

## ГЛАВА 5. РАЗМНОЖЕНИЕ, РАЗВИТИЕ, РОСТ

### 5.1. Размножение

#### 5.1.1. Общие вопросы

Размножение морских ежей происходит периодически. Половые циклы — это время между двумя нерестами, в течение которого в организме происходят анатомо-физиологические перестройки в органах, связанные с развитием половых клеток. Вопросам размножения морских ежей в дальневосточных водах посвящено значительное число работ (из последних: Викторовская, Матвеев, 2000, 2001; Евдокимов и др., 2001).

Как уже упоминалось выше, стронгилоцентротиды имеют по 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 размножении.

Объем гонад в ходе нереста у крупных особей (60–70 мм) *M. nudus* и *S. intermedius* изменяется в среднем от 5 до 30 мл (Кафанов, Павлючков, 2001). 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).

По данным японских исследователей, половой зрелости *S. intermedius* достигает при диаметре 30–35 мм в возрасте двух лет. Хорошо питающаяся молодь созревает в возрасте одного года (Agatsuma, Momma, 1988). Продолжительность жизни — 10 лет. По другим данным, этот вид становится половозрелым при достижении диаметра панциря 40–45 мм, на третьем году жизни, хотя зрелые гаметы встречаются и у более мелких особей (Tajima et al., 1978; Вараксин, 1980). Промысловую часть популяции у Юго-Западного Сахалина составляют особи в возрасте от 2+ до 6+ лет. 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 (отношение массы гонад и массы ежа в процентах), таким образом, пропорционален степени зрелости гонады (Хотимченко, 1987). Вместе с тем, у *S. pallidus* гонадный индекс составляет 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.

У *S. pallidus* 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.

У *M. nudus* и *S. intermedius* продолжительности и сроки сезона размножения в разных частях их ареала могут не совпадать. При растянутом нересте одновременно с выметом созревает часть гамет, участвующих затем в этом же нересте. В некоторых районах в период одного сезона размножения морские ежи нерестятся 2–3 раза; 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 воспро-

изводства 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, 1976).

В водах Норвегии и у берегов Мурмана *S. droebachiensis* вступают в половую зрелость в возрасте 3,5–4,5 лет при диаметре панциря 28,5–30,5 мм (Пропп, 1977). Это достаточно крупные ежи: диаметр их панциря достигает в закрытой губе (Дальнезеленецкая) 78 мм, в открытой (Ярышная) — 98 мм (очень незначительно отличаясь от характерной максимальной для вида величины).

Информация о размерах особей морских ежей, достигших половой зрелости, довольно противоречива (табл. 5.1.1).

Таблица 5.1.1. Возраст (мес.) и поперечник панциря (мм) половой зрелости морских ежей (по: Lawrence, Bazhin, 1998)

Вид	Возраст	Размер	Автор
<i>S. droebachiensis</i>	40	29	Sivertsen, Hopkins, 1995
<i>S. intermedius</i>	24	15–35	Kawamura, 1973
	18	20–30	Fuji, 1960
<i>M. nudus</i>	—	15	Fuji, 1960
	—	30–40	Agatsuma, 1997

По многим данным (Fuji, 1960; Вараксина и др., 1977; Imai, 1980; Яковлев, 1993), дальневосточные морские ежи становятся половозрелыми при достижении диаметра панциря 40–45 мм. Соотношение полов в популяциях равное. Внешний половой диморфизм не выражен, хотя Осанаи (Osanaï, 1980) отмечает, что у *M. nudus* и *S. intermedius* генитальные папиллы самца выглядят как сосковидные бугорки, а у самки — это маленькие выпуклости, иногда проявляющиеся на поверхности панциря.

По различию длины этих папилл В.Л. Касьянов считает возможным определять пол у живых стронгилоцентрид (Касьянов, 1984). Имеется информация (Викторовская и др., 1997), что у *S. pallidus* по внешним признакам и цвету гонад пол идентифицировать практически невозможно.

### 5.1.2. Процессы в гонадах

В течение годового репродуктивного цикла гонады морских ежей обоих полов проходят через характерную серию структурных изменений. Половой цикл у морских ежей делится на несколько стадий, количество и наименование которых у разных авторов в деталях может различаться. Например, половой цикл *M. nudus* разделяют на пять стадий (Щепин, 1979). Первая стадия — половая инертность — наступает сразу же после нереста. Гонада находится в состоянии покоя. Она небольшого размера, со спавшейся морщинистой стенкой, лишенной тургора. 2 — начало развития — наиболее длительная по времени. Эта стадия характеризуется наличием ооцитов раннего протоплазматического роста, дегенерацией свободнолежащих клеток и максимальным развитием трофической глии. 3 — активный гаметогенез протекает на фоне значительного потепления воды. Железы сильно увеличены в размере, плотные, яркого цвета. В ацинусах содержатся ооциты преимущественно позднего протоплазматического роста. 4 — преднерестовая. Происходит дальнейший рост ооцитов. 5 — нерестовая. Ацинусы заполнены зрелыми яйцеклетками.

Возможны другие подразделения процесса, например: 1 — нерестовая, 2 — посленерестовой перестройки, 3 — пролиферации, 4 — дифференциации, и 5 — накопления гамет. Некоторые специалисты (Хотимченко, 1989; Хотимченко и др., 1993) предлагают четырехстадийную схему: 1 — пролиферация (октябрь–ноябрь – май–июнь), 2 — рост и созревание гамет (июнь–июль), 3 — зрелой гонады, или нерестовая (август–октябрь), 4 — посленерестовая.

Структурные изменения в гонадах обоих полов морских ежей можно классифицировать по активности на две главные популяции клеток. Эти клеточные популяции подразделяются на зародышевые клетки (оогонии — зрелые яйца в яичнике, или сперматогонии — дифференцированные

сперматозоиды) и соматические клетки, названные питательными фагоцитами, которые присутствуют у обоих полов.

В последние годы выполнена целая серия исследований развития половых продуктов морских ежей, результаты которых позволяют предложить новую обобщенную модель репродукции (Walker et al., 2001). Гаметогенез и внутригонадное сохранение и использование питательных веществ — связанные процессы. Выделяются следующие четыре стадии: 1 — интер-гаметогенез и фагоцитоз питательных фагоцитов, 2 — прегабетогенез и восстановление питательных фагоцитов, 3 — гаметогенез и утилизация питательных фагоцитов, 4 — окончание гаметогенеза, расхождение питательных фагоцитов и нерест.

Таким образом, гаметогенез как процесс развития половых клеток включает периоды их размножения, роста, созревания и формирования. В период размножения происходят митотические деления оогониев в женских гонадах и сперматогониев — в мужских. После завершения митозов они переходят в период роста. В начале этого периода ооциты и сперматоциты находятся в генеративной фазе, для которой характерны незначительный рост ооцита и существенные хромосомные преобразования в ядрах ооцита и сперматоцита. В последующей вегетативной фазе, характерной для ооцитов, преобладают процессы роста, процесс образования, накопления и формирования запасных питательных веществ желтка. И в период созревания происходит редукционное деление клетки, или мейоз, в ходе которого обычный для всех клеток диплоидный набор хромосом уменьшается вдвое, становясь гаплоидным. Мейоз состоит из двух последовательных делений, заканчивающихся образованием яйцеклетки (оогенез) и сперматиды. Затем, в результате спермиогенеза из сперматиды формируется сперматозоид. Перед выметом половые секреты накапливаются в ацинусах гонад (Касьянов и др., 1976, 1980).

На интенсивность развития половых продуктов в гонадах влияет целый ряд факторов среды. Например, развитию гонад и росту *M. nudus* от Внутреннего моря до Сангарского пролива (Япония) способствует степень развития водорослей. Последняя связана с изменчивостью Цусимского течения. Развитие молоди ускоряется при высокой температуре воды в сентябре и образовании мощных зарослей бурых водорослей (келпа) из-за низкой температурой воды зимой. Эти обстоятельства resultируют увеличение размера морских ежей и содействуют их соматическому и гонадному росту.

Приведем описание сезонных изменений в половых железах трех наиболее массовых видов морских ежей России (Касьянов и др., 1980; Oganessian, 1998).

### *Strongylocentrotus droebachiensis*

Самки. Весной и летом яичники содержат небольшие ооциты. Просвет гонад наполнен питательными фагоцитами; встречаются остаточные яйца, резорбция которых происходит летом. Количество фагоцитов постепенно увеличивается, и глобулы в их цитоплазме укрупняются. В сентябре и октябре появляются вновь сформированные ооциты. Растущие ооциты предыдущей генерации присутствуют до ноября. С декабря начинается быстрый рост ооцитов; пространство, занимаемое питательными фагоцитами, резко уменьшается. В феврале–марте у большинства самок появляются зрелые яйца. Молодые ооциты новой генерации найдены после февраля; их число возрастает до мая–июня. В этот же период снижается число зрелых яиц.

Самцы. Малое количество остаточных сперматозоидов в истощенных семенниках подвергается резорбции перед июнем, возрастает число питательных фагоцитов. В июне сперматогонии разных генераций и небольшие группы сперматоцитов выстраиваются по периферии трубочек в некоторых гонадах. В июле–августе вновь сформированные сперматозоиды начинают аккумулироваться в центральной части трубочек. Зона сперматозоидов в сентябре–октябре быстро увеличивается, занимая 30–60% поверхности трубочек. Среди питательных фагоцитов встречаются группы сперматоцитов и сперматид. Аккумуляция сперматозоидов продолжается осенью и зимой.

### *Strongylocentrotus intermedius*

Самки. Осенью наряду с яйцеклетками в яичнике наблюдается много пристеночных растущих ооцитов. Объем вспомогательных клеток увеличивается. Крупные ооциты и яйцеклетки

резорбируются. Зимой яичники уменьшаются в размерах. В январе–феврале несколько увеличивается число вспомогательных клеток и растущих ооцитов. Весной в яичниках происходит резорбция выросших ооцитов. Вспомогательные клетки заполняют просветы в ацинусах. Начинается вегетативный рост пристеночных ооцитов. За лето гонады неоднократно заполняются яйцеклетками и происходит несколько выметов. В районах с хорошими пищевыми условиями у стенок ацинусов наблюдается вторая генерация мелких ооцитов.

Самцы. Осенью количество сперматозоидов в семенниках сокращается. Во многих гонадах содержится значительное количество сперматозоидов, хотя и отмечается их резорбция. Зимой резорбционные процессы усиливаются. У некоторых особей в семенниках и зимой идет спермиогенез, численность спермиев остается относительно постоянной. Во второй половине весны в семенниках дифференцируется множество сперматозоидов. Сперматиды и редкие спермии разбросаны среди вспомогательных клеток. Летом у самцов спермиогенез затрагивает большинство сперматозоидов. Зона спермиев увеличивается и вытесняет вспомогательные клетки. После вымета спермиев ацинусы уменьшаются в размерах.

### *Mesocentrotus nudus*

Самки. Осенью в октябре у некоторых самок идет рост ооцитов и накопление яйцеклеток. Количество яйцеклеток быстро увеличивается, и в конце сентября большинство самок имеет уже посленерестовые гонады. Зимой яичники несколько уменьшаются в размерах. Большинство крупных ооцитов резорбируется. Некоторые пристеночные ооциты вырастают до средних размеров. Весной яичники относительно крупные, в них много вспомогательных клеток и ооцитов. Крупные ооциты резорбируются, число мелких ооцитов увеличивается. Летом в яичниках идет интенсивный рост ооцитов, их созревание и накопление яйцеклеток. Иногда еще до вымета яиц в ацинусах отмечается рост новой генерации ооцитов. Во второй половине августа большинство самок имеет посленерестовые яичники. После нереста появляется большое количество молодых ооцитов и увеличивается количество вспомогательных клеток.

Самцы. Осенью у большинства самцов в семенниках имеется значительное количество сперматозоидов. В октябре–ноябре самцы имеют в гонадах незначительное количество зрелых спермиев. К зиме многие спермии резорбируются. Семенники в первой половине зимы уменьшаются в объеме, а к весне их объем увеличивается. Сперматозоиды располагаются в сети вспомогательных клеток. Весной семенники значительно увеличиваются в размерах. Основную часть ацинусов занимают вспомогательные клетки. Летом сперматозоиды занимают основную часть ацинусов. Количество сперматозоидов сокращается, но они все же образуют сплошной ряд у стенок ацинусов. Невыметанные спермии не резорбируются, занимая центр ацинусов.

### 5.1.3. Нерест

Нерест морских ежей происходит при относительно высоких температурах, обеспечивающих быстрое развитие личинок и завершение метаморфоза, а развитие гамет — в более холодный период года, благоприятствующий накоплению питательных веществ в гонадах. Е.А. Залуцкая (1988), 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.

Основной сезон размножения у *S. droebachiensis* у берегов Мурмана начинается в январе–феврале и продолжается до июня–июля (Оганесян, 1995). Растянутость периода размножения обусловлена разными сроками созревания животных в скоплениях. В годовом гонадном цикле выделено два периода — непродуктивный летне-осенний, или агаметогенный (продолжительность 7–9 мес.), во время которого в яичниках преимущественно развиваются питающие фагоциты при замедленном росте половых элементов, и репродуктивный (гаметогенный) зимне-весенний, характеризующийся активным ростом и созреванием половых клеток (3–5 мес.).

В Ура-губе Кольского залива Баренцева моря главный нерест *S. droebachiensis* проходит в зимне-весенний период. В годовом цикле отмечается только один нерест. Проплиферация и дифференциация ооцитов наблюдается дважды — зимой и весной. Ооциты следующего нерестового года появляются весной (Oganesyanyan, 1998). В Белом море икрометание *S. droebachiensis* отме-

чено с середины июня до середины июля. На Восточной Камчатке репродукция этого вида ограничена весенне-осенними месяцами (Архипова, Яковлев, 1994).

В зал. Петра Великого Японского моря *S. intermedius* нерестятся с июня по сентябрь; у *M. nudus* гонады находятся в нерестовом состоянии с июля по октябрь (табл. 5.1.3). В этот период может наблюдаться или один растянутый нерест, или два разной продолжительности. Из пяти стадий половой зрелости в репродуктивном цикле *M. 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 °C (Гнездилова, Васильева, 1979).

Северокорейские исследователи (Kim et al., 1992) установили, что для инкубации яиц *S. pulchellus* (= *S. intermedius*) в искусственных условиях оптимальна температура 12–22 °C. Сходные температурные условия нереста, 15–20 °C, *S. intermedius* указываются для побережий Японии (Kawamura, 1973).

У побережья провинции Ляонин (КНР) зиготы *M. nudus* не способны нормально делиться при температуре ниже 5 и выше 26 °C. Оптимальная температура для развития эмбрионов — 15–25 °C. Плутеус не может нормально развиваться и метаморфизировать при температуре ниже 15 и выше 24 °C. Для молоди диапазон предельных температур составляет 0–30, а оптимальных — 16–22 °C. Оптимум для взрослых особей находится в пределах 10–24 °C; при 0 °C они выживают, но рост ослаблен. Наиболее чувствительны к температуре плутеусы, наименее — взрослые особи (Gao et al., 1993). При наблюдениях за зимовкой спата *M. nudus* в лаборатории и в садках в море установлено, что повышение температуры с 10 до 16 °C усиливает питание и ускоряет рост (Niu, Wang, 1991). Сходные температурные реакции описаны для ранних стадий развития *M. nudus* у побережья провинции Шаньдун, КНР (Liao, Qio, 1987).

Несмотря на очевидное влияние температуры воды на время наступления 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 *M. nudus* и *S. intermedius* варьируют в зависимости от окружающих их видов макрофитов. Предполагается, что репродуктивный процесс у донных беспозвоночных контролируется экзометаболитами, выделяемыми водорослями.

У *M. nudus* и *S. intermedius* первое деление дробления наступает через 40–50 мин. при температуре 20–21 °C. В планктоне зал. Восток Японского моря личинки *M. nudus* появляются во второй декаде июля при температуре поверхностного слоя воды 18,5 °C. Плутеусы I стадии встречаются до конца второй декады августа. В конце августа можно наблюдать плутеусы III стадии, проходящие метаморфоз. К середине сентября личинки *M. 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 °C и наблюдаются с некоторыми перерывами до начала сентября. В начале августа встречаются первые ювенильные особи.

Таблица 5.1.3. Сроки нереста *M. nudus* и *S. intermedius* в различных акваториях (по: Касьянов и др., 1980)

Вид	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12	Акватория
<i>M. nudus</i>	xxxxxxx xxxxxxxxx xxxxxxxxx	зал. Посьета о. Монерон юг Хоккайдо
<i>S. intermedius</i>	xxxx xxxxxx xxxxxxxx xxxxxx xxxxxxxx xxxxx xxxxxxxxxxx	б. Валентин зал. Восток зал. Посьета лагуна Буссе о. Монерон о. Ребун юг Хоккайдо

На юге о. Хоккайдо нерест *M. nudus* наблюдается с середины августа до середины декабря, а *S. intermedius* — с середины августа до конца декабря. У о. Ребун (северо-западное побережье Хоккайдо) нерест *S. intermedius* происходит с начала августа до середины сентября (Kawamura, Taki, 1965), а у побережья корейской провинции Канвондо — *S. pallidus* с сентября по ноябрь (Son et al., 1989). Обнаружение молоди 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 *M. 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 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 (Воропаев, Страхов, 1977). Оплодотворение полученной весной икры 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. 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 (Макарычева, 1983).

На северных участках побережья (м. Золотой – м. Белкина) для нормального развития и созревания гамет *S. intermedius* требуется 1100–1250 градусодней, тогда как на более южных — 1450–1500; 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).

Предполагается (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 питающихся на больших глубинах он происходит дважды (Оганесян, 1995).

У *M. 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 млО<sub>2</sub>/л и от размеров тела (Одинцов, Рябушко, 1979). 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*.

Для периода дробления яиц *S. intermedius* зона оптимальной солености лежит в пределах 26–36‰ (Ярославцева и др., 1992). При продолжительном воздействии опреснения отмечены гибель личинок *M. 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, 1991, 1992).

На ранних стадиях развития личинки морского ежа *S. intermedius* в стратифицированном столбе воды скапливаются в слоях с соленостью ниже оптимальной (Ярославцева и др., 2002). На стадиях, близких к оседанию, личинки не входят в слои с неблагоприятной для их выживания и развития соленостью, а опускаются ниже в воду с нормальной соленостью.

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.

Речной сток отрицательно влияет на репродуктивную функцию морских ежей, что связано, вероятно, с изменениями ионного состава воды (Green et al., 1990; Stickle et al., 1990).

**Стимуляция нереста.** 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; Хотимченко и др., 1993; Evdokimov et al., 1999).

Обнаружено, что введение морскому ежу *M. nudus* тестостерона и эстрадиола стимулирует развитие половой железы, ускоряет рост и созревание гамет, а также накопление трофических включений в гонаде. Предполагается, что это связано с белоксинтезирующей активностью в половых железах животных (Вараксина, Вараксин, 1990).

Было показано (Евдокимов, Хотимченко, 1979), что в процессе температурной стимуляции *M. nudus* происходит увеличение массы гонад, размеров фолликулов у самцов и ацинусов у самок, возрастание коэффициента зрелости гонад, изменение клеточного состава в сторону накопления зрелых яиц и сперматозоидов. Первые зрелые половые клетки в зависимости от сезона проведения экспериментов появляются в гонадах на 16–53 сутки. На основании морфологических, морфометрических, цитохимических и эмбриологических данных был сделан вывод о том, что половые клетки, полученные осенью, зимой и весной, являются полноценными и не отличаются от клеток, сформировавшихся в природе, а сам метод температурной стимуляции может быть рекомендован при разведении морских ежей.

## 5.2. Развитие и рост

### 5.2.1. Личинки

Строение личинок морских ежей рассмотрено в ряде работ (Крючкова, 1979, 1987; Касьянов и др., 1983). Личинки имеют вытянутое тело; на уровне глотки вверх отходит несколько пар выростов, называемых руками. Внутренний скелет личинок состоит из игл, строение которых у разных групп ежей различается.

В отличие от неправильных морских ежей, плутеусы ежей, семейства Strongylocentrotidae имеют только простые иглы скелета.

Личинка морского ежа носит название эхиноплутеус (в русскоязычной литературе часто используется название «плутеус», но нужно иметь в виду, что сходная по строению личинка — офиоплутеус — есть и у офиур). Длина плутеуса — около 1–3 мм (рис. 5.2.1). В ходе метаморфоза на левой стороне плутеуса дифференцируется зародыш взрослого морского ежа. Плутеус переваривается этим зародышем, и образуется «новорожденный» морской еж.

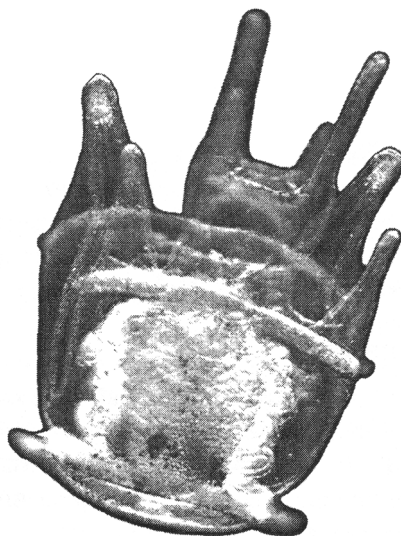


Рис. 5.2.1. Плутеус *Strongylocentrotus droebachiensis* (фото М.П. Расселл)

Выделяют три стадии плутеуса — I, II и III. У стронгилоцентротид все иглы скелета простые. При идентификации личинок Strongylocentrotidae систематическое значение имеет число рук; строение базальных игл, начинающихся от глотки и спускающихся к краю тела личинки; вторично базальных игл, идущих параллельно базальным и часто с ними соединяющихся, и наличие личиночных педицеллярий (табл. 5.2.1).

Таблица 5.2.1. Ключ для определения личинок двух видов — *S. intermedius* и *M. nudus* — на стадии плутеуса (по: Касьянов и др., 1983)

+1	Две пары рук	
–1	Три-четыре пары рук	3
+2	Базальные иглы с выростами на дистальном конце	<i>M. nudus</i> , I стадия
–2	Базальные иглы булабовидной формы; на одной из них шип, на другой — выемка	<i>S. intermedius</i> , I стадия
+3	Три пары рук	4
–3	Четыре пары рук	5
+4	Вторично базальные иглы соединяются выше базальных	<i>M. nudus</i> , II стадия
–4	Вторично базальных игл нет	<i>S. intermedius</i> , II стадия
+5	На внутренних частях игл рук имеются три педицеллярий	<i>M. nudus</i> , III стадия
–5	На внутренних частях игл рук имеются перфорированные пластинки	<i>S. intermedius</i> , III стадия

Массовое оседание личинок происходит в середине августа (Яковлев, 1976; Касьянов и др., 1983).

Были определены оптимальные температуры для ранних стадий развития *S. intermedius* (Ярославцева и др., 1992). Допустимые температуры составляют для оплодотворения — 3–27 °C; развития 100 и 50% яиц до стадии бластулы — 7–24 и 5–24, соответственно; развития до стадии плутеуса — 7–23; роста личинок — 10–23 °C. Оптимальные температуры для дробления яиц — 13,5–21,5 °C; развития до стадии бластулы — 18–20; развития от бластулы до гастролы — 14,6–19,2; роста личинок — 17–22 °C. Тремя разными способами было проведено определение оптимальной температуры для раннего развития (Ярославцева, Сергеева, 1994). Показано, 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.

Некоторые аспекты репродуктивной и личиночной экологии морских ежей, такие как экология оплодотворения, механизм питания, фенотипическая пластичность, хорошо изучены (McEdward, Miner, 2001). Такие же аспекты биологии и экологии личинок как требования к питанию, устойчивость к внешним условиям и болезням, которые особенно важны для аквакультуры и коммерческого сбора, остаются мало известными.

### 5.2.2. Рост, продолжительность жизни

Исследования, основанные на анализе размерно-частотного распределения *S. intermedius* из зал. Восток Японского моря (Селин, 1993), показывают, что 2–6-летние особи здесь растут почти так же интенсивно, как у берегов Хоккайдо, и в природе, и в лабораторных условиях. 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 пять лет, к этому времени диаметр панциря достигает 70 мм (Табунков, 1978).

Размер дальневосточных морских ежей в возрасте года значительно варьирует (табл. 5.2.2.1).

Прослеживается тенденция снижения темпов линейного роста и возрастного изменения массы тела при продвижении от кутовой части залива к входным мысам. Наиболее значительные размеры и масса тела животных характерны для районов с хорошо прогреваемой водой, где наблюдается массовое развитие крупных водорослей — ламинарии и костарии (Селин, 1993).

В лабораторных условиях показано, что в течение первого года жизни *S. intermedius* вырастают до 25,41±0,51 мм в диаметре панциря (Найденко, Дзюба, 1982а, б) или до 5 мм за три меся-



ца (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).

Показано также, 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 был охарактеризован годовой баланс популяции в суммарной сухой массе и в массе азота (Fuji, Kawamura, 1970b). В приходной части этого баланса учитывались начальная биомасса, рост, иммиграция и пополнение молодь; в расходной — конечная биомасса, естественная смертность и выселение, вымет гамет и промысел. Исходя из количества выедаемых ежами макрофитов было 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 по размерно-частотным гистограммам и по зонам роста на пластинках скелета, позволило В.А. Брыкову (1974, 1975) установить, что максимальный возраст *M. nudus* в зал. Восток составляет 16 лет; большинство животных имеют возраст 4–7 лет, однако особи с возрастом более 10 лет встречаются довольно часто. Максимальный линейный прирост у *M. 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 трех 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, 1981).

Продолжительность жизни разных видов морских ежей значительно различается (табл. 5.2.2.2); установлена общая ее обратная корреляция со скоростью роста. Этот показатель варьирует в очень значительных пределах — от около 1 года у *Tripneustes gratilla* до 10 и более лет у *S. franciscanus* (Lawrence, Bazhin, 1998). Подобная же продолжительность жизни вычислена для *S. droebachiensis* из зал. Мэйн, и установлено, что этот вид медленно растет и живет весьма долго (Russel et al., 1998). По данным японских исследователей (Agatsuma, Momma, 1988), продолжительность жизни морского ежа *S. intermedius* 10 лет.

Таблица 5.2.2.1. Размер (поперечник панциря, мм) морских ежей в возрасте 1 год (по: Lawrence, Bazhin, 1998)

Вид	Размер	Автор
<i>S. droebachiensis</i>	10–15	Miller, Mann, 1973
	15–20	Sivertsen, Hopkins, 1995
	5	Meidel, Scheibling, 1998
<i>S. intermedius</i>	15	Fuji, 1960
	<10	Kawamura, 1973
	18	Taki, 1986
<i>M. nudus</i>	30	Fuji, 1960
	16	Kawamura, 1966a

Таблица 5.2.2.2. Продолжительность жизни (годы) морских ежей (по: Lawrence, Bazhin, 1998)

Вид	Продолжительность жизни, лет	Автор
<i>S. droebachiensis</i>	8	Propp, 1977
	10–12	Sivertsen, Hopkins, 1995
	>50	Russel et al., 1998
<i>S. intermedius</i>	7–10	Taki, 1986
<i>M. nudus</i>	>10	Agatsuma, 1997

### 5.2.3. Действие химических и физических агентов

В последние годы отечественными и зарубежными специалистами был выполнен целый ряд исследований влияния различных физических полей и химических соединений на эмбриональное

и личиночное развитие морских ежей *M. nudus* и *S. intermedius*. В этом подразделе приведены лишь некоторые результаты, полученные специалистами институтов ДВО РАН.

Например, изучалось влияние лазерного и сверхвысокочастотного электромагнитного (СВЧ) излучений низкой интенсивности на эмбрионы и личинки указанных видов. Воздействие лазерного излучения было незначительным и проявлялось в сравнительно небольшом падении выживаемости и увеличении количества уродливых форм личинок по сравнению с контролем, однако выживание спермы после воздействия и подвижность сперматозоидов увеличивались в 1,5 раза. В отличие от лазерного, СВЧ-излучение оказывало на объекты заметное повреждающее воздействие. Причем проявляться этот эффект мог не сразу, а по мере развития личинок на последующих стадиях (Шкуратов и др., 1998).

На примере *S. intermedius* в процессе этих исследований было выявлено, что реакции эмбрионов и личинок разных стадий развития на СВЧ и лазерное излучение различны (Шкуратов, Дроздов, 1998). Наиболее чувствительными к воздействию СВЧ оказались зиготы в течение первых 15 мин. после оплодотворения, личинки на стадии средней бластулы, ранней гастролы, раннего плутеуса. Это проявлялось в торможении развития, возникновении большого количества уродливых форм, значительной смертности. Самыми чувствительными оказались эмбрионы на стадии ранней гастролы и личинки на стадии раннего плутеуса; наибольшую устойчивость показали эмбрионы на стадии средней-поздней гастролы.

Было также изучено влияние ультравысокочастотных электромагнитных (УВЧ) излучений дециметрового диапазона на ранние стадии развития морских ежей *S. intermedius* (Колдаев и др., 1991; Koldayev, Shchepin, 1997). Одновременно изучалась модификация получаемых под воздействием УВЧ биологических эффектов с помощью химических веществ. Исследования показали, что при плотности потока энергии свыше 150–200 мВт/см<sup>2</sup> и длительности облучения более 13–15 мин. наблюдалось замедление или даже прекращение дальнейшего развития эмбрионов, а через 1–4 час. после облучения — гибель от 40 до 70% из них. Если перед аналогичным опытом испытуемые зародыши выдерживались в оксibuтирате натрия (синтетический аналог метаболита мозга гамма-аминомасляной кислоты), то, по сравнению с контролем, количество эмбрионов, достигших стадии плутеуса, было в 1,4–1,6 раз больше, уменьшалась и их гибель.

Облучение на разных стадиях развития эмбрионов давало различный результат. Так, после воздействия на эмбрионы (300 мВт/см<sup>2</sup>, 15 мин.) на стадии оболочки, до стадии плутеуса доживало примерно 24%, а при облучении на стадии гастролы и призмы — 62 и 68% эмбрионов. При этом в контроле за то же время достигало стадии плутеуса около 98% необлученных эмбрионов. Выполненные эксперименты показали, что эмбрионы морского ежа *S. intermedius* можно использовать как модель для первичного скрининга протекторов УВЧ-излучения (Колдаев и др., 1991; Koldayev, Shchepin, 1997; Колдаев, Щепин, 1998).

Магнитное поле также повреждающе действовало на эмбрионы морских ежей. Наиболее чувствительной оказались зигота (10–30 мин. после оплодотворения), ранняя гастрала и ранняя призма (Shkuratov et al., 1998). При экспозиции яйцеклеток и сперматозоидов перед оплодотворением магнитные поля влияют не на механизмы активации и оплодотворения, а на структуры, обеспечивающие протекание дробления зигот. Величина эффекта не зависит от времени обработки образца магнитным полем. Высокий процент аномалий дробления наблюдается уже при начальной экспозиции в постоянном магнитном поле; последующее применение комбинированных полей не вносит дополнительных изменений (Сафронова и др., 1992).

На примере *S. droebachiensis*, *S. purpuratus* и некоторых других видов была установлена фотопериодическая регуляция гаметогенеза (Кафанов, Павлючков, 2001). Продолжительные световые дни подавляют гаметогенез, и пик роста ежей в норме наблюдается летом. При одинаковом режиме питания экспериментальных и контрольных животных это дает основание предполагать существование зависимого от светового режима перераспределения энергетических ресурсов гонад в процессе продуцирования соматических и половых клеток (Pearse et al., 1986). При обильном кормлении и выдерживании молоди *S. droebachiensis* в условиях осеннего периода удавалось вырастить морских ежей с крупными гонадами, гаметогенез которых развивался значительно раньше, чем у контрольных особей. Эти результаты могут быть использованы при выращивании морских ежей в бассейнах, находящихся на суше (Walker et al., 1998).

Яйцеклетки морских ежей оказались чрезвычайно удобной модельной системой для изучения развития ранних зародышей под воздействием различных химических факторов. Икру и сперму для этого получали двумя способами: 1) в перивисцеральную полость инъецировали 0,5 Моль KCl, животных сажали на стаканчик с фильтрованной морской водой и собирали икру и сперму; 2) простым встряхиванием животных. Экспериментальный материал, полученный последним путем, оказался более жизнестойким (Жерелова и др., 1998). На оплодотворенных яйцеклетках было, например, показано, что опиатный антагонист налоксон уже со стадии двух бластомеров дозозависимо тормозит дробление и развитие зародышей морского ежа, а также вызывает появление различных морфологических аномалий, что указывает на возможное участие опиоидных пептидов в регуляции эмбриогенеза (Вараксин и др., 1990).

После введения эстрогенного гормона эстрадиола наблюдалось интенсивное включение предшественника белка ЗН-лейцина в половые клетки морского ежа *M. nudus* и увеличение синтеза белка в яичниках и семенниках, что свидетельствует о возможности искусственно повышать активность синтезирующего белок аппарата клеток (Вараксина, 1999; Вараксина, Вараксин, 2001).

Установлено, что при температурной стимуляции оогенеза морских ежей *M. nudus* адреномиметические вещества задерживают рост и созревание ооцитов. Холиномиметические вещества не влияют на их рост и созревание, но в период размножения индуцируют нерест (Хотимченко, 1982). Показано, что введение ингибиторов кальмодулина и блокаторов  $Ca^{2+}$ -каналов приводит к замедлению развития ранних зародышей морского ежа *S. intermedius* за счет снижения скорости деления клеток (Жерелова и др., 1998).