БИОЛОГИЯ МОРЯ, 2020, том 46, № 5, с. 304–314

ОБЗОР

УДК 595.384

РЕПРОДУКТИВНАЯ СТРАТЕГИЯ РАКОВ-ОТШЕЛЬНИКОВ УМЕРЕННЫХ ШИРОТ

© 2020 г. Е. С. Корниенко*

Национальный научный центр морской биологии (ННЦМБ) им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

**e-mail: kornielena@mail.ru*

Поступила в редакцию 27.01.2020 г.
После доработки 25.03.2020 г.
Принята к публикации 27.03.2020 г.

В обзоре проанализированы основные характеристики репродуктивной стратегии раков-отшельников: соотношение полов, возраст (размер) наступления половозрелости, плодовитость и длительность инкубационного периода, а также оценена их зависимость от наличия и качества доступных раковин гастропод. Обсуждаются широтные вариации репродуктивных характеристик и особенности размножения прибрежных раков-отшельников умеренных широт.

Ключевые слова: Paguroidea, соотношение полов, возраст половозрелости, плодовитость, инкубационный период, эмбриональная диапауза

DOI: 10.31857/S0134347520050058

Жизненный цикл вида зачастую зависит от стратегии размножения, которая определяет динамику численности, возрастной состав популяции и соотношение полов. Репродуктивная стратегия отражается на видовых характеристиках, таких как ареал вида и длительность его жизни (Касьянов, 1989). В умеренных широтах морским организмам свойственна сезонность размножения в соответствии с циклическим характером температуры воды и продолжительности светового дня. Считается, что это позволяет синхронизировать пик выхода личинок с периодом наибольшей доступности пищи в пелагической среде (Anger, 2001).

Термин “стратегия” описывает запрограммированный набор характеристик поведения или цикла развития. Традиционно жизненные циклы разделяют на две группы: r-стратегия (ранний возраст половозрелости, большое количество потомства, отсутствие родительской заботы, большое репродуктивное усилие) и K-стратегия (отсроченное половое созревание, небольшое число потомков, родительская забота, небольшое репродуктивное усилие). Стратегия каждого вида – компромисс между этими двумя крайними вариантами (Pianka, 1970; Пианка, 1981).

Отличительной чертой декапод подотряда Pleocyemata, к которому относятся и раки-отшельники (Anomura, Paguroidea), является забота о потомстве; их самки вынашивают яйца на плеоподах до вылупления личинок (обычно на стадии зоэа). У некоторых видов потомство находится под плеоном самки до достижения ювенильной стадии (Thiel, 2003; Bolaños et al., 2004; Vogt, Tolley, 2004; Huguet et al., 2011; Rodríguez, Cuesta, 2011; Vogt, 2013). Среди раков-отшельников расширенная забота о потомстве известна только у одного представителя рода *Calcinus*, для которого характерны небольшое количество яиц в кладке и сокращенное развитие. Выйдя из яйцевых оболочек на поздней стадии зоэа, личинки рака-отшельника остаются в материнской раковине, линяя сначала в мегалопу, затем в первую ювенильную стадию, и только после этого покидают раковину (Calado et al., 2006).

Основная особенность морфологии раков-отшельников – мягкий некальцинированный брюшной отдел, для защиты которого Paguroidea обычно используют пустые раковины брюхоногих моллюсков. Представители некоторых видов поселяются в раковинах двустворчатых и лопатоногих моллюсков; известны виды, живущие в прикрепленных раковинах гастропод-верметид или в известковых трубках полихет (Williams, McDermott, 2004). Раки-отшельники – это животные-эдификаторы: используя раковины гастропод, они изменяют среду обитания, а также влияют на обилие и распространение других беспозвоночных. Известно более 550 видов симбионтов, связанных приблизительно со 180 видами раков-отшельников (Williams, McDermott, 2004).

Paguroidea – довольно крупные представители макробентосных сообществ литорали и сублиторали, всеядные мусорщики, падальщики и детри-

тофаги, играющие заметную роль в морских пищевых цепях (Hazlett, 1981; Laidre, Greggor, 2015). Несмотря на сезонность присутствия, их личинки являются существенной частью планктона, которым питается молодь рыб. Взрослые особи служат пищей для птиц, донных рыб, осьминогов и морских звезд. К настоящему времени надсемейство Paguroidea включает более 1000 видов (McLaughlin et al., 2010). Раки-отшельники встречаются в самых разных местообитаниях от наземных до глубоководных, но подавляющее большинство – это морские виды (McLaughlin, 2003), которые распространены от субарктических (Gorny, 1999) до антарктических (Balazy et al., 2015) морей, достигая наибольшего видового разнообразия в тропических и субтропических регионах.

Раков-отшельников часто используют как объект для изучения поведенческих реакций (Gravel et al., 2004; Bullock, Dunbar, 2009, 2011; Buranelli et al., 2015; Yasuda, Koga, 2016, и др.), а также в качестве видов-индикаторов в экологических исследованиях (см., например: Steibl, Laforsch, 2019). Изучение жизненного цикла важно для сохранения биоразнообразия этой группы декапод. Популяции раков-отшельников страдают от антропогенного воздействия: они в массовом количестве погибают, попадая в прилов при траленении (Frameschi et al., 2015); практика выбрасывания прилова, мелких рыб и субпродуктов рыболовными судами приводит к увеличению популяций наиболее агрессивно конкурирующих за пищу видов раков-отшельников, при этом снижается обилие подчиненных видов (Kaiser et al., 1998); закисление океана влияет на количество и качество доступных раковин гастропод и является причиной повышенной смертности личинок раков-отшельников (Tomatsuri, Kon, 2019); многие виды раков-отшельников популярны в аквариумном бизнесе, для которого изымаются из естественной среды (Calado et al., 2003). Биоразнообразию раков-отшельников угрожают и виды-вселенцы, которые могут повлиять на местные виды, изменив структуру и функционирование экосистем. Например, инвазивный прибрежный краб *Hemigrapsus sanguineus* стал доминирующим видом на юго-восточных пляжах Массачусетса, потеснив нативные виды, среди которых раки-отшельники *Pagurus acadianis* и *P. longicarpus* (см.: Westgate, 2011).

Сезон размножения раков-отшельников, как и других ракообразных из инфраотряда Pleocyemata, – это период, когда в популяции присутствуют самки с яйцами на плеоподах (яйценосные самки) (Reese, 1968). У представителей рода *Diogenes* (Diogenidae) и многих видов семейства Paguridae спариванию предшествует прекопулятивное поведение самцов: малой клешней они захватывают край раковины самки и удерживают ее в течение некоторого времени до копуляции, а иногда и после (Imafuku, 1986; Wada et al., 1996; Goshima et al., 1998; Asakura, 2009). Во время ухаживания самец помещает сперматофоры внутрь раковины на поверхность тела самки. Спустя несколько часов после получения сперматофоров самка откладывает яйца (Hess, Bauer, 2002; Contreras-Garduño, Córdoba-Aguilar, 2006). Время появления прекопулятивных пар позволяет определить начало сезона размножения. Продолжительность сезона размножения – один из аспектов репродуктивной стратегии вида; она зависит от длительности инкубационного периода и от количества кладок, которые самка вынашивает в течение сезона. Соотношение полов, плодовитость и возраст наступления половозрелости также характеризуют репродуктивную биологию вида.

Для изучения репродуктивных стратегий морских беспозвоночных важны данные о биологии личинок: типе развития, способе питания и длительности пелагической стадии (Thorson, 1950; Милейковский, 1985; Касьянов, 1989). У раков-отшельников, как и у других бентосных декапод, личинки и конспецифичные взрослые значительно различаются по морфологии, способам питания и передвижения. Пелагическая личинка раков-отшельников (зоэа) активно плавает, используя приспособленные для этого грудные придатки, а питается с помощью ротовых придатков, утративших плавательную функцию (Anger, 2006), и в процессе развития претерпевает несколько линек в соответствии с количеством стадий. Долгое время зоэа рассматривали как расселительную стадию. Однако в настоящее время известно, что личинки декапод могут удерживаться вблизи родительской популяции с помощью пассивных или активных средств, препятствующих их переносу из первоначальной среды обитания (Gherardi, 1995; Tamaki et al., 2010). Пелагическая фаза жизни раков-отшельников семейства Paguridae обычно представлена четырьмя (редко тремя) стадиями зоэа, у Parapaguridae количество стадий может достигать шести, у представителей Diogenidae развитие бывает сокращенным до двух стадий зоэа (Tudge et al., 2012). Оседание происходит на стадии мегалопы, которая по морфологии, экологии и поведению сходна с ювенильными и взрослыми особями. При оседании мегалопа ползает по дну, используя переоподы, но сохраняет способность к плаванию с помощью плеоподов.

Для раков-отшельников мощным фактором, определяющим динамику популяции, является ресурс раковин. Размер, вид, масса раковин и наличие на них эпибионтов могут влиять на разные аспекты жизненного цикла рака-отшельника, в том числе и на его репродуктивные характеристики (Fotheringham, 1976, 1980; Bertness, 1981; Hazlett, 1981; Elwood et al., 1995; Turra, Leite, 2003). Потребность в раковине впервые возникает при оседании личинок (Asakura, 1991; Harvey, Colasurdo, 1993; Oba, Goshima, 2004). Предполагается, что конкуренция между мегалопами, которые впервые приобретают раковину, может быть более на-

пряженной, чем между взрослыми раками-отшельниками, имеющими раковину.

Цель настоящей работы – на основе анализа литературных данных о размножении раков-отшельников умеренных широт выявить особенности их репродуктивной стратегии, обусловленные влиянием ограниченного ресурса подходящих раковин гастропод и воздействием климатических факторов, определяющих период, благоприятный для размножения.

Соотношение полов

Известно, что заметное отклонение соотношения полов от 1 : 1 широко распространено среди морских ракообразных. Одним из факторов, способствующих неравенству соотношения полов, является разная смертность самок и самцов. На соотношение полов в популяции могут также повлиять ограниченность питания, бóльшая активность и переселение (эмиграция) одного из полов, использование разных мест обитания (Wenner, 1972). У прибрежных раков-отшельников, как и у многих других декапод, среди мелких особей обычно преобладают самки, а крупные особи представлены преимущественно самцами (Lancaster, 1990; Turra, Leite, 2000; Mishima, Henmi, 2008; Balazy et al., 2015). Энергетические затраты организма на рост и размножение у разных полов часто различаются, что приводит к появлению размерного полового диморфизма. Производство яиц – затратный процесс, в который самки вкладывают значительную часть энергии, в то время как самцы используют эту энергию для роста (Abrams, 1988). У многих прибрежных видов раков-отшельников самки начинают размножаться при небольших размерах в первый год жизни. Считается, что это позволяет в определенной степени снизить внутривидовую конкуренцию за раковины (Lancaster, 1990). Соотношение полов в разных размерных группах варьирует, но в целом оно может быть близким к 1 : 1, как, например, у *Pagurus proximus* (см.: Wada, Mima, 2003; Kornienko et al., 2019), *Discorsopagurus schmitti* (см.: Gherardi, Cassidy, 1995), *Anapagurus alboranensis* и *P. excavatus* (см.: Macpherson, Raventos, 2004). У некоторых видов преобладают самцы, как у *Loxopagurus loxochelis* (см.: Martinelli et al., 2002) и *P. brachiomastus* (см.: Корниенко, Селин, 2019). Однако чаще соотношение полов у раков-отшельников смещено в сторону преобладания самок, как у *P. minutus* (см.: Yasuda et al., 2017; Korn et al., 2018), *Anapagurus petiti* (см.: Macpherson, Raventos, 2004), *P. middendorffii* (см.: Wada et al., 1995), *P. lanuginosus* и *Clibanarius virescens* (см.: Imazu, Asakura, 1994). Соотношение полов может изменяться в зависимости от сезона. Так, в эстуарии р. Вака (Вакаяма, Япония) в популяции *P. minutus* в течение репродуктивного сезона, который длится с ноября по апрель, преобладали самки, с мая по июль соотношение полов было почти равным, а в августе заметно преобладали самцы (Yasuda et al., 2017). В зал. Восток (Японское море) у *P. proximus* соотношение полов в целом было близко к 1, но в мае, когда все самки были яйценосными, самцов было в 4 раза меньше, чем самок. В июле–августе соотношение полов было почти равным, а в сентябре, когда сезон размножения завершался, преобладали самцы (Kornienko et al., 2019).

Возраст наступления половозрелости и плодовитость

Возраст (размер) наступления половозрелости раков-отшельников определяется риском смертности, связанной с использованием раковин разного размера. Маленькие раковины легко повреждаются и разрушаются хищниками, поэтому особи, обитающие в них, часто погибают. Рака-отшельникам с небольшими размерами тела достичь репродуктивного успеха позволяют ранняя половозрелость и высокое репродуктивное усилие. У крупноразмерных раков-отшельников уровень смертности молоди, обитающей в небольших раковинах, также высок, но взрослые особи занимают большие крепкие раковины и более устойчивы по отношению к хищникам; для них характерны позднее созревание и низкий уровень репродуктивного усилия (Carlon, Ebersole, 1995). Предполагается, что при раннем созревании снижается внутривидовая конкуренция между полами за ресурс раковин: самки освобождаются от необходимости достижения определенного размера для размножения. Самцы этого же возраста в результате данной стратегии освобождаются от внутривидовой конкуренции за большие раковины, так как рост самок замедляется во время вынашивания яиц (Lancaster, 1990).

Оценка плодовитости, напрямую связанной с распределением энергии, играет главную роль в исследованиях жизненных циклов и в разработке их моделей. Существуют важные взаимосвязи и компромиссы между плодовитостью и такими жизненными характеристиками, как размер яйца, размер и возраст самки, возраст при первом размножении, репродуктивные усилия и остаточная репродуктивная ценность. Компромиссы, морфофункциональные ограничения и генетические вариации определяют эволюцию жизненных циклов посредством естественного отбора (Ramírez-Llodra, 2002). Плодовитость – это количество потомков, продуцируемых самкой в определенный период времени. Выделяют три категории плодовитости декапод: потенциальная плодовитость – количество ооцитов в яичнике, включая развивающиеся и зрелые клетки; реализованная плодовитость – количество яиц, откладываемых на плеоподы, и фактическая плодовитость – количество вылупившихся личинок, позволяющее оценить успех оплодотворения и смертность эмбрионов (Anger, Moreira, 1998).

У декапод реализованная плодовитость ограничена доступным пространством на плеоне самки. У раков-отшельников данное ограничение усиливается из-за сокращения числа плеоподов в результате асимметрии плеона. У большинства видов Diogenidae и Paguridae у обоих полов отсутствуют первые плеоподы, а остальные плеоподы непарные (у самок обычно второй–пятый, реже второй–четвертый) (Tudge et al., 2012). Но, как и у других десятиногих, плодовитость раков-отшельников в первую очередь связана с размером самки (Волвенко, 1995; Gherardi, Cassidy, 1995; Macpherson, Raventos, 2004). Реализованная плодовитость относительно небольших литоральных раков-отшельников (*SL* от 1 до 5–6 мм), таких как *P. nigrofascia*, *P. minutus* и *P. proximus* (Goshima et al., 1996; Mishima, Henmi, 2008; Korn et al., 2018; Kornienko et al., 2019), варьирует от нескольких экземпляров до нескольких сотен яиц (табл. 1). У крупных видов кладка состоит из нескольких тысяч и десятков тысяч яиц (см., например: Wada et al., 2000; Mura et al., 2006). Поскольку в процессе эмбрионального развития размер яйца увеличивается, некоторые яйца из крупного выводка могут быть экструдированы. Вследствие этого реализованная и фактическая плодовитость различаются. Фактическая плодовитость может снижаться и из-за живущих внутри раковин гастропод хищников (книдарий, плоских червей, полихет, ракообразных), которые питаются яйцами раков-отшельников (Williams, 2003).

В ряде работ обсуждается вопрос о влиянии качества раковин на плодовитость раков-отшельников (Wilber, 1989; Elwood et al., 1995; Mantelatto et al., 2002, и др.). Так, самки литорального *P. bernhardus* в предпочтительных видах раковин откладывали яйца в начале сезона, производили больше яиц в первом выводке и чаще нерестились повторно, чем самки в менее подходящих раковинах (Elwood et al., 1995). Отмечена положительная корреляция между плодовитостью раков-отшельников, массой и внутренним объемом занимаемых ими раковин. Увеличение плодовитости самок, обитающих в больших раковинах, связано с бóльшим пространством, доступным для кладки, и с тем, что эти раковины занимают более крупные особи, производящие большее количество яиц (Mantelatto, Garcia, 1999; Mantelatto et al., 2002). У *P. longicarpus* особи обоих полов, использовавшие низкозавитые округлые раковины гастропод, были крупнее особей, использовавших раковины с высокими завитками (Blackstone, 1985). Следовательно, самки в таких раковинах произведут более многочисленное потомство, чем самки этого же возраста в низкозавитых раковинах. Напротив, у *P. filholi* самки, предпочитавшие высокозавитые раковины *Batillaria*, откладывали большее количество яиц, чем самки, использовавшие раковины *Homalopoma* (см.: Yoshino, Goshima, 2001). Однако у литорального рака-отшельника *P. minutus* в течение сезона размножения и в период покоя не обнаружено зависимости плодовитости от вида раковины (Yasuda et al., 2019). Предпочтение, отдаваемое в репродуктивный период самками этого рака-отшельника раковинам *Batillaria*, авторы объясняют тем, что данные раковины, возможно, обеспечивают лучшую защиту от хищников или снижают внутривидовую конкуренцию за ресурс между полами на время размножения. Существует мнение, что крупные самки, обитающие в поврежденных или обросших раковинах, реже участвуют в размножении (Wilber, 1989).

Предполагается, что, как и у Brachyura (Somerton, Meyers, 1983; Sainte-Marie, 1993), впервые участвующие в нересте самки раков-отшельников производят яиц меньше, чем самки этого же размера, нерестящиеся повторно (Mantelatto et al., 2002). Отмечено, что у видов, производящих за сезон размножения несколько генераций потомства, количество яиц, выметанных при первом нересте, больше, чем при повторном (Wada et al., 2000; Mura et al., 2006; Kornienko et al., 2019).

Широтные вариации репродуктивных моделей

Чтобы адаптироваться к сезонным изменениям температуры, осадков, доступности пищи и других факторов окружающей среды, многие виды проявляют пластичность в распределении своих репродуктивных усилий во времени. Следовательно, репродуктивные характеристики видов, ареалы которых включают разные климатические зоны, в разных частях ареала могут различаться (van de Kerk et al., 2016, а также цитируемые авторами работы). В первой половине прошлого столетия Торсон (Thorson, 1950) отметил, что у ракообразных, иглокожих, полихет, брюхоногих и двустворчатых моллюсков виды из Восточной Гренландии обычно имели более крупные яйца, чем родственные виды из более низких широт. Позже эта тенденция была подтверждена для многих декапод (Jones, Simons, 1983; Berkenbusch, Rowden, 2000; Lardies, Castilla, 2001; Terossi et al., 2010a; Wehrtmann et al., 2012; Lira et al., 2015, и др.).

Сравнительные исследования репродуктивных параметров разных популяций декапод вдоль широтных градиентов обнаружили внутривидовые различия, в первую очередь связанные с размерами наступления половой зрелости у самок, с объемом яиц и количеством яиц в кладке. При низкой температуре замедляются темпы роста, что приводит к отсроченному достижению половой зрелости самок в высоких широтах. Продолжительность развития яиц напрямую зависит от температуры, поэтому в популяциях низких широт самки могут производить больше кладок в течение репродуктивного сезона и доля яйценосных самок будет больше (Jones, Simons, 1983). Плодовитость – очень пластичная характеристика в пределах, определенных биоэнергетикой и жизненной стратегией организма (Ramírez-Llo-

Таблица 1. Репродуктивные характеристики прибрежных видов раков-отшельников умеренных широт

Вид	Место обитания	Сезон размножения	Минимальный размер яйценосных самок, *SL*, мм	Плодовитость, экз.	Количество кладок за сезон	Источник
Pagurus proximus Komai, 2000*	Россия, Японское море, зал. Восток	Декабрь–август	1.1	28 – 2085	>1	Kornienko et al., 2019
	Северная Япония, зал. Хакодате	Январь–июль	1.39	–	>1	Wada, Mima, 2003
P. minutus Hess, 1865	Россия, Японское море, зал. Восток,	Май–август	1.1	37 –721	>1	Korn et al., 2018
	Центральная Япония, префектура Вакаяма	Декабрь–апрель	–	≈100–1400 (fig. 2a)	>1	Nakano et al., 2016
P. brachiomastus (Thallwitz, 1892)*	Россия, Японское море, зал. Восток	Март–август	1.5	59–3612	>1	Корниенко, Селин, 2019
P. nigrofascia Komai, 1996*	Северная Япония, зал. Хакодате	Апрель–февраль	2.8	151–325	1	Goshima et al., 1996
	Южная Япония, зал. Фукуока	Март–декабрь	2.6	≈150–580 (fig.4)	1	Mishima, Henmi, 2008
P. middendorffii Brandt, 1851	Северная Япония, зал. Хакодате	Октябрь–март	1.2	–	1	Wada et al., 1995, 1996
P. filholi (de Man, 1887)	Северная Япония, зал. Хакодате	Весь год	1.4	≈30–220 (fig. 2)	>1	Goshima et al., 1998
P. lanuginosus De Haan, 1849	Северная Япония, зал. Хакодате	Октябрь–июль	4.37	≈1000–6500 (fig. 3)	>1	Wada et al., 2000
P. bernhardus (L.)	Юго-западная Англия, зал. Маунтс	Ноябрь–май	1.7	≈200 – 1200	>1	Lancaster, 1988, 1990
P. exilis (Benedict, 1892)	Аргентина, провинция Буэнос-Айрес	Весна–лето	–	114–2665	1	Terossi et al., 2010b
Discorsopagurus schmitti (Stevens, 1925)	США, Вашингтон, о-в Фидальго	Январь–апрель	1.1	14–496	–	Gherardi, Cassidy, 1995

*Виды, у которых отмечена эмбриональная диапауза; “–” – данные отсутствуют.

dra, 2002). Количество яиц в кладке у одинаковых по размеру самок увеличивается от высоких широт к низким, а размер яиц отрицательно коррелирует с их количеством. Это связано с тем, что энергия, которую можно вложить в размножение, ограничена; наблюдается компромисс между качеством и количеством потомства (Касьянов, 1989). В высоких широтах более крупные яйца обладают достаточным количеством желтка, чтобы поддерживать длительный период инкубации эмбрионов, характерный для развития беспозвоночных в холодных регионах (Thorson, 1950). Как следствие адаптации к низкой температуре в высоких широтах рассматривается и тенденция к сокращенному личиночному развитию декапод. Однако среди раков-отшельников сокращенное развитие обычно встречается у теплолюбивых диогенид, тогда как у представителей семейства Paguridae личиночное развитие включает 4 стадии зоэа даже у крайних пределов распространения данной группы, как это показано для *P. comptus* из субантарктических вод (канал Бигл, Огненная Земля) (Lovrich, Thatje, 2006).

Важным аспектом репродуктивной стратегии являются сроки размножения, которые совпадают с наличием благоприятных условий и определяются фенотипической пластичностью репродуктивной модели, зависящей от окружающей среды (Giesel, 1976). Сравнение репродуктивных характеристик в двух пространственно разделенных популяциях обитающего у берегов Южной Америки рака-отшельника *P. exilis* показало, что у побережья Бразилии этот вид размножается круглый год, а в холодных прибрежных водах Аргентины – только весной и летом; яйценосные самки бразильской популяции крупнее, их плодовитость выше (от 317 до 2885 яиц, в среднем 1447 ± 831), чем в популяции у побережья Аргентины (от 114 до 2665 яиц, в среднем 987 ± 711), однако размер яиц в аргентинской популяции больше (Terossi et al., 2010b).

Небольшой прибрежный рак-отшельник *Pagurus nigrofascia* встречается у берегов Японии от южного Хоккайдо до Кюсю (Komai, 1996; Komai et al., 2015). Показано, что у северной границы его ареала (о-в Хоккайдо, зал. Хакодате, 41°44′ N, 140°36′ E) плодовитость самок ниже, чем у южной (о-в Кюсю, зал. Хаката, 33°40′ N, 130°25′ E) (Goshima et al., 1996; Mishima, Henmi, 2008). Самки этого вида производят только одну кладку яиц в год, и хотя сведения о размере яиц *P. nigrofascia* из Хакодате отсутствуют, предполагается, что репродуктивное усилие раков-отшельников в южной популяции выше (Mishima, Henmi, 2008).

Продолжительность инкубационного периода и эмбриональная диапауза

Известно, что продолжительность эмбрионального развития беспозвоночных зависит от температуры. У Decapoda холодных или умеренных вод инкубационный период длится от нескольких недель до нескольких месяцев. У видов, производящих больше одной кладки, в одном и том же районе по мере повышения температуры в течение сезона размножения продолжительность инкубационного периода может уменьшаться в несколько раз (Wear, 1974).

Эмбриональная диапауза – явление задержки эмбрионального развития, известное для многих ракообразных (Алексеев, 1990; Alekseev, Starobogatov, 1996). У декапод эмбриональная диапауза чаще встречается на ранних стадиях, когда спустя 3–4 сут после нереста на стадии гаструлы яйца перестают развиваться и находятся в периоде покоя от нескольких недель до нескольких месяцев; у ряда видов пауза в развитии отмечена и на более поздних стадиях (Wear, 1974; Moriyasu, Lanteigne, 1998; Stevens, 2006; Webb et al., 2007; Swiney, 2008).

Среди раков-отшельников эмбриональная диапауза впервые обнаружена у вида *P. nigrofascia*. Диапауза отмечена как у северной, так и у южной границы его распространения, однако продолжительность периода покоя в этих популяциях оказалась разной (Goshima et al., 1996; Mishima, Henmi, 2008). У берегов о-ва Хоккайдо первые яйценосные самки *P. nigrofascia* появлялись в апреле, но яйца в кладках оставались на начальных стадиях развития до ноября. Доля яйценосных самок снижалась в январе, в феврале наблюдался пик выхода личинок, а в марте самки с кладками не встречались (Goshima et al., 1996).

В южной популяции самки с яйцами на плеоподах появлялись в марте, развитие яиц активизировалось в ноябре. После возобновления эмбрионального развития его темпы в южной популяции были выше, чем в северной, и выход личинок наблюдался уже в декабре. В январе–феврале в зал. Хаката яйценосные самки *P. nigrofascia* отсутствовали. Таким образом, хотя период инкубации яиц в обеих популяциях продолжался около 9 мес., эмбриональная диапауза в северной популяции длилась около 7 мес., а в южной – около 8 мес. (Mishima, Henmi, 2008). Следует заметить, что и в северной, и в южной популяциях инкубационный период приходился на самое теплое время года (см.: World Sea Temperatures, 2019), а выход личинок отмечен при минимальных значениях температуры: в зал. Хакодате в феврале при температуре воды 3.2°C (Goshima et al., 1996), в зал. Хаката, где минимум температуры (около 13°C) наблюдается в феврале–марте (см.: World Sea Temperatures, 2019), – в декабре (Mishima, Henmi, 2008).

Подтверждением того, что наличие эмбриональной диапаузы не является видоспецифичным признаком, служит развитие *P. proximus*, распространенного у побережья Японии от Хоккайдо до Хонсю и вдоль материкового побережья Японского моря от зал. Петра Великого до Корейского полуострова (Komai, 2000; Komai et al., 2015). Репродуктивные характеристики этого вида изучены в зал. Хакодате (о-в Хоккайдо) (Wada, Mima,

2003) и в зал. Восток (зал. Петра Великого) (Kornienko et al., 2019). В отличие от зал. Хакодате, для зал. Восток характерны низкие зимние температуры воды (до –1.9°C) и присутствие ледового покрова в декабре–марте (Степанов, 1976).

В зал. Хакодате яйценосные самки *P. proximus* встречаются в январе–июле. Уже в феврале–марте появляются самки с яйцами на последней стадии развития. В популяции развитие кладок идет несинхронно; за сезон размножения самки могут вынашивать более одной кладки яиц (Wada, Mima, 2003). В зал. Восток отдельные самки *P. proximus* приступают к нересту в декабре. Доля яйценосных самок увеличивается постепенно. К началу мая, когда температура воды в заливе составляет 10°C и выше, 100% самок несут на плеоподах яйца на начальных стадиях развития. В это время развитие эмбрионов синхронно активизируется, к концу мая – началу июня эмбриогенез завершается и личинки выходят в планктон. Таким образом, в зал. Восток нерест *P. proximus* и длительный инкубационный период наблюдаются зимой в самое холодное время. Как и в зал. Хакодате, в зал. Восток у *P. proximus* отмечен достоверно менее продуктивный повторный летний нерест (Kornienko et al., 2019). Таким образом, репродуктивная стратегия популяций одного вида, обитающих в разных климатических условиях, различается. В зал. Хакодате развитие яиц *P. proximus* в популяции несинхронное и начинается сразу после откладки, следовательно, выход личинок в планктон растянут во времени. В зал. Восток благодаря наличию эмбриональной диапаузы развитие яиц синхронизируется, обеспечивая одновременный выход личинок в наиболее благоприятый период и массовое пополнение популяции. Менее продуктивный повторный нерест позволяет скорректировать влияние негативных последствий непредсказуемых условий среды.

Сравнительный анализ репродуктивных стратегий *P. nigrofascia* и *P. proximus*, в развитии которых отмечена эмбриональная диапауза, показал, что последовательность репродуктивных событий у этих видов несколько различается. Если у *P. nigrofascia* длительный инкубационный период приурочен к наиболее теплому времени года (согласно World Sea Temperatures, 2019, температура воды в августе в зал. Хакодате достигает 24°C, в зал. Хаката – 29°C), а выход личинок – к периоду, когда температура воды минимальна, то у *P. proximus* в зал. Восток развитие с диапаузой происходит при низких температурах (Kornienko et al., 2019), а личинки появляются в планктоне в начале июня при температуре не выше 13–15°C.

Обитание в районах с ярко выраженной сезонностью и периодическими низкими температурами не обязательно приводит к появлению эмбриональной диапаузы. В зал. Восток обитают 12 видов раков-отшельников (Марин, Корниенко, 2014), репродуктивные характеристики изучены у трех самых массовых прибрежных видов: *P. minutus*, *P. proximus* и *P. brachiomastus* (Korn et al., 2018; Kornenko et al., 2019; Корниенко, Селин, 2019). Кроме *P. proximus* период покоя в развитии яиц обнаружен у *P. brachiomastus* – третьего по численности вида. У *P. brachiomastus* яйценосные самки появляются в марте, яйца в кладках остаются на начальных стадиях развития до начала мая, доля самок с яйцами в это время составляет около 80%, следовательно, часть самок приступает к нересту позже, в июне–августе. Основная масса личинок выходит в планктон в начале лета, а затем синхронность выхода личинок нарушается (Корниенко, Селин, 2019). Мелкий прибрежный рак-отшельник *P. minutus* распространен у берегов Японии от о-ва Хоккайдо до о-ва Рюкю и вдоль материкового побережья от зал. Петра Великого до Кореи и северного Китая (Komai et al., 2015). В зал. Восток это самый массовый вид среди прибрежных раков-отшельников (Селин и др., 2016). Репродуктивные характеристики *P. minutus* исследованы в Японии в зал. Тоса (о-в Сикоку) (см.: Wada et al., 2005) и в эстуарии р. Вака (о-в Хонсю) (см.: Nakano et al., 2016; Yasuda et al., 2017), а также у берегов России (зал. Восток, Японское море) (см.: Korn et al., 2018). В разных популяциях этого вида время и продолжительность нерестового периода различаются, но самки всегда откладывают несколько кладок за сезон размножения, и развитие яиц идет без периода покоя (табл. 1).

Считается, что диапауза синхронизирует жизненный цикл животного с сезонным ритмом внешней среды и в неблагоприятные периоды позволяет переносить воздействие комплекса угнетающих или даже смертельных условий (Alekseev, Starobogatov, 1996). Сравнение репродуктивных циклов *P. nigrofascia* и *P. proximus*, в развитии которых отмечена диапауза, в известной степени служит подтверждением этому. Очевидно, что планктонная личиночная стадия развития – наиболее уязвимый период жизненного цикла декапод, поэтому появление личинок приурочено к благоприятному периоду, ограниченному определенным диапазоном температур, и диапауза способствует этому.

Предполагается, что для появления диапаузы и повторного запуска развития яиц необходим стимул – периодически повторяющийся внешний фактор, который может быть использован в качестве сигнала для начала или окончания фазы покоя. Первыми среди таких факторов называют солнечную радиацию и связанную с ней температуру, а также фотопериод (Alekseev, Starobogatov, 1996; Alekseev et al., 2006). Однако сравнение репродуктивной биологии раков-отшельников *P. minutus* и *P. proximus* из двух разных мест обитания (о-в Хоккайдо и зал. Восток) позволяет предположить, что кроме перечисленных очевидных факторов, вероятно, существуют и другие, действующие более избирательно. В результате их влияния в зал. Восток у *P. proximus* при прочих

равных условиях появляется диапауза в развитии, а *P. minutus*, как и у берегов Японии, развивается без диапаузы.

Таким образом, производство относительно небольшого количества яиц на одну кладку и забота о потомстве, присущая ракам-отшельникам, как и другим Pleocyemata, характеризуют их как K-стратегов. Обитание в раковине ограничивает количество вынашиваемых яиц, на количество потомства влияет и качество раковины. Возраст (размер) наступления половозрелости раков-отшельников также связан с использованием раковин разного размера. Живущим в небольших хрупких раковинах мелкоразмерным ракам-отшельникам достичь репродуктивного успеха позволяют ранняя половозрелость и высокое репродуктивное усилие. Для раков-отшельников, отличающихся крупными размерами и занимающих во взрослом состоянии большие прочные раковины, характерны позднее созревание и низкий уровень репродуктивного усилия. Такие ограничения репродуктивных характеристик, связанные с раковинами, существуют независимо от места обитания раков-отшельников, они характерны и для тропических видов, и для видов умеренных широт.

В умеренных широтах климатические условия в разных частях ареала могут заметно различаться. Сравнение репродуктивных характеристик раков-отшельников северных и южных популяций подтверждает существование внутривидовых широтных вариаций репродуктивных моделей. Различия касаются сроков размножения, длительности инкубационного периода, размеров наступления половой зрелости самок, а также объема и количества яиц в кладке. Однако в высоких широтах у раков-отшельников не отмечено тенденции к сокращенному личиночному развитию.

Климатические условия умеренных широт, в первую очередь температурные, ограничивают период, благоприятный для развития пелагических личинок раков-отшельников. Анализ литературных данных показал, что характерная для умеренных широт смена климатических условий определяет сезонность выхода личинок в планктон. Это происходит в довольно узком диапазоне температур, зависит от происхождения вида и может быть связано с периодами обилия фитопланктона. Длительность сезона размножения связана с продолжительностью инкубационного периода и с количеством кладок, генерируемых самкой за сезон. Инкубационный период у раков-отшельников умеренных широт может быть приурочен как к самому теплому, так и к самому холодному времени года. У некоторых видов длительность инкубационного периода заметно увеличивается за счет эмбриональной диапаузы, которая позволяет синхронизировать выход личинок в наиболее подходящий период, обеспечивая массовое пополнение популяции (табл. 1). К настоящему времени присутствие эмбриональной диапаузы отмечено у нескольких видов раков-отшельников умеренных вод. Наличие диапаузы в развитии, как и ее длительность, не являются видоспецифическими характеристиками, а зависят от внешних условий. Проблема возникновения эмбриональной диапаузы у Decapoda еще ждет своих исследователей, и раки-отшельники умеренных широт могут стать удобным тест-объектом для ее решения, а сравнение репродуктивных характеристик популяций у границ ареала расширит наши знания о механизмах адаптации среди десятиногих, живущих в разных климатических условиях, и позволит выяснить механизмы, обеспечивающие репродуктивный успех вида.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В.Р. Диапауза ракообразных. Эколого-физиологические аспекты. М.: Наука. 1990. 144 с.

Волвенко И.В. Механизмы регуляции динамики численности и продукционная биология раков-отшельников. Владивосток: Дальнаука. 1995. 248 с.

Касьянов В.Л. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. Л.: Наука. 1989. 179 с.

Корниенко Е.С., Селин Н.И. Популяционные и репродуктивные характеристики рака-отшельника *Pagurus brachiomastus* (Thallwitz, 1892) (Decapoda: Paguridae) из залива Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 2019. Т. 45. № 3. С. 159–170.

Марин И.Н., Корниенко Е.С. Десятиногие ракообразные (Decapoda) залива Восток Японского моря // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. 2014. № 2. С. 49–71.

Милейковский С.А. Личинки морских донных беспозвоночных и их роль в биологии моря. М.: Мир. 1985. 120 с.

Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир. 1981. 400 с.

Селин Н.И., Корниенко Е.С., Корн О.М. Видовой состав и особенности распределения раков-отшельников (Decapoda: Paguroidea) в заливе Восток Японского моря // Биол. моря. 2016. Т. 42. № 6. С. 458–464.

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

Abrams P.A. Sexual difference in resource use in hermit crabs: consequences and causes // Behavioral adaptations to intertidal life. New York: Plenum. 1988. P. 283–296.

Alekseev V.R., Hwang J.-S., Tseng M.-H. Diapause in aquatic invertebrates: what's known and what's next in research and medical application? // J. Mar. Sci. Technol. 2006. V. 14. № 4. P. 269–286.

Alekseev V.R., Starobogatov Y.I. Types of diapause in Crustacea: definitions, distributions, evolution // Hydrobiologia. 1996. V. 320. P. 15–26.

Anger K. The biology of decapod crustacean larvae. Crustacean Issues. Lisse, The Netherlands: A.A. Balkema. 2001. V. 14. 419 p.

Anger K. Contributions of larval biology to crustacean research: a review // Invertebr. Reprod. Dev. 2006. V. 49. № 3. P. 175–205.

Anger K., Moreira G.S. Morphometric and reproductive traits of tropical caridean shrimps // J. Crustacean Biol. 1998. V. 18. № 4. P. 823–838.

Asakura A. Population ecology of the sand-dwelling hermit crab *Diogenes nitidimanus*. IV. Larval settlement // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1991. V. 78. P. 139–146.

Asakura A. The evolution of mating systems in decapod crustaceans // Decapod crustacean phylogenetics. Crustacean Issues. Boca Raton: CRC Press; Taylor & Francis Group. 2009. P. 121–182.

Balazy P., Kuklinski P., Włodarska-Kowalczuk M. et al. Hermit crabs (*Pagurus* spp.) at their northernmost range: distribution, abundance and shell use in the European Arctic // Polar Res. 2015. V. 34. P. 21412.

Berkenbusch K., Rowden A.A. Latitudinal variation in the reproductive biology of the burrowing ghost shrimp *Callianassa filholi* (Decapoda: Thalassinidea) // Mar. Biol. 2000. V. 136. P. 497–504.

Bertness M.D. Pattern and plasticity in tropical hermit crab growth and reproduction // Am. Nat. 1981. V. 117. № 5. P. 754–773.

Blackstone N.W. The effects of shell size and shape on growth and form in the hermit crab *Pagurus longicarpus* // Biol. Bull. 1985. V. 168. № 1. P. 75–90.

Bolaños J., Cuesta J.A., Hernández G. et al. Abbreviated larval development of *Tunicotheres moseri* (Rathbun, 1918) (Decapoda: Pinnotheridae), a rare case of parental care among brachyuran crabs // Sci. Mar. 2004. V. 68. P. 373–384.

Bullock W., Dunbar S.G. Influence of motivation on behaviour in the hermit crab, *Pagurus samuelis* // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2009. V. 89. № 4. P. 775–779.

Bullock W., Dunbar S.G. Shell and food acquisition behaviors: Evidence for Contextual Decision Hierarchies in hermit crabs // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2011. V. 398. P. 26–32.

Buranelli R.C., Marcondes A.T.P., Carbonaro F.A. et al. Behavioral trade-off on shell exchange and exploration of the white spotwrist hermit crab *Pagurus criniticornis* (Crustacea, Anomura, Paguridae) // Crustacean Res. 2015. V. 44. P. 55–66.

Calado R., Lin J., Rhyne A.L. et al. Marine ornamental decapods – Popular, pricey, and poorly studied // J. Crustacean Biol. 2003. V. 23. № 4. P. 963–973.

Calado R., Nogueira N., dos Santos A. Extended parental care in a hermit crab of the genus *Calcinus* (Anomura: Diogenidae) // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2006. V. 86. P. 121–123.

Carlon D., Ebersole J.P. Life-history variation among three temperate hermit crabs: the importance of size in reproductive strategies // Biol. Bull. 1995. V. 188. P. 329–337.

Contreras-Garduño J., Córdoba-Aguilar A. Sexual selection in hermit crabs: a review and outlines of future research // J. Zool. 2006. V. 270. P. 595–605.

Elwood R.W., Marks N., Dick J.T.A. Consequences of shell-species preferences for female reproductive success in the hermit crab *Pagurus bernhardus* // Mar. Biol. 1995. V. 123. P. 431–434.

Fotheringham N. Hermit crab shells as a limiting resource // Crustaceana. 1976. V. 31. P. 194–197.

Fotheringham N. Effects of shell utilization on reproduction pattern in tropical hermit crabs // Mar. Biol. 1980. V. 55. P. 287–293.

Frameschi I.F., de Andrade L.S., Alencar C.E.R.D. et al. Life-history traits of the red brocade hermit crab *Dardanus insignis* on the subtropical Brazilian coast // Mar. Biol. Res. 2015. V. 11. № 3. P. 283–293.

Gherardi F. Hermit crab larval behavior: depth regulation in *Discorsopagurus schmitti* (Stevens) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1995.V. 192. P. 107–123.

Gherardi F., Cassidy P.M. Life history patterns of *Discorsopagurus schmitti*, a hermit crab inhabiting polychaete tubes // Biol. Bull. 1995. V. 188. № 1. P. 68–77.

Giesel J.T. Reproductive strategies as adaptations to life in temporally heterogeneous environments // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1976. V. 7. P. 57–79.

Gorny M. On the biogeography and ecology of the Southern Ocean decapod fauna // Sci. Mar. 1999. V. 63. Suppl. 1. P. 367–382.

Goshima S., Kawashima T., Wada S. Mate choice by males of the hermit crab *Pagurus filholi*: do males assess ripeness and/or fecundity of females? // Ecol. Res. 1998. V. 13. P. 151–162.

Goshima S., Wada S., Ohmori H. Reproductive biology of the hermit crab *Pagurus nigrofascia* (Anomura: Paguridae) // Crustacean Res. 1996. № 25. P. 86–92.

Gravel B.E., Wong P.Y., Starks P.T., Pechenik J.A. The use of artificial shells for exploring shell preference in the marine hermit crab *Pagurus longicarpus* (Say) // Ann. Zool. Fenn. 2004. V. 41. P. 477–485.

Harvey A.W., Colasurdo E.A. Effects of shell and food availability on metamorphosis in the hermit crabs *Pagurus hirsutiusculus* and *Pagurus granosimanus* // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1993. V. 165. P. 237–249.

Hazlett B. The behavioral ecology of hermit crabs // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1981. V. 12. P. 1–22.

Hess G.S., Bauer R.T. Spermatophore transfer in the hermit crab *Clibanarius vittatus* (Crustacea, Anomura, Diogenidae) // J. Morphol. 2002. V. 253. P. 166–175.

Huguet D., García Muñoz J.E., García Raso J.E., Cuesta J.A. Extended parental care in the freshwater shrimp genus *Dugastella* Bouvier (Decapoda, Atyidae, Paratyinae) // Crustaceana. 2011. V. 84. P. 251–255.

Imafuku M. Sexual discrimination in the hermit crab *Pagurus geminus* // J. Ethol. 1986. V. 4. P. 39–47.

Imazu M., Asakura A. Distribution, reproduction and shell utilization patterns in three species of intertidal hermit crabs on a rocky shore on the Pacific coast of Japan // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1994. V. 184. P. 41–65.

Jones M.B., Simons M.J. Latitudinal variation in reproductive characteristics of a mud crab, *Helice crassa* (Grapsidae) // Bull. Mar. Sci. 1983. V. 33. P. 656–670.

Kaiser M.J., Ramsay K., Hughes R.N. Can fisheries influence interspecific competition in sympatric populations of hermit crabs? // J. Nat. Hist. 1998. V. 32. № 4. P. 521–531.

Komai T. Pagurus nigrofascia, a new species of hermit crab (Decapoda: Anomura: Paguridae) from Japan // Crustacean Res. 1996. № 25. P. 59–72.

Komai T. The identity of *Pagurus brachiomastus* and descriptions of two new species of *Pagurus* (Crustacea:

Decapoda: Anomura: Paguridae) from the Northwestern Pacific // Species Diversity. 2000. V. 5. P. 229–265.

Komai T., Saito Y., Myorin E. A new species of the hermit - crab genus *Pagurus* Fabricius, 1775 (Crustacea: Decapoda: Anomura: Paguridae) from shallow coastal waters in Japan, with a checklist of the East Asian species of the genus // Zootaxa. 2015. V. 3918. P. 224–238.

Korn O.M., Kornienko E.S., Selin N.I. Population biology and reproductive characteristics of the hermit crab *Pagurus minutus* Hess, 1865 (Decapoda: Anomura: Paguridae) in the northern part of the species range (Peter the Great Bay, the Sea of Japan) // Mar. Biol. Res. 2018. V. 14. № 8. P. 846–855.

Kornienko E.S., Selin N.I., Korn O.M. Population and reproductive characteristics of the hermit crab *Pagurus proximus* Komai, 2000 (Decapoda: Anomura: Paguridae) in the northern part of the species range // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2019. V. 99. № 1. P. 101–109.

Laidre M.E., Greggor A.L. Swarms of swift scavengers: ecological role of marine intertidal hermit crabs in California // Mar. Biol. 2015. V. 162. P. 969–977.

Lancaster I. Pagurus bernhardus (L.) – An introduction to the natural history of hermit crabs // Field Stud. 1988. V. 7. P. 189–238.

Lancaster I. Reproduction and life history strategy of the hermit crab *Pagurus bernhardus* // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1990. V. 70. P. 129–142.

Lardies M.A., Castilla J.C. Latitudinal variation in the reproductive biology of the commensal crab *Pinnaxodes chilensis* (Decapoda: Pinnotheridae) along the Chilean coast // Mar. Biol. 2001. V. 139. P. 1125–1133.

Lira J.J.P.R. de, Calado T.C.D.S., Rezende C.F., Silva J.R.F. Comparative biology of the crab *Goniopsis cruentata*: geographic variation of body size, sexual maturity, and allometric growth // Helgol. Mar. Res. 2015. V. 69. P. 335–342.

Lovrich G.A., Thatje S. Reproductive and larval biology of the sub-Antarctic hermit crab *Pagurus comptus* reared in the laboratory // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2006.V. 86. P. 743–749.

Macpherson E., Raventos N. Population structure and reproduction of three sympatric species of hermit crabs in the north-western Mediterranean // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2004. V. 84. P. 371–376.

Mantelatto F.L.M., Garcia R.B. Reproductive potential of the hermit crab *Calcinus tibicen* (Crustacea, Anomura) from Ubatuba, São Paulo, Brazil // J. Crustacean Biol. 1999. V. 19. P. 268–275.

Mantelatto F.L.M., Alarcon V.F., Garcia R.B. Egg production strategies of the tropical hermit crab *Paguristes tortugae* from Brazil // J. Crust. Biol. 2002. V. 22. № 2. P. 390–397.

Martinelli J.M., Mantelatto F.L.M., Fransozo A. Population structure and breeding season of the south atlantic hermit crab, *Loxopagurus loxochelis* (Anomura, Diogenidae) from the Ubatuba region, Brazil // Crustaceana. 2002. V. 75. № 6. P. 791–802.

McLaughlin P.A. Illustrated keys to families and genera of the superfamily Paguroidea (Crustacea: Decapoda: Anomura), with diagnoses of genera of Paguridae // Mem. Mus. Victoria. 2003. V. 60. P. 111–144.

McLaughlin P.A., Komai T., Lemaitre R., Rahayu D.L. Annotated checklist of anomuran decapod crustaceans of the world (exclusive of the Kiwaoidea and families Chirostylidae and Galatheidae of the Galatheoidea) Part I – Lithodoidea, Lomisoidea and Paguroidea // Raffles Bull. Zool. 2010. V. 23. P. 5–107.

Mishima S., Henmi Y. Reproduction and embryonic diapause in the hermit crab *Pagurus nigrofascia* // Crustacean Res. 2008. № 37. P. 26–34.

Moriyasu M., Lanteigne C. Embryo development and reproductive cycle in the snow crab, *Chionoecetes opilio* (Crustacea: Majidae), in the southern Gulf of St. Lawrence, Canada // Can. J. Zool. 1998. V. 76. P. 2040–2048.

Mura M., Orru F., Cau A. Reproduction strategy of the deep-sea hermit crabs *Pagurus alatus* and *Pagurus excavatus* of the Central-Western Mediterranean Sea // Hydrobiologia. 2006. V. 557. P. 51–57.

Nakano R., Yasuda C.I., Koga T. Temporal changes in egg number and size during a single breeding season in the hermit crab *Pagurus minutus* // Jpn. J. Benthol. 2016. V. 71. P. 32–36.

Oba T., Goshima S. Temporal and spatial settlement patterns of sympatric hermit crabs and the influence of shell resource availability // Mar. Biol. 2004. V. 144. P. 871–879.

Pianka E.R. On r- and K-Selection // Am. Nat. 1970. V. 104. № 940. P. 592–597.

Ramírez-Llodra E. Fecundity and life-history strategies in marine invertebrates // Adv. Mar. Biol. 2002. V. 43. P. 87–170.

Reese E.S. Annual breeding seasons of three sympatric species of tropical intertidal hermit crabs, with a discussion of factors controlling breeding // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1968. V. 2. P. 308–318.

Rodríguez A., Cuesta J.A. Morphology of larval and first juvenile stages of the kangaroo shrimp *Dugastella valentina* (Crustacea, Decapoda, Caridea), a freshwater atyid with abbreviated development and parental care // Zootaxa. 2011. V. 2867. № 1. P. 43–58.

Sainte-Marie B. Reproductive cycle and fecundity of primiparous and multiparous female snow crab *Chionoecetes opilio*, in the Northwest Gulf of Saint Lawrence // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1993. V. 50. P. 2147–2156.

Somerton D.A., Meyers W.S. Fecundity differences between primiparous and multiparous female alaskan tanner crab (*Chionoecetes bairdi*) // J. Crustacean Biol. 1983. V. 3. № 2. P. 183–186.

Steibl S., Laforsch C. Disentangling the environmental impact of different human disturbances: a case study on islands // Sci. Rep. 2019. V. 9. P. 13712.

Stevens B.G. Embryo development and morphometry in the blue king crab *Paralithodes platypus* studied by using image and cluster analysis // J. Shellfish Res. 2006. V. 25. № 2. P. 569–576.

Swiney K.M. Egg extrusion, embryo development, timing and duration of eclosion, and incubation period of primiparous and multiparous tanner crabs (*Chionoecetes bairdi*) // J. Crustacean Biol. 2008. V. 28. № 2. P. 334–341.

Tamaki A., Mandal S., Agata Y. et al. Complex vertical migration of larvae of the ghost shrimp, *Nihonotrypaea harmandi*, in inner shelf waters of western Kyushu, Japan // Estuarine, Coastal Shelf Sci. 2010. V. 86. P. 125–136.

Terossi M., Wehrtmann I.S., Mantelatto F.L. Interpopulation comparison of reproduction of the atlantic shrimp *Hippolyte obliquimanus* (Caridea: Hippolytidae) // J. Crustacean Biol. 2010a. V. 30. № 4. P. 571–579.

Terossi M., Torati L.S., Miranda I. et al. Comparative reproductive biology of two southwestern Atlantic populations of the hermit crab *Pagurus exilis* (Crustacea: Anomura: Paguridae) // Mar. Ecol. 2010b. V. 31. P. 584–591.

Thiel M. Extended parental care in crustaceans – an update // Rev. Chil. Hist. Nat. 2003. V. 76. P. 205–218.

Thorson G. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates // Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 1950. V. 25. № 1. P. 1–45.

Tomatsuri M., Kon K. Impacts of ocean acidification on hermit crab communities through contrasting responses of *Pagurus filholi* (de Man, 1887) and *Clibanarius virescens* (Krauss, 1843) // Aquat. Ecol. 2019. V. 53. P. 569–580.

Tudge C.C., Asakura A., Ahyong S.T. Infraorder Anomura MacLeay, 1838 // The Crustacea. Leiden; Boston: Brill. 2012. V. 9, part B. P. 221–335.

Turra A., Leite F.P.P. Population biology and growth of three sympatric species of intertidal hermit crabs in south-eastern Brazil // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2000. V. 80. P. 1061–1069.

Turra A., Leite F.P.P. The molding hypothesis: linking shell use with hermit crab growth, morphology, and shell-species selection // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2003. V. 265. P. 155–163.

van de Kerk M., Jones L.C., Saucedo O., Lorenzen K. The effect of latitudinal variation on shrimp reproductive strategies // PLoS One. 2016. V. 11. № 5. P. e0155266.

Vogt G. Abbreviation of larval development and extension of brood care as key features of the evolution of freshwater Decapoda // Biol. Rev. 2013. V. 88. № 1. P. 81–116.

Vogt G., Tolley L. Brood care in freshwater crayfish and relationship with the offspring's sensory deficiencies // J. Morphol. 2004. V. 262. P. 566–582.

Wada S., Goshima S., Nakao S. Reproductive biology of the hermit crab *Pagurus middendorffii* Brandt (Decapoda: Anomura: Paguridae) // Crustacean Res. 1995. № 24. P. 23–32.

Wada S., Kitaoka H., Goshima S. Reproduction of the hermit crab *Pagurus lanuginosus* and comparison of reproductive traits among sympatric species // J. Crustacean Biol. 2000. V. 20. P. 474–478.

Wada S., Mima A. Reproductive characters of the hermit crab *Pagurus proximus* Komai, 2000 in Hakodate Bay, southern Hokkaido, Japan // Crustacean Res. 2003. V. 32. P. 73–78.

Wada S., Mima A., Ito A. Reproductive phenology of sympatric hermit crabs in temperate Japan // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2005. V. 85. P. 889–894.

Wada S., Sonoda T., Goshima S. Temporal size covariation of mating pairs of the hermit crab *Pagurus middendorffii* (Decapoda: Anomura: Paguridae) during a single breeding season // Crustacean Res. 1996. № 25. P. 158–164.

Wear R.G. Incubation in British decapod Crustacea, and the effects of temperature on the rate of success of embryonic development // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1974. V. 54. P. 745–762.

Webb J.B., Eckert G.L., Shirley T.C., Tamone S.L. Changes in embryonic development and hatching in *Chionoecetes opilio* (snow crab) with variation in incubation temperature // Biol. Bull. 2007. V. 213. P. 67–75.

Wehrtmann I.S., Miranda I., Lizana-Moreno C.A. et al. Reproductive plasticity in *Petrolisthes armatus* (Anomura, Porcellanidae): a comparison between a Pacific and an Atlantic population // Helgol. Mar. Res. 2012. V. 66. P. 87–96.

Wenner A.M. Sex ratio as a function of size in marine Crustacea // Am. Nat. 1972. V. 106. № 949. P. 321–350.

Westgate K. The invasive Asian shore crab, a dominant species on southeastern Massachusetts beaches: a cause for concern // Undergrad. Rev. 2011. V. 7. P. 131–137.

Wilber T.P. Associations between gastropod shell characteristics and egg production in the hermit crab *Pagurus longicarpus* // Oecologia. 1989. V. 81. P. 6–15.

Williams J.D. The not so lonely lives of hermit crabs: studies on hermit crab symbionts // Hofstra Horiz. Fall. 2003. P. 15–18.

Williams J.D., McDermott J.J. Hermit crab biocoenoses: a worldwide review of the diversity and natural history of hermit crab associates // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2004. V. 305. № 1. P. 1–128.

World Sea Temperatures, 2019 https://www.seatemperature.org/

Yasuda C.I., Koga T. Do weaponless males of the hermit crab *Pagurus minutus* give up contests without escalation? Behavior of intruders that lack their major cheliped in male–male contests // J. Ethol. 2016. V. 34. P. 249–254.

Yasuda C.I., Otoda M., Nakano R. et al. Seasonal change in sexual size dimorphism of the major cheliped in the hermit crab *Pagurus minutus* // Ecol. Res. 2017. V. 32. P. 347–357.

Yasuda C.I., Takiya Y., Otoda M. et al. Is the seasonal change of sexual differences in shell use by the hermit crab *Pagurus minutus* considered to be driven by growth or reproduction? // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2019. V. 99. № 4. P. 901–910.

Yoshino K., Goshima S. Functional roles of gastropod shells in the hermit crab *Pagurus filholi*: effects of shell size and species on fitness // Benthos Res. 2001. V. 56. № 2. P. 87–93.

Reproductive Strategy of Hermit Crabs in Temperate Waters

E. S. Kornienko

A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

This review paper examines the main characteristics of the reproductive strategy in hermit crabs: the sex ratio, the age (size) of onset of maturity, fecundity, and the duration of the incubation period, as well as their dependence on the availability and quality of accessible gastropod shells. The latitudinal variation in reproductive characteristics and the peculiarities of reproduction of coastal hermit crabs in temperate waters are discussed.

Keywords: Paguroidea, sex ratio, age of onset of maturity, fecundity, incubation period, embryonic diapause