus droebachiensis* (Echinodermata) in Norway and the distribution of its endoparasite *Echinomermella matsi* (Nematoda) // Mar. Ecol. Progr. Ser. — 1995. — Vol. 119, № 1–3. — P. 199–209.

Sloan N.A., Lauridsen C.P., Harbo R.M. Recruitment characteristics of the commercially harvested red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus* in southern British Columbia // Fish. Res. — 1987. — Vol. 5, № 1. — P. 55–69.

Smith B.D., Botsford L.W., Wing S.R. Estimation of growth and mortality parameters from size frequency distributions lacking age patterns: the red sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) as an example // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1998. — Vol. 55. — P. 1236–1247.

Son Y.-S., Park Y.-J., Kim J.-D., Lee S.-D. Study on ecology and transplantation of the sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* (A.Agassiz) in the coast of Kangwon-do in Korea // Bull. Natl. Fish. Res. Dev. Agency (Korea). — 1989. — № 43. — P. 105–118 (in Korean).

Starr M., Himmelman J.H., Therriault J.-C. Direct coupling of marine invertebrate spawning with phytoplankton blooms // Science (Wash.). — 1990. — Vol. 247, № 4946. — P. 1071–1074.

Stewart E.A., Foster J.B., Carson T.A., Breen P.A. Observations of sea urchins, other invertebrates, and algae in an area inhabited by sea otters // Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci. — 1982. — № 1655. — P. 1–32.

Stickle W.B., Liu Li-Lian, Foltz D.W. Allozymic and physiological variation in populations of sea urchins (*Strongylocentrotus* spp.) // Can. J. Zool. — 1990. — Vol. 68, № 1. — P. 144–149.

Strathmann R.R. On barriers to hybridization between *Strongylocentrotus droebachiensis* (O.F.Müller) and *S. pallidus* (G.O.Sars) // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. — 1981. — Vol. 55, № 1. — P. 39–47.

Sun Mainiyng, Gao Xusheng. The influence of salinity on development and growth of the sea urchin (*Strongylocentrotus nudus*) // J. Fish. Chin. — 1991. — Vol. 15, № 1. — P. 72–76 (in Chinese).

Tajima K., Fukuchi M. Studies on the artificial seed production of the sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius*. 1. The growth of early juveniles in winter // Can. Transl. Fish. Aquat. Sci. — 1991. — № 5528. — P. 1–17.

Tajima K., Tomita K., Kudo K. et al. A comparison of the gonadal maturation of a sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius*, from Soya and Rebun Islands in northern Hokkaido // Mon. Rep. Fish. Exp. Stn. Hokkaido Univ. — 1978. — Vol. 35, № 2. — P. 1–9 (in Japanese).

Tegner M.J., Dayton P.K. Population structure, recruitment and mortality of two sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus*) in a kelp forest // Mar. Ecol. Progr. Ser. — 1981. — Vol. 5, № 3. — P. 255–268.

Tegner M.J., Dayton P.K. Sea urchins, El Niños, and the long term stability of Southern California kelp forest communities // Mar. Ecol. Progr. Ser. — 1991. — Vol. 77, № 1. — P. 49–63.

Tegner M.J., Dayton P.K., Edwards P.B., Riser K.L. Sea urchin cavitation of giant kelp (*Macrocystis pyrifera* C.Agardh) holdfasts and its effects on kelp mortality across a large California forest // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. — 1995. — Vol. 191, № 1. — P. 83–99.

Ueda T., Ishii T., Nakahara M. et al. Elements in gonad of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus* // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. — 1991. — Vol. 57, № 6. — P. 1095–1102.

Uni zoyōshoku to kakō ryūtsū // Hokkai suisan shimbunsha. — 1993. — P. 357 (in Japanese).

Vader W., Hagedal P., Bjorn S., Lønning S. Morphological differences between two closely related sea urchins species, *Strongylocentrotus droebachiensis* and *S. pallidus*, in northern Norway // Fauna Norv. — 1986. — Vol. A7, № 5. — P. 10–14.

Vashchenko M.A. Effects of oil pollution on the development of sex cells in sea urchins // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. — 1980. — Bd. 33, № 1–4. — S. 297–300.

Walker C.W., Lesser M.P., McGinn N.A., Harrington L. Manipulation of food and photoperiod promotes out-of-season gametogenesis in the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*: Implications for land-based aquaculture // Gulf Mex. Sci. — 1998. — Vol. 16, № 1. — P. 122–123.

Watanabe J.M., Harrold C. Destructive grazing by sea urchins *Strongylocentrotus* spp. in a central California kelp forest: Potential roles of recruitment, depth, and predation // Mar. Ecol. Progr. Ser. — 1991. — Vol. 71, № 2. — P. 125–141.

Wharton W.G., Mann K.H. Relationship between destructive grazing by the sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*, and the abundance of american lobster, *Homarus americanus*, on the Atlantic coast of Nova Scotia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1981. — Vol. 38, № 11. — P. 1339–1349.

Witman J.D. Refuges, biological disturbance, and rocky subtidal community structure in New England // Ecol. Monogr. — 1985. — Vol. 55, № 4. — P. 421–445.

Yamada K., Mihashi K. Temperature-independent period immediately after fertilization in sea urchin eggs // Biol. Bull. — 1998. — Vol. 195, № 2. — P. 107–111.

Поступила в редакцию 7.12.2000 г.