

## УСТОЙЧИВОСТЬ МОРСКИХ ЕЖЕЙ *STRONGYLOCENTROTUS NUDUS* И *S. INTERMEDIUS* К ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМУ ИЗМЕНЕНИЮ СОЛЕННОСТИ МОРСКОЙ ВОДЫ

© 2012 г. С. Д. Кашенко

Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток 690059  
e-mail: kashenko@hotmail.ru

Статья принята к печати 29.03.2012 г.

Исследовали реакцию взрослых особей морских ежей *Strongylocentrotus nudus* (A. Agassiz, 1863) и *S. intermedius* (A. Agassiz, 1863) из зал. Восток (зал. Петра Великого Японского моря) на экстремальное понижение солености морской воды. В экспериментальных условиях установлено, что при температуре воды 19–20°C соленостный толерантный диапазон черного морского ежа *S. nudus* ограничивается 32–24‰. Соленость 22‰ является нижней границей устойчивости этого вида к опреснению, а при 20‰ выживает 70% животных. При этой же температуре воды соленостный толерантный диапазон серого морского ежа *S. intermedius* ограничивается 32–22‰. Нижний предел устойчивости этого вида составляет 20‰, а при 18‰ в течение недели выживает не более 10% животных. Показано, что взрослые особи *S. nudus* быстрее, чем *S. intermedius*, переворачиваются с дорсальной стороны панциря на вентральную.

**Ключевые слова:** морской еж, *Strongylocentrotus nudus*, *Strongylocentrotus intermedius*, соленость, адаптация.

**Resistance of the sea urchins *Strongylocentrotus nudus* and *S. intermedius* to experimental changes in seawater salinity.** S. D. Kashenko (A. V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690059)

The present study deals with the response of the adult sea urchins *Strongylocentrotus nudus* (A. Agassiz, 1863) and *S. intermedius* (A. Agassiz, 1863) from Vostok Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan) to an extreme decrease in seawater salinity. Under laboratory conditions, at a water temperature of 19–20°C, the salinity tolerance range of *S. nudus* was 32–24‰. A salinity of 22‰ was the lower limit of desalination resistance of this species, 70% of the specimens survived at 20‰. At the same temperature, the salinity tolerance of *S. intermedius* was within the range of 32–22‰. The lower limit of desalination resistance in this species was 20‰, while at 18‰ no more than 10% of sea urchins survived within a week. Compared to *S. intermedius*, adult *S. nudus* displayed a more rapid reaction of turning from the dorsal to the ventral side of the shell. (Biologiya Morya, 2012, vol. 38, no. 5, pp. 395–399).

**Key words:** sea urchins, *Strongylocentrotus nudus*, *Strongylocentrotus intermedius*, salinity, adaptation.

Морские ежи *Strongylocentrotus nudus* и *S. intermedius* – важные коммерческие промысловые объекты в странах юго-восточной Азии. В то же время, их гаметы и личинки широко используются при изучении разных проблем биологии, в частности, как тест-объекты при экотоксикологических исследованиях. Накоплен обширный материал по биологии и экологии этих видов, что достаточно полно отражено в ряде обзорных статей (Agatsuma, 2001a, b, 2007a, b; Agatsuma et al., 2004).

Черный морской еж *S. nudus* – тихоокеанский приазиатский субтропическо-низкобореальный вид, в российских водах Японского моря обитает преимущественно в зал. Петра Великого. Это обычный представитель прибрежной фауны Японских островов, широко распространенный в прибрежных водах Кореи и Китая (Японское и Желтое моря). *S. nudus* обитает на твердых грунтах на глубине от 0 до 180 м, но чаще встречается до глубины 30–40 м в местах произрастания макрофитов, которыми питаются морские ежи (Дьяконов, 1949; Osanai, 1975; Баранова, 1976; Fujita, 1998, и др.).

Серый морской еж *S. intermedius* – тихоокеанский, приазиатский, низкобореальный вид, который широко распространен в Японском море в прибрежных водах Приморья и южного Сахалина, а также в Охотском море – у Курильских и северных Японских островов. *S. intermedius* обитает на глубине от 0 до 40 м на твердых грунтах, как и *S. nudus*, предпочитает местообитания, где произрастают макрофиты (Дьяконов, 1949; Osanai, 1975; Баранова, 1976, и др.).

В зал. Восток Японского моря сообщества *S. nudus* + *S. intermedius* встречаются на глубине от 2 до 6 м на твердых грунтах (скалах, валунах, гальке) на участках, занятых в основном бурыми водорослями и багрянками. Оба вида отмечены в заливе до глубины 20 м (Погребов, Кашенко, 1976). Температура воды в зал. Восток в местах обитания *S. nudus* и *S. intermedius* варьирует от отрицательных значений зимой (–1.8°C) до 24–25°C летом, соленость составляет 32–33‰.

В прибрежных водах дальневосточных морей России *S. nudus* и *S. intermedius* являются объектами промысла. В связи с развитием хозяйств марикультуры, рас-

полагающихся в прибрежной зоне моря с неустойчивым гидрологическим режимом, изучение реакции взрослых особей этих видов на экстремально изменяющуюся соленость приобретает большое значение. Соленость морской воды как фактор среды обитания необходимо учитывать и в экспериментальных исследованиях, где морских ежей используют в качестве тест-объекта. В работах, посвященных изучению влияния факторов среды на морских ежей *S. nudus* и *S. intermedius*, основное внимание уделялось температуре (Fuji, 1967; Kawamura, 1973; Chang et al., 1999; Седова, 2000; Lawrence et al., 2009, и др.) и практически отсутствует информация по влиянию пониженной солености на эти виды морских ежей. Полученные ранее данные по устойчивости к опреснению и соленостному толерантному диапазону *S. nudus* и *S. intermedius* из зал. Восток Японского моря недостаточны (Ярославцева, Сергеева, 1991). Методы исследования, использованные авторами в эксперименте, не дают полного представления об отношении этих видов иглокожих к изменяющейся солености.

Цель нашей работы – определение диапазонов солености морской воды, в пределах которых взрослые особи морских ежей *S. nudus* и *S. intermedius* способны адаптироваться и выживать.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили на Морской биологической станции "Восток" Института биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН (зал. Восток Японского моря) в июле 2009 и 2010 гг.

Взрослые особи *Strongylocentrotus nudus* с диаметром панциря от 4.5 до 6 см были собраны на глубине 3–4 м при температуре воды 17°C и солености 32.8‰ (2009 г.). Взрослые особи *S. intermedius* с диаметром панциря 5–6 см были собраны на глубине 5 м при температуре воды 19°C и солености 32.2‰ (2010 г.). В течение 3 сут до начала эксперимента морских ежей содержали в ваннах с проточной морской водой, поступающей с глубины 5–6 м, при температуре 19–20°C и солености 32.2–32.6‰.

Все эксперименты на обоих видах проводили в аквариумах при температуре 19–20°C. Соленостную толерантность черного и серого морских ежей определяли по времени рейтинга (серия тестов А) и по количеству животных (100%), оставшихся активными через 1 ч после их помещения в 20-литровые аквариумы с морской водой разной солености – от 32 до 10‰, интервал – 2‰ (серии тестов Б–Д) (Бергер, 1976). Каждый тест проводили на 10 животных в двух повторях. В качестве одного из основных физиологических (поведенческих) тестов в данном исследовании использовали рейтинг – реакцию возвращения животного в нормальное положение (на вентральную сторону) после его переворачивания на дорсальную сторону. Морских ежей помещали в аквариумы с морской водой разной солености дорсальной стороной вниз и отмечали время (мин), за которое каждое животное возвращалось в нормальное положение (тест А). Следующие тесты проводили на животных, которых помещали в аквариумы дорсальной стороной вниз, располагая по прямым линиям. Морских ежей считали активными (% от количества особей в опыте), если через 1 ч после начала опыта они перевернулись с дорсальной стороны на вентральную (тест Б), прикрепились к субстрату амбулакральными

ножками (тест В), перемещались по дну аквариума (тест Г) или их амбулакральные ножки на дорсальной стороне панциря были выпущены и нормально расправлены (тест Д).

Об устойчивости к опреснению судили по количеству животных, выживших в течение 7 сут в аэрируемых аквариумах с морской водой разной солености. Опыт продолжили в тех же емкостях и при тех же значениях солености морской воды, использовали тех же морских ежей, что и при определении соленостного толерантного диапазона. Животных считали погибшими, если амбулакральные ножки, расположенные на вентральной стороне тела, не реагировали на укол иглой. Дополнительно оценивали состояние игл на панцире морских ежей. При гибели животных иглы не двигались, отрывались от панциря и осыпались на дно аквариума.

Морскую воду соответствующей солености меняли один раз в сутки и насыщали кислородом при помощи микрокомпрессоров. Воду пониженной солености готовили, разбавляя морскую воду дистиллированной. Соленость измеряли электросолемером "ГМ-65" с точностью до 0.1‰. Данные обрабатывали общепринятыми статистическими методами. Рассчитывали среднее арифметическое из 20 измерений, стандартное отклонение среднего арифметического и достоверность различий при уровне значимости  $P \leq 0.05$ . В таблице приведены 95% доверительные интервалы (Урбах, 1963). Для построения кривых рассчитывали среднее арифметическое значение выживаемости (в %, 2 повтора).

Для того чтобы установить, насколько велика вероятность воздействия опреснения на взрослых особей морских ежей *S. nudus* и *S. intermedius* в преднерестовый период и во время нереста, в течение нескольких лет в прибрежной полосе зал. Восток определяли минимальную глубину, на которую могут выходить морские ежи в летнее время.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследования показали, что время рейтинга взрослых особей морского ежа *Strongylocentrotus nudus* при понижении солености до 24‰ практически не изменялось. При 22‰, а затем при 20‰ отмечено резкое увеличение времени, затраченного на переворот животных на вентральную сторону. При этих значениях солености все животные смогли вернуться в нормальное положение и прикрепиться ко дну аквариума в течение эксперимента, но часть из них уже не могла передвигаться, а у некоторых особей амбулакральные ножки на дорсальной стороне панциря не были нормально расправлены (см. таблицу). При понижении солености до 18–14‰ животным потребовалось больше времени для рейтинга. Морские ежи могли перевернуться на вентральную сторону, но теряли двигательную активность и способность прикрепляться к субстрату. Таким образом, определение соленостного толерантного диапазона *S. nudus* показало, что он ограничен 32–24‰: в этом диапазоне солености поведение всех животных (100%) не изменялось и они оставались активными в течение эксперимента. Следует отметить, что при 12‰ около 20% морских ежей смогли перевернуться, но передвигаться уже не могли (см. таблицу). Очевидно, нижний предел устойчивости этого вида ограничен соленостью 22‰, так как при этом значении солености все животные в опыте выживали в те-

чение 7 сут. При 20‰ морские ежи начинали погибать на 5-е сут, к окончанию эксперимента оставались живыми 70% из них (рис. 1). При 14‰ все морские ежи погибли через 10.5 ч, при 12‰ – через 5.5 ч, а при 10‰ – через 1 ч после начала эксперимента.

Время рейтинга взрослых особей *Strongylocentrotus intermedius* постепенно увеличивалось при понижении солености с 32 до 22‰ и резко возрастало при 20‰. По мере понижения солености морские ежи теряли и двигательную активность (см. таблицу). Установлено, что соленостный толерантный диапазон *S. intermedius* ограничен 32–22‰, так как в этом диапазоне солености все животные (100%) в течение эксперимента сохраняли способность передвигаться и прикрепляться к субстрату, т.е. не изменяли своего поведения. Следует отметить, что при 12‰ морские ежи этого вида затрачивали на переворачивание с дорсальной стороны на вентральную почти в 6 раз больше времени, чем при 32‰, однако 80% из них все же смогли вернуться в нормальное положение. Исследование устойчивости к опреснению взрослых особей *S. intermedius* позволило установить, что нижняя граница диапазона устойчивости этого вида в зал. Восток составляет 22–20‰, так как в опыте выживало от 100 до 90% животных (рис. 2). Они начинали погибать при 18‰ через трое суток после начала эксперимента. При 14‰ все морские ежи погибли через 12 ч, при 12‰ – через 6 ч, а при 10‰ – через 1 ч после начала эксперимента.

Наблюдения за перемещением *S. nudus* и *S. intermedius* в естественных условиях среды обитания в летнее время показали, что взрослые особи *S. nudus* могут выходить в литоральную зону на глубину до 0.5–0.3 м в хорошо прогреваемых небольших бухточках. В отличие от них, взрослые особи *S. intermedius* не встречались на глубине менее 1.0–1.5 м.

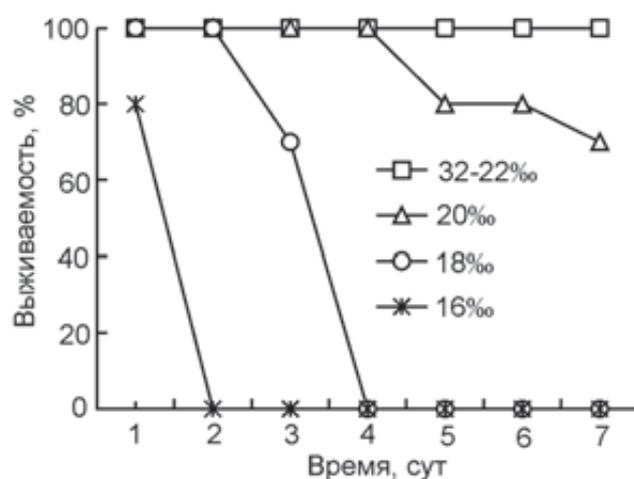


Рис. 1. Влияние экстремального понижения солености на выживаемость взрослых особей морского ежа *Strongylocentrotus nudus*.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Условия среды обитания морских ежей *Strongylocentrotus nudus* и *S. intermedius* в зал. Восток (температура и соленость морской воды, грунт), а также их пищевые предпочтения очень сходны. В летнее время в результате выпадения большого количества осадков и стока рек в поверхностном слое залива (0–0.5 м) отмечается значительное понижение солености морской воды – до 10.0–0.5‰, а на глубине 4–5 м – иногда до 26‰ (Кашенко, 1997; Григорьева, Кашенко, 2010). В зависимости от глубины обитания животные могут подвергаться воздействию как незначительно понижающейся солености морской воды, так и резкого опреснения. Проведенные нами исследования показали, что, несмотря на сходные условия обитания, реакция черного и

Влияние пониженной солености морской воды на активность взрослых особей морских ежей *Strongylocentrotus nudus* и *S. intermedius*

Соленость, ‰	<i>S. nudus</i>					<i>S. intermedius</i>				
	А, мин	Б	В	Г	Д	А, мин	Б	В	Г	Д
32	0.5±0.1	100	100	100	100	1.2±0.3	100	100	100	100
30	0.5±0.1	100	100	100	100	1.2±0.3	100	100	100	100
28	0.5±0.1	100	100	100	100	1.3±0.3	100	100	100	100
26	0.5±0.1	100	100	100	100	1.3±0.3	100	100	100	100
24	0.6±0.1	100	100	100	100	1.5±0.4	100	100	100	100
22	1.0±0.2	100	100	70	90	1.7±0.6	100	100	100	100
20	2.0±0.2	100	100	20	60	2.5±0.7	100	100	80	90
18	2.9±0.5	100	70	0	0	2.9±0.7	100	100	60	70
16	3.0±0.4	100	0	0	0	3.1±1.1	100	60	0	0
14	3.0±0.3	80	0	0	0	4.7±2.5	90	30	0	0
12	1.5	20	0	0	0	6.8±2.2	80	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Примечание. А – рейтинг (среднее значение из n = 20 и 95% доверительный интервал); Б–Д – количество особей, %: Б – перевернувшихся с дорсальной стороны на вентральную в течение 1 ч, В – прикрепившихся к субстрату в течение 1 ч, Г – сохранивших способность к передвижению, Д – у которых к окончанию эксперимента амбулакральные ножки на дорсальной стороне панциря были нормально расправлены.

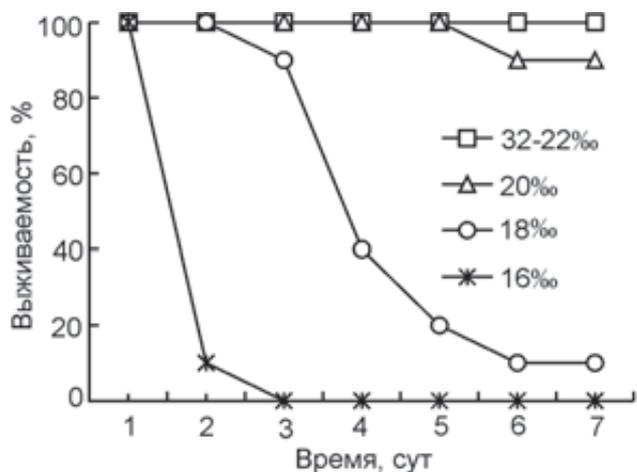


Рис. 2. Влияние экстремального понижения солености на выживаемость взрослых особей морского ежа *Strongylocentrotus intermedius*.

серого морских ежей на экстремальные изменения солености несколько различается.

Иглокожие (Echinodermata) — типичные пойкилоосмотические организмы, которые довольно чувствительны к понижению солености, а большинство из них являются стеногалинными (Дьяконов, 1955). Известно, что при неблагоприятном изменении факторов среды (соленость, температура и др.) у морских беспозвоночных проявляется защитная реакция. У двустворчатых моллюсков и гастропод она выражается в герметизации раковин, а хитоны в этом случае плотно прижимаются к субстрату. Таким образом животные на определенное время изолируются от окружающей среды. Морские ежи могут лишь избегать неблагоприятных условий.

Толерантный диапазон солености у черного морского ежа оказался несколько уже, чем у серого. Нижняя его граница для *S. nudus* составляет 24‰, а для *S. intermedius* — 22‰. При этом *S. nudus* обладает более быстрой реакцией и возвращается в нормальное положение в толерантном диапазоне солености в 2 раза быстрее, чем *S. intermedius* (см. таблицу). Японские исследователи показали, что взрослые особи черного морского ежа в лабораторных условиях в течение коротких отрезков времени в светлое время суток продвигались на 1–5 см/мин. При этом особи *S. nudus* двигались намного быстрее, чем *S. intermedius* (Ito, Hayashi, 1999). Учитывая, что черный морской еж быстрее, чем серый, переворачивается и двигается, можно предположить, что в целом у черного морского ежа больше шансов быстрее покинуть зону незначительного опреснения, в которую он может попасть на мелководье. Снижение солености до 20‰ и ниже более негативно воздействует на взрослых особей черного морского ежа, чем на серого. При 18‰ морские ежи обоих видов затрачивают на рейтинг одинаковое количество времени, однако черный морской еж теряет двигательную активность, а больше половины особей серого морского ежа сохраняют способность к

перемещению, следовательно, могут избежать неблагоприятного воздействия опреснения. Способность прикрепляться к субстрату и прочно удерживаться на нем с помощью амбулакральных ножек — важная приспособительная реакция иглокожих, имеющая большое значение в зоне сильного волнового воздействия. При значительном понижении солености данная способность утрачивается (Бергер, Наумов, 1996). По этому показателю черный морской еж также уступает серому морскому ежу. В опыте около 30% особей *S. intermedius* оставались прикрепленными к субстрату в течение 1 ч при понижении солености до 14‰, в то время как особи *S. nudus* теряли эту способность уже при 16‰ (см. таблицу).

Полученные нами данные несколько расходятся с опубликованными ранее (Ярославцева, Сергеева, 1991). Морские ежи обоих видов для экспериментов также были собраны в зал. Восток. Авторы отмечают, что нижняя граница толерантного диапазона солености морского ежа *S. nudus* составляет 22‰, а *S. intermedius* — 24‰. Вероятно, это связано с недостаточным количеством тестов, по которым можно было бы более объективно судить о соленостном толерантном диапазоне морских ежей. Для исследования морских беспозвоночных следует использовать не менее 3–4 поведенческих тестов. При проведении рейтинга следует регистрировать время, за которое животное переворачивается с дорсальной стороны на вентральную, а не количество животных, переворнувшихся в течение 1 ч.

Наши исследования показали, что оба вида морских ежей достаточно устойчивы к экстремальному понижению солености. Устойчивость к опреснению у морского ежа *S. nudus* ограничивается соленостью 22‰ (рис. 1), а у *S. intermedius* она близка к нижней границе толерантного диапазона этого вида — 22–20‰ (рис. 2). Даже при резком снижении солености до 18‰ около 10% особей серого морского ежа могут выживать в течение 7 сут. Полученные нами результаты значительно расходятся с уже опубликованными данными, согласно которым понижение солености до 26‰ вызывало гибель 50% особей *S. nudus*, а при 28‰ погибало 15% особей *S. intermedius*. Из этого следовало, что нижняя граница устойчивости, или минимальное значение солености, при которой могут выжить 100% особей черного и серого морских ежей, составляет 28 и 32‰ соответственно. В течение 5 сут все 100% особей *S. nudus* погибли в опыте при солености 24‰, а *S. intermedius* — при 20‰ (Ярославцева, Сергеева, 1991). Отметим, что нижняя граница толерантного диапазона солености донных морских беспозвоночных может быть очень близкой, а в отдельных случаях может совпадать с границей устойчивости вида к пониженной солености, но не может быть ниже нижней границы устойчивости вида к опреснению.

Сравнение толерантного диапазона солености у иглокожих разных видов из зал. Восток показало, что нижняя граница соленостного толерантного диапазона морских ежей *S. nudus* и *S. intermedius* совпадает или близка таковой других иглокожих, обитающих в зали-

ве: морских звезд *Asterina pectinifera* (20‰), *Asterias amurensis* (24‰) и плоского морского ежа *Scaphechinus mirabilis* (24‰) (Кашенко, 2003, 2008). Более узкий толерантный диапазон солёности был отмечен у кукумарии *Eupentacta fraudatrix* и трепанга *Apostichopus japonicus* с нижней границей в 26‰ (Кашенко, 1992, 1997, 2000). Лишь у сердцевидного морского ежа *Echinocardium cordatum* нижняя граница солёностного толерантного диапазона отличается от таковой у других видов иглокожих и ограничивается 28‰. Это можно объяснить тем, что большую часть жизни *E. cordatum* проводит в толще грунта (Кашенко, 2006).

По устойчивости к опреснению среди иглокожих зал. Восток морские ежи *S. nudus* и *S. intermedius* занимают среднюю позицию. Наиболее устойчивыми к воздействию пониженной солёности являются *A. pectinifera* и *S. mirabilis*, нижний предел солёностной устойчивости которых достигает 18‰ (Кашенко, 2003, 2008). Нижняя граница устойчивости к опреснению у *E. fraudatrix* и *A. amurensis* составляет 22‰ (Кашенко, 2000, 2003).

Таким образом, морские ежи *S. nudus* и *S. intermedius*, обитающие в зал. Восток в сходных условиях, обладают достаточными адаптивными способностями, которые позволяют им выживать определенное время при значительном опреснении морской воды. При этом установлено, что *S. nudus* менее устойчив к резкому понижению солёности, чем *S. intermedius*. Солёностный толерантный диапазон у черного морского ежа также оказался несколько уже, чем у серого морского ежа.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранова З.И. Тип Иглокожие – Echinodermata // Животные и растения залива Петра Великого. Л.: Наука. 1976. С. 114–120.
- Бергер В.Я. О приспособлении к меняющейся солёности некоторых литоральных беломорских моллюсков // Солёностные адаптации водных организмов. Л.: ЗИН АН СССР. 1976. С. 59–112.
- Бергер В.Я., Наумов А.Д. Влияние солёности на способность морских звезд *Asterias rubens* прикрепляться к субстрату // Биол. моря. 1996. Т. 22, № 2. С. 99–101.
- Григорьева Н.И., Кашенко С.Д. Исследование межгодовой и сезонной изменчивости термогалинных условий в заливе Восток (залив Петра Великого, Японское море) // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 162. С. 242–255.
- Дьяконов А.М. Определитель иглокожих дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. 1949. Т. 30. С. 1–130.
- Дьяконов А.М. О способности иглокожих выдерживать понижение нормальной океанической солёности // Докл. АН СССР. 1955. Т. 7, № 2. С. 373–374.
- Кашенко С.Д. Влияние опреснения на развитие дальневосточного трепанга // Биол. моря. 1992. № 3–4. С. 43–52.
- Кашенко С.Д. Влияние солёностной акклимации трепанга *Stichopus japonicus* на адаптивные способности разных стадий его развития // Биол. моря. 1997. Т. 23, № 2. С. 93–100.
- Кашенко С.Д. Совместное влияние температуры и солёности на развитие кукумарии *Eupentacta fraudatrix* // Биол. моря. 2000. Т. 26, № 3. С. 182–187.
- Кашенко С.Д. Реакции морских звезд *Asterias amurensis* и *Patiria pectinifera* (Asterozoa) из залива Восток (Японское море) на понижение солёности // Биол. моря. 2003. Т. 29, № 2. С. 127–131.
- Кашенко С.Д. Устойчивость сердцевидного морского ежа *Echinocardium cordatum* (Echinozoa: Spatangoida) к экстремальным изменениям условий среды // Биол. моря. 2006. Т. 32, № 6. С. 447–449.
- Кашенко С.Д. Реакции плоского морского ежа *Scaphechinus mirabilis* на экстремальные изменения условий среды обитания // Биол. моря. 2008. Т. 34, № 3. С. 196–199.
- 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.
- Седова Л.Г. Влияние температуры на скорость потребления кислорода морским ежом *Strongylocentrotus intermedius* // Биол. моря. 2000. Т. 26, № 1. С. 53–54.
- Урбах В.Ю. Математическая статистика для биологов и медиков. М.: Изд. АН СССР. 1963. 323 с.
- Ярославцева Л.М., Сергеева Э.П. Влияние опреснения на разные стадии развития морских ежей рода *Strongylocentrotus* // Биол. моря. 1991. № 6. С. 47–52.
- Agatsuma Y. Ecology of *Strongylocentrotus intermedius* // Edible sea urchins: biology and ecology. Amsterdam: Elsevier. 2001a. P. 333–346.
- Agatsuma Y. Ecology of *Strongylocentrotus nudus* // Edible sea urchins: biology and ecology. Amsterdam: Elsevier. 2001b. P. 347–361.
- Agatsuma Y. Ecology of *Strongylocentrotus intermedius* // Edible sea urchins: biology and ecology: 2nd ed. Amsterdam: Elsevier Science B.V. 2007a. P. 427–441.
- Agatsuma Y. Ecology of *Strongylocentrotus nudus* // Edible sea urchins: biology and ecology: 2nd ed. Amsterdam: Elsevier Science B.V. 2007b. P. 443–457.
- Agatsuma Y., Sakai Y., Andrew N.L. Enhancement of Japan's sea urchin fisheries // Sea urchins: fisheries and ecology. Lancaster, Pennsylvania: DEStech Publication. 2004. P. 18–36.
- Chang Y.-Q., Wan Z.-C., Wang G.-Y. Effect of temperature and algae on feeding and growth in sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* // J. Fish. China. 1999. No. 23. P. 69–76.
- Fuji A. Ecological studies on the growth and food consumption of Japanese common littoral sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1967. No. 15. P. 83–160.
- Fujita D. Strongylocentrotid sea urchin-dominated barren grounds on the Sea-of-Japan coast of northern Japan // Echinoderms: San Francisco. Rotterdam: Balkema. 1998. P. 659–664.
- Ito Y., Hayashi I. Behavior of the sea urchins, *Strongylocentrotus nudus* and *S. intermedius*, observed under experimental conditions in the laboratory // Otsuchi Mar. Sci. 1999. Vol. 24. P. 24–29.
- Kawamura K. Fishery biological studies on a sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz) // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. St. 1973. No. 16. P. 1–54.
- Lawrence J.M., Cao X., Chang Y. et al. Temperature effect on feed consumption, absorption and assimilation efficiencies and production of the sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* // J. Shellfish Res. 2009. Vol. 28, no. 2. P. 389–395.
- Osana K. Handling Japanese sea urchins and their embryos // The sea urchin embryos. Berlin: Springer-Verlag. 1975. P. 26–40.