

УДК 595.384

## ОСЕДАНИЕ ЛИЧИНОК И РЕПРОДУКТИВНАЯ ФЕНОЛОГИЯ СИМПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ РАКОВ-ОТШЕЛЬНИКОВ УМЕРЕННЫХ ШИРОТ

© 2021 г. Е. С. Корниенко\*

*Национальный научный центр морской биологии 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 31.08.2020 г.

Обсуждаются проблема сосуществования близкородственных видов Paguroidea (Decapoda: Anomura) и основные механизмы структурирования сообществ этих видов в симпатрии: дифференциальное использование местообитаний, конкуренция за ресурсы и физиологическая устойчивость к воздействию абиотических факторов. Считается, что конкуренция за раковины брюхоногих моллюсков у раков-отшельников наиболее высокая на этапе оседания личинок. Рассмотрены особенности оседания личинок раков-отшельников, фенология размножения и различия в репродуктивных характеристиках, которые позволяют симпатрическим видам умеренных широт снизить конкуренцию за раковины на ранних этапах жизни.

*Ключевые слова:* Paguroidea, сосуществование, конкуренция, инкубационный период, эмбриональная диапауза, оседание личинок

**DOI:** 10.31857/S0134347521040082

Сосуществование близкородственных видов в симпатрии — один из вопросов, находящихся в центре экологических исследований. Особый интерес для понимания эволюционных и экологических последствий взаимодействия видов представляет выяснение того, какие абиотические (температура, субстрат, соленость и т.д.) и биотические (наличие ресурсов, конкуренция и хищничество) факторы определяют границы между близкородственными видами (Chunco et al., 2012). Сообщества литоральных раков-отшельников, в которых несколько близких видов часто живут в тесной симпатрии (Lima et al., 2018), представляют уникальную систему для проверки гипотез об использовании ресурсов и экологических последствиях межвидовой конкуренции (Kellogg, 1977; Hazlett, 1981; Gherardi, 1990; Gherardi, Nardone, 1997; Laidre, 2012, 2013; Teoh et al., 2014; Alcaraz, Kguesi, 2019; Rodrigues et al., 2020).

В зависимости от ряда взаимодействующих факторов характер распределения раков-отшельников в прибрежной зоне варьирует как в пространстве, так и во времени (Reese, 1969; Волвенко, 1995). Макрораспределение определяется географическим распределением популяций и их видовым составом. Ритмы сезонной и суточной активности, миграции, образование скоплений и

рассредоточение накладываются друг на друга, влияя на микрораспределение в рамках общей картины (Fotheringham, 1975; Asakura, 1987; Lancaster, Wigham, 1990; Turra, Denadai, 2003; Peres et al., 2018). Решающее значение имеет и физиологическая устойчивость к экстремальным температурам, солености и периодическому осушению, связанному с приливно-отливными явлениями, особенно в тех случаях, когда невозможно избежать экстремальных условий или уменьшить их влияние поведенческой реакцией. В свою очередь, дифференциальное использование среды обитания может быть основным фактором, ответственным за снижение межвидовой конкуренции за ресурсы (Gherardi, 1990).

Мелкомасштабные исследования распределения сосуществующих раков-отшельников выявили похожие модели вертикального районирования с выделением видов в отдельные полосы внутри литоральной зоны (Reese, 1969; Kellogg, 1977; Imazu, Asakura, 1994; Goshima et al., 1996; Turra et al., 2000; Teoh et al., 2014; Корниенко, Селин, 2019). Симпатрические виды раков-отшельников на литорали подвергаются воздействию одних и тех же абиотических факторов, но степень толерантности к воздействию данных факторов у животных различается, в результате они

по-разному используют микроместообитания, формируя скопления особей одного вида. У ряда видов раков-отшельников оценены устойчивость к периодическому осушению (Reese, 1969; Turra, Denadai, 2002), а также предпочтения по отношению к субстрату (Turra et al., 2000; Turra, Denadai, 2002), солёности (Yoshino et al., 2014), температуре (Valère-Rivet et al., 2017) и другим факторам среды.

В симпатрии границы обитания каждого вида определяются не только разной степенью толерантности по отношению к факторам окружающей среды, но и межвидовой конкуренцией за ресурсы. Известно, что доминирующие пищевые конкуренты выбирают наиболее богатые кормовые угодья, вытесняя низших конкурентов. Закономерности зонирования, наблюдаемые среди симпатрических видов раков-отшельников, могут быть результатом пищевой конкуренции. Большинство раков-отшельников всеядны (Hazlett, 1981), и в отсутствие симпатрических конкурентов спектр их питания невероятно разнообразен (Laidre, 2013), однако внутривидовая и межвидовая конкуренция могут ограничивать доступ особей какого-либо вида к определенной пище (Ramsay et al., 1997; Kaiser et al., 1998). Показано, что при межвидовой конкуренции пища становится потенциально ограничивающим ресурсом и пищевая конкуренция между симпатрическими видами играет важную роль в структурировании сообществ раков-отшельников, влияя на распределение и численность этих декапод в литоральной зоне (Tran et al., 2014; Селин, 2017).

Обитание в раковинах гастропод — основная адаптация раков-отшельников, позволяющая этой группе ракообразных доминировать в литорали (Reese, 1969). Раковины защищают их от хищников, механических повреждений, обезвоживания, высоких температур и т.д. (Reese, 1969; Taylor, 1981; Turra, Denadai, 2001, и др.). Размер, тип и качество раковины брюхоногих влияют на морфологию рака-отшельника (Turra, Leite, 2003), его рост (Markham, 1968), плодовитость (Childress, 1972; Fotheringham, 1976; Elwood et al., 1995) и выживаемость в условиях хищничества (Reese, 1969; Angel, 2000; Arce, Córdoba-Aguilar, 2018). Выбор раковины определяется ее размером (Vance, 1972), внутренним объемом (Conover, 1978), массой (Mantelatto, Dominciano, 2002) и внешней архитектурой (Vance, 1972). Наличие подходящих раковин дает ракам-отшельникам адаптивные преимущества (Mima et al., 2003; Arce, Alcaraz, 2013). Количество доступных раковин брюхоногих моллюсков, как правило, ограничено, поэтому механизмы, помогающие уменьшить конкуренцию за обладание раковиной, будут селективно выгодны.

Внутривидовую конкуренцию за раковины между самцами и самками позволяет снизить различие в размерах. Самцы раков-отшельников

крупнее самок, поэтому занимают более крупные и тяжелые раковины. Считается, что самцы достигают больших размеров, так как больше энергии вкладывают в рост. С одной стороны, расход энергии на производство и инкубацию яиц приводит к снижению соматического роста самок, следовательно, они занимают более легкие раковины меньшего размера, что требует меньших энергетических затрат на их транспортировку (Bertness, 1981; Lancaster, 1990). С другой стороны, различие в размерах может быть результатом полового отбора, когда в результате внутривидового соревнования за репродуктивных партнеров, как правило, побеждают более крупные самцы, тогда как размер самок не связан с успехом спаривания (Asakura, 1995). Если существует возможность выбора, то раковины, выбираемые самцами, обычно больше размера их тела, а самки выбирают раковины, соответствующие размеру тела (Yoshino et al., 1999). Репродуктивный успех самцов определяется в основном числом самок, с которыми они спариваются; успех размножения самок определяется количеством произведенных яиц, следовательно, для самок долгосрочная выживаемость важнее, чем для самцов. Поэтому самки предпочитают раковины, обеспечивающие защиту от хищников или от стрессового воздействия окружающей среды, а самцы, для которых большой размер является преимуществом в борьбе за возможность спаривания, чаще предпочитают раковины, обеспечивающие им быстрый рост, даже если это может отрицательно сказаться на выживании (Yoshino, Goshima, 2001).

Выбор раковин зависит от региона и разнообразия брюхоногих моллюсков. Раки-отшельники выбирают местообитание, где затем среди доступных раковин брюхоногих моллюсков занимают раковины, в наибольшей степени отвечающие их потребностям (Teoh et al., 2014; Stanski et al., 2016). Показано также, что использование раковин в природе зависит и от вида рака-отшельника (Dominciano et al., 2009). У разных видов раков-отшельников в выборе подходящих раковин существуют предпочтения, которые определяются, по меньшей мере, тремя факторами: формой (или видом), размером и доступностью раковин (Wada et al., 1997; Yoshino et al., 1999; Turra, Leite, 2004; Teoh, Chong, 2014, и др.). На поведение раков-отшельников при выборе раковины влияют скорость их роста (Wada et al., 1997), химические сигналы (Benoit et al., 1997), присутствие хищников (Rotjan et al., 2004), история использования раковин (Elwood et al., 1979; Turra, Leite, 2003) и экологический стресс (Bulinski, 2007). Выбор раковины — это сложная система, непосредственно влияющая на историю жизни раков-отшельников. Эффективность использования раковины зависит от сочетания специфических для данного объекта особенностей, следо-

вательно, на каждом участке выбор будет определяться балансом нескольких факторов, что может влиять на конкуренцию за ресурсы раковин и приводить к изменению схемы их использования раками-отшельниками (Yoshino et al., 1999; Hasegawa et al., 2011).

В жизненном цикле раков-отшельников потребность в раковине появляется на стадии мегалопы при переходе от планктонного к бентосному существованию (Harvey, Colasurdo, 1993; Oba, Goshima, 2004), поэтому конкуренция за этот ресурс возникает уже во время оседания (Asakura, 1991). Несмотря на то, что оседание личинок раков-отшельников происходит в прибрежной зоне, где виды брюхоногих разнообразны и многочисленны (Lancaster, 1990), предполагается, что конкуренция между мегалопами, которые впервые приобретают раковину, может быть более напряженной, чем между взрослыми раками-отшельниками, уже имеющими раковину (Elwood, Neil, 1992, цит. по: Wada et al., 2005). Снижение межвидовой конкуренции за раковины и более успешное оседание могут быть обеспечены в случае дифференциации сезона размножения (Reese, 1968). Однако у симпатрических видов схожие графики размножения, а в умеренных широтах период нахождения личинок в планктоне и, соответственно, время их оседания ограничены климатическими условиями.

По литературным данным рассмотрим особенности оседания личинок раков-отшельников и основанные на репродуктивной фенологии возможные механизмы, которые позволяют снизить межвидовую конкуренцию за раковины на ранних этапах жизни симпатрических раков-отшельников в умеренных широтах.

#### *Оседание личинок раков-отшельников и выбор первой раковины*

Пелагическая фаза жизни раков-отшельников семейства Paguridae включает 4 (редко 3) стадии зоза; в семействах Coenobitidae и Diogenidae от 2 до 7 стадий зоза, а в семействе Parapaguridae – от 4 до 6 (Tudge et al., 2012). Переход от стадии к стадии сопровождается линькой; продолжительность стадий определяется температурой воды. В лабораторных условиях продолжительность личиночного развития пагуридов от вылупления до стадии мегалопы варьирует от двух недель (при температуре 25°C) до двух месяцев (при 6°C) (Oba, Goshima, 2004). Следовательно, в природных условиях в зависимости от времени выхода личинок в планктон продолжительность личиночного развития одного и того же вида будет разной. Оседание определяется как поведенческий процесс, в результате которого личинки перемещаются из толщи воды к потенциальному месту поселения. Оседание личинок и метаморфоз

представляют собой критические события перехода от планктонного образа жизни к бентосному, которые сопровождаются высокой смертностью (Anger, 2001, 2006; Zenone et al., 2016; Gebauer et al., 2020). Эти два процесса чрезвычайно важны в контексте экологии, поскольку влияют на вероятность успешного пополнения, поддержания и стабильности донных морских популяций и сообществ (Rodríguez et al., 1993). На начальных этапах бентосной фазы жизни особей особенно велики риски хищничества и поселения в неподходящих местах обитания. Оседание предполагает выбор адекватного субстрата, обеспечивающего укрытие и пищу на ранних этапах жизни (Vinueza et al., 2011; Zenone et al., 2016).

У раков-отшельников мегалопа – это первая стадия, способная распознавать и занимать пустые раковины гастропод. Личинка активно плавает в поисках подходящей раковины и при ее выборе использует тактильный контакт, касаясь раковины передней парой ходильных ног, которые у плывущей мегалопы обычно направлены прямо вперед (Harvey, 1996). Если найденная раковина подходит, личинка ее занимает. Наличие экологических и конспецифических сигналов значительно увеличивает выживаемость личинок и ускоряет время развития мегалопы через метаморфоз, а отсутствие данных сигналов приводит к задержке метаморфоза. Однако мегалопа не может откладывать метаморфоз на неопределенное время, так как существует временной порог, за пределами которого она метаморфозирует в отсутствие стимулов (Forward et al., 2001; Gebauer et al., 2020).

Известно, что мегалопы пагуридов обычно не питаются, это позволяет им до наступления метаморфоза сосредоточиться на поиске подходящей пустой раковины (Anger, 1989). Активное плавание очень редко наблюдается более двух суток, так как за это время большинство мегалоп обзаводятся раковинами (Roberts, 1971). У питающихся мегалоп диогенид в отсутствие раковин метаморфоз может задерживаться. Раковина необходима только после метаморфоза, но именно мегалопа начинает искать пустую раковину соответствующего размера, которая будет занята незадолго до или, самое позднее, сразу после метаморфоза (Anger, 1989).

На примере *Pagurus hirsutiusculus* показано, что оседающие мегалопы предпочитают определенные раковины. Такие предпочтения могут быть причиной ограничения ресурса мелких раковин для молоди, что может иметь каскадное влияние на распределение, численность или характер использования раковин у взрослых раков-отшельников (Worcester, Gaines, 1997). Считается, что на оседание раков-отшельников влияют присутствие взрослых особей, а также распределение и

обилие мелких раковин. Положительная корреляция между плотностью осевших раков-отшельников и наличием мелких вакантных раковин отмечена для *Diogenes nitidimanus* (см.: Asakura, 1991). Однако известно, что личинки многих донных видов оседают рядом со взрослыми особями своего вида, обеспечивая самопополнение популяции (Sponaugle et al., 2002), и место, где существует поселение взрослых, является подходящей средой обитания для оседающей молодежи. Раков-отшельник *Discorsopagurus schmitti* из северной части Тихого океана обитает в биогермах полихеты *Sabellaria cementarium*. Это довольно редкая среда обитания в районе распространения данного рака-отшельника. Показано, что, несмотря на длительный период планктонного развития (до 70 сут), личинки *D. schmitti* удерживаются вблизи родительской популяции, однако вопрос о механизмах, позволяющих мегалопе осесть в подходящих для взрослой жизни местах, остается открытым (Gherardi, 1995). Полевой эксперимент, проведенный в зал. Хакодате (Япония), показал, что в относительно крупном масштабе в пределах литоральной отмели численность недавно осевших ювенильных особей была высокой там, где обитали взрослые животные, но в микромасштабах их распределение хорошо объяснялось доступностью ресурсов раковин (Oba, Goshima, 2004). На пространственные модели расселения личинок могут влиять такие физические факторы, как течения, приливы и сила ветра, которые оказываются сильнее плавательной способности зоэа. Однако у симпатрических видов раков-отшельников пространственная структура оседания мегалоп существенно различается даже в случае, когда время нахождения зоэа этих видов в планктоне перекрывается, т.е. когда на расселение и оседание личинок влияют схожие физические факторы. На основе этого высказано предположение, что на модель расселения могут влиять и некоторые поведенческие характеристики личинок: поведение ориентирования, поведение при выборе грунта, задержка метаморфоза и предпочтение в выборе раковин (Oba, Goshima, 2004). Очевидно, что существуют межвидовые различия в морфологии, развитии и поведении личинок, играющие определенную роль в их расселении, однако взаимосвязь между экологией личинок и репродуктивной фенологией раков-отшельников еще предстоит изучить.

#### Фенология размножения симпатрических видов

Известно, что близкородственные виды, обитающие в симпатрии, обычно различаются по фенотипическим признакам, которые связаны с использованием ресурсов. В литературе обсуждаются две гипотезы возникновения этих различий. Во-первых, виды могли адаптироваться к разным

условиям окружающей среды в аллопатрии и приобретенные ими различия впоследствии способствовали сосуществованию в симпатрии. Во-вторых, в симпатрии различия между родственными видами могут появиться благодаря отбору для снижения конкуренции за ресурсы (“смешение признака”) (Pfennig, Murphy, 2003; Chuncu et al., 2012; Pfennig, Pfennig, 2012).

Результаты исследований межвидовых различий в репродуктивной фенологии симпатрических раков-отшельников из разных районов Мирового океана, в том числе и из умеренных широт, приведены во многих публикациях (Reese, 1968; Imazu, Asakura, 1994; Carlon, Ebersole, 1995; Turra, Leite, 2000; Macpherson, Raventos, 2004; Oba, Goshima, 2004; Wada et al., 2005; Lima et al., 2014, и др.). Сравнение описанных репродуктивных моделей популяций показало, что размножение и, следовательно, жизненные стратегии раков-отшельников в первую очередь зависят от эволюционной истории вида и локальных процессов, действующих на каждую совокупность видов или популяцию, а не от таксономической или географической близости (Turra, Leite, 2000).

Сравнивая репродуктивные характеристики нескольких видов раков-отшельников у побережья о-ва Хоккайдо, Вада с соавторами (Wada et al., 2000) акцентировали внимание на количестве кладок, производимых в течение сезона размножения. Они предположили, что самки *Pagurus filholi* и *P. lanuginosus* с множественными кладками способны увеличить ежегодное число потомства, выпуская личинок в разное время, тем самым корректируя непредсказуемую динамику доступности пищи и раковин, необходимых для оседания. Согласно этой гипотезе, можно было ожидать, что у всех симпатрических видов с несколькими кладками репродуктивный сезон ограничен филогенетическими требованиями и климатическими рамками, такими как высокая или низкая температура, и межвидовая конкуренция не приведет к появлению различий в их репродуктивных сезонах (Wada et al., 2005). В то же время сезон размножения самок с одной кладкой (*Pagurus nigrofascia* и *P. middendorffii*) позволит максимизировать выживание личинок и успех оседания при условии, что они выйдут в планктон в наиболее благоприятный для питания, роста и последующего оседания сезон. У распространенных в прибрежье центральной Японии видов *P. filholi* и *P. lanuginosus* пики репродуктивной активности отмечены зимой в отличие от обитающего здесь же вида *Clibanarius virescens*, яйценозные самки которого встречались летом. Было высказано предположение, что различия в репродуктивной фенологии данных видов связаны с адаптацией, возникшей в аллопатрии, поскольку считается, что видообразование раков-отшельников семейства Paguridae более выражено в северных водах, тогда

как род *Clibanarius* (семейство Diogenidae) широко представлен в тропических водах (Imazu, Asakura, 1994). Это подтверждают и данные по репродуктивной фенологии симпатрических видов раков-отшельников у побережья о-ва Сикоку (Япония), согласно которым репродуктивные сезоны пагурид (*P. filholi*, *P. maculosus*, *P. minutus*, *P. nigrivittatus*), как правило, приурочены к зимнему периоду, а видов, принадлежащих к семейству Diogenidae, — к летнему (Wada et al., 2005). Очевидно, существуют верхний и нижний пределы температуры для определения репродуктивного сезона раков-отшельников этих семейств.

При проведении исследований в зал. Восток (Японское море) были обнаружены 6 видов раков-отшельников из семейства Paguridae и один вид из семейства Diogenidae (Селин и др., 2016). Репродуктивные характеристики подробно описаны для трех самых массовых видов: *P. minutus*, *P. brachiomastus* и *P. proximus* (Korn et al., 2018; Корниенко, Селин, 2019; Kornienko et al., 2019); для всех семи видов установлено время нахождения личинок в планктоне (Корниенко, Корн, 2016). Личинки *P. pectinatus* и *P. middendorffii* появлялись в планктоне ранней весной (в апреле и мае соответственно) и встречались на протяжении двух месяцев (Корн и др., 2010; Корниенко, Корн, 2016), из чего следует, что самки этих раков-отшельников в зал. Восток откладывают одну кладку, которую вынашивают в течение зимы. В отличие от указанных выше пагурид, репродуктивный период у *Areopaguristes hirsutimanus* (семейство Diogenidae), также производящего лишь одну кладку за сезон размножения, приурочен к самому теплomu времени года, яйценосные самки отмечены в июне–августе (собственные неопубликованные данные). У этого вида сокращенное развитие, состоящее из трех стадий зоза и стадии мегалопы (Kornienko, Korn, 2011); личинки присутствуют в планктоне с начала июля до середины сентября (Корниенко, Корн, 2016). Данные сведения также подтверждают гипотезу о том, что различия в репродуктивной фенологии пагурид и диогенид связаны с адаптацией, возникшей в аллопатрии.

Массовые прибрежные виды пагурид *P. minutus*, *P. brachiomastus* и *P. proximus* в зал. Восток за сезон размножения вынашивают несколько кладок. Сравнение репродуктивных характеристик показало, что продолжительность репродуктивного периода у них разная: у *P. proximus* — 9 мес. (декабрь–август), у *P. brachiomastus* — 6 мес. (март–август), у *P. minutus* — немного больше 4 мес. (май–сентябрь) (Korn et al., 2018; Kornienko et al., 2019; Корниенко, Селин, 2019). Личинки этих раков-отшельников встречаются в одно и то же время (в июне–октябре) (Корниенко, Корн, 2016) однако из-за репродуктивных особенностей видов динамика выхода личинок в планктон не-

сколько различается. У *P. proximus* и *P. brachiomastus* эмбриональная диапауза синхронизирует развитие яиц первого выводка, что обеспечивает массовый выход личинок в планктон в наиболее благоприятный период. В мае, когда у *P. proximus* возобновляется развитие яиц, все 100% самок несут на плеоподах яйца, поэтому выход в планктон личинок от первого нереста максимально синхронизирован. У *P. brachiomastus* к завершению эмбриональной диапаузы отнерестившимися являются только 80% самок, а 20% самок еще не приступали к нересту, поэтому выход личинок в планктон у этого вида менее синхронный. У обоих видов самки с яйцами на начальных стадиях развития встречались на протяжении всех летних месяцев, что указывает на вероятность повторного нереста (Корниенко, Селин, 2019; Kornienko et al., 2019). Третий вид *P. minutus* приступает к размножению только в мае, развитие яиц начинается сразу после вымета, личинки выходят в планктон несинхронно; в течение сезона самки вынашивают несколько кладок (Korn et al., 2018). Вероятно, даже небольшое различие между пиками оседания личинок симпатрических видов раков-отшельников может снизить конкуренцию за ресурс адекватных раковин. Однако не следует забывать о том, что развитие у личинок, появившихся в результате первого нереста при довольно низкой температуре воды, будет более продолжительным, чем у личинок повторного нереста, появившихся в более теплый период (Wear, 1974; Nakano et al., 2016), что сокращает время между периодом оседания потомства от первого и повторного нерестов.

Описывая фенологию размножения симпатрических раков-отшельников у побережья о-ва Сикоку (Япония), Вада с соавторами (Wada et al., 2005) заметили, что продолжительный сезон размножения можно объяснить более длительным периодом инкубации или большим количеством кладок в год. Эти два варианта определяют межвидовое изменение продолжительности репродуктивного периода, которое отражается в последующем различии времени высвобождения личинок и в ежегодном успехе размножения. Однако сравнение репродуктивных характеристик *P. proximus* из разных местообитаний показало, что при определенных условиях продолжительность сезона размножения определяется сочетанием данных вариантов. Так, в зал. Хакодате репродуктивный период у этого вида длится около 6 мес. за счет производства нескольких кладок, а развитие эмбрионов в каждой кладке занимает от 30 до 40 сут в зависимости от температуры воды (Wada, Mima, 2003). В зал. Восток (Россия) появление эмбриональной паузы в развитии *P. proximus*, приводящее к увеличению инкубационного периода в первом нересте, и наличие повторного нереста удлиняют репродуктивный период (вре-

мя встречаемости яйценосных самок) у этого вида до 9 мес. (Kornienko et al., 2019).

Массовые виды *P. proximus* и *P. minutus* широко распространены у побережья Японии, северной границей их распространения на материковом побережье является зал. Восток (Komai et al., 2015). Независимо от места обитания за сезон размножения эти раки-отшельники производят несколько кладок яиц. Изменение условий обитания обуславливает изменение фенологии репродуктивных событий у данных видов. У берегов Японии оба вида размножаются в холодное время года, яйца развиваются без периода покоя (Wada, Mima, 2003; Wada et al., 2005). В зал. Восток у *P. proximus* размножение также начинается зимой в декабре, однако инкубационный период яиц от зимнего нереста заметно удлиняется за счет эмбриональной диапаузы (Kornienko et al., 2019); у *P. minutus* развитие идет без диапаузы, но размножается этот вид в самое теплое время года (Korn et al., 2018). Следовательно, фенология размножения симпатрических видов в разных местах обитания различается и эти особенности у каждого вида свои.

Таким образом, вариации репродуктивных характеристик симпатрических раков-отшельников, в частности, различия во времени появления яйценосных самок, выхода личинок и периода их нахождения в планктоне, сокращают межвидовую конкуренцию за ресурсы среди оседающих и недавно осевших особей. Для одних видов это достигается сохранением репродуктивных характеристик, приобретенных в аллопатрии, а для других — смещением признаков в симпатрии. Климатические условия умеренных широт в первую очередь отражаются на длительности личиночного развития и периода, благоприятного для оседания личинок, и лишь затем на продолжительности репродуктивного периода. Изменения репродуктивной фенологии вида в разных местообитаниях позволяют корректировать время оседания личинок в соответствии с местными условиями. Снижению межвидовой конкуренции, вероятно, способствует и поведение личинок, играющее важную роль при выборе места оседания, однако механизмы, определяющие их поведение, как и связь экологии личинок с фенологией размножения, недостаточно изучены.

#### 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

- Волвенко И.В. Механизмы регуляции динамики численности и продукционная биология раков-отшельников. Владивосток: Дальнаука. 1995. 248 с.
- Корн О.М., Корниенко Е.С., Шербакова Н.В. Ключ для определения личинок крабов и крабидов в весеннем планктоне залива Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 2010. Т. 36. № 5. С. 368–376.
- Корниенко Е.С., Корн О.М. Ключ к определению зооа массовых видов раков-отшельников (Decapoda: Paguroidea) залива Восток (Японское море) // Биол. моря. 2016. Т. 42. № 5. С. 419–426.
- 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.
- Селин Н.И. Состав и плотность поселения рака-отшельника *Pagurus proximus* Komai, 2000 в эпибиозе бурой водоросли *Costaria costata* (C. Agardh) de A. Saunders, 1895 в сублиторали залива Восток Японского моря // Биол. моря. 2017. Т. 43. № 6. С. 430–435.
- 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.
- Alcaraz G., Kruesi K. Niche overlap and resource partitioning between two intertidal hermit crab species // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2019. V. 99. № 1. P. 135–142.
- Angel J.E. Effects of shell fit on the biology of the hermit crab *Pagurus longicarpus* (Say) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2000. V. 243. P. 169–184.
- Anger K. Growth and exuvial loss during larval and early juvenile development of the hermit crab *Pagurus bernhardus*, reared in the laboratory // Mar. Biol. 1989. V. 103. P. 503–511.
- Anger K. The biology of decapod crustacean larvae. Crustacean issues. V. 14. Lisse, The Netherlands: A.A. Balke-ma. 2001. 419 p.
- Anger K. Contributions of larval biology to crustacean research: a review // Invertebr. Reprod. Dev. 2006. V. 49. № 3. P. 175–205.
- Arce E.U., Alcaraz G. Plasticity of shell preference and its antipredatory advantages in the hermit crab *Calcinus californiensis* // Can. J. Zool. 2013. V. 91. P. 321–327.
- Arce E., Córdoba-Aguilar A. The right choice: predation pressure drives shell selection decisions in the hermit crab *Calcinus californiensis* // Can. J. Zool. 2018. V. 96. P. 454–459.
- Asakura A. Preliminary observations on the offshore mass migration of the sand-dwelling hermit crab, *Diogenes nitidimanus* Terao (Crustacea Decapoda: Anomura) // J. Ethol. 1987. V. 5. P. 207–209.
- 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. Sexual differences in life history and resource utilization by the hermit crab // Ecology. 1995. V. 76. № 7. P. 2295–2313.
- Benoit M.D., Peeke H.V.S., Chang E.S. Use of chemical cues for shell preference by the hermit crab, *Pagurus samuelis* //

- Mar. Freshwater Behav. Physiol. 1997. V. 30. № 1. P. 45–54.
- Bertness M.D. The influence of shell-type on hermit crab growth rate and clutch size (Decapoda, Anomura) // Crustaceana. 1981. V. 40. № 2. P. 197–205.
- Bulinski K.V. Shell-selection behavior of the hermit crab *Pagurus granosimanus* in relation to isolation, competition and predation // J. Shellfish Res. 2007. V. 26. № 1. P. 233–239.
- Carlson 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.
- Childress J.R. Behavioral ecology and fitness theory in a tropical hermit crab // Ecology. 1972. V. 53. P. 960–964.
- Chunco A.J., Jobe T., Pfennig K.S. Why do species co-occur? A test of alternative hypotheses describing abiotic differences in sympatry versus allopatry using spadefoot toads // PLoS One. 2012. V. 7. № 3. Art. ID e32748.
- Conover M.R. The importance of various shell characteristics to the shell-selection behavior of hermit crabs // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1978. V. 32. № 2. P. 131–142.
- Dominciano L.C.C., Sant'Anna B.S., Turra A. Are the preference and selection patterns of hermit crabs for gastropod shells species- or site-specific? // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2009. V. 378. P. 15–21.
- 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. № 3. P. 431–434.
- Elwood R.W., McClean A., Webb L. The development of shell preferences by the hermit crab *Pagurus bernhardus* // Anim. Behav. 1979. V. 27. P. 940–946.
- Forward R.B., Tankersley R.A., Rittschof D. Cues for metamorphosis of brachyuran crabs: an overview // Am. Zool. 2001. V. 41. P. 1108–1122.
- Fotheringham N. Structure of seasonal migrations of the littoral hermit crab *Clibanarius vittatus* (Bose) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1975. V. 18. P. 47–53.
- Fotheringham N. Population consequences of shell utilization by hermit crabs // Ecology. 1976. V. 57. P. 570–578.
- Gebauer P., Giménez L., Hinojosa I., Paschke K. Settlement and metamorphosis in barnacles and decapods // The natural history of the Crustacea. V. 7. Developmental biology and larval ecology. New York: Oxford Univ. Press. 2020. P. 223–253.
- Gherardi F. Competition and coexistence in two Mediterranean hermit crabs, *Calcinus ornatus* (Roux) and *Clibanarius erythropus* (Latreille) (Decapoda, Anomura) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1990. V. 143. P. 221–238.
- 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., Nardone F. The question of coexistence in hermit crabs: population ecology of a tropical intertidal assemblage // Crustaceana. 1997. V. 70. № 5. P. 608–629.
- Goshima S., Wada S., Ohmori H. Reproductive biology of the hermit crab *Pagurus nigrofascia* (Anomura: Paguridae) // Crustacean Res. 1996. № 25. P. 86–92.
- Harvey A.W. Delayed metamorphosis in Florida hermit crabs: multiple cues and constraints (Crustacea: Decapoda: Paguridae and Diogenidae) // Mar. Ecol.: Prog. Ser. 1996. V. 141. P. 27–36.
- 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.
- Hasegawa H., Wada S., Aoki M., Wada K. Regional variation in preference for gastropod shell species in the hermit crab *Pagurus filholi* // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2011. V. 91. № 4. P. 893–896.
- Hazlett B. The behavioral ecology of hermit crabs // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1981. V. 12. P. 1–22.
- 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.
- 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.
- Kellogg C.W. Coexistence in a hermit crab species ensemble // Biol. Bull. 1977. V. 153. P. 133–144.
- 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., Korn O.M. The larval development of the hermit crab *Areopaguristes nigroapiculus* (Decapoda: Anomura: Diogenidae) reared under laboratory conditions // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2011. V. 91. № 5. P. 1031–1039.
- 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. Homes for hermits: temporal, spatial and structural dynamics as transportable homes are incorporated into a population // J. Zool. 2012. V. 288. № 1. P. 33–40.
- Laidre M.E. Foraging across ecosystems: diet diversity and social foraging spanning aquatic and terrestrial ecosystems by an invertebrate // Mar. Ecol. 2013. V. 34. P. 80–89.
- 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.
- Lancaster I., Wigham G.D. Influences on movement and migration in the hermit crab *Pagurus bernhardus* // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1990. V. 70. P. 483–491.
- Lima D.J.M., Alves D.F.R., Cobo V.J. Composition, density, and shell use of hermit crabs (Crustacea: Paguroidea)

- from subtidal boulder fields in southeastern Brazil // Lat. Am. J. Aquat. Res. 2018. V. 46. № 1. P. 72–82.
- Lima D.J.M., Cobo V.J., De Aquino M.A.B., Fransozo A. The population structure of two sympatric hermit-crab species on a subtidal rocky shore of an island in southeastern Brazil // Ann. Braz. Acad. Sci. 2014. V. 86. № 4. P. 1769–1782.
- 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., Dominciano L.C.C. Pattern of shell utilization by the hermit crab *Paguristes tortugae* (Diogenidae) from Anchieta Island, southern Brazil // Sci. Mar. 2002. V. 66. № 3. P. 265–272.
- Markham J.C. Notes on the growth pattern and shell-utilization of the hermit crab *Pagurus bernhardus* (L.) // Ophelia. 1968. V. 5. P. 189–205.
- Mima A., Wada S., Goshima S. Antipredator defence of the hermit crab *Pagurus filholi* induced by predatory crabs // Oikos. 2003. V. 102. P. 104–110.
- 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.
- Peres P.A.S., Ferreira A.P., Leite F.P.P. Expanding the ‘shell exchange market’ hypothesis for clustering behavior in intertidal hermit crabs: mating and tide as proximate factors // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2018. V. 500. P. 100–104.
- Pfennig D.W., Murphy P.J. A test of alternative hypotheses for character divergence between coexisting species // Ecology. 2003. V. 84. № 5. P. 1288–1297.
- Pfennig D.W., Pfennig K.S. Development and evolution of character displacement // Ann. N. Y. Acad. Sci. 2012. V. 1256. № 1. P. 89–107.
- Ramsay K., Kaiser M.J., Hughes R.N. A field study of intra-specific competition for food in hermit crabs (*Pagurus bernhardus*) // Estuarine, Coastal Shelf Sci. 1997. V. 44. № 2. P. 213–220.
- 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.
- Reese E.S. Behavioral adaptations of intertidal hermit crabs // Am. Zool. 1969. V. 9. № 2. P. 343–355.
- Roberts M.H. Larval development of *Pagurus longicarpus* say reared in the laboratory. IV. Aspects of the ecology of the megalopa // Biol. Bull. 1971. V. 141. P. 162–166.
- Rodrigues G.F.B., Ballarin C.S., Fransozo A., Amorim F.W. Structural patterns of a coastal hermit crab–gastropod shell interaction network: new insights from a unique relationship // Mar. Ecol.: Prog. Ser. 2020. V. 640. P. 117–126.
- Rodríguez S.R., Ojeda F.P., Inestrosa C. Settlement of marine benthic invertebrates // Mar. Ecol.: Prog. Ser. 1993. V. 97. P. 193–207.
- Rotjan R.D., Blum J., Lewis S.M. Shell choice in *Pagurus longicarpus* hermit crabs: does predation threat influence shell selection behavior? // Behav. Ecol. Sociobiol. 2004. V. 56. № 2. P. 171–176.
- Sponaugle S., Cowen R.K., Shanks A. et al. Predicting self-recruitment in marine populations: biophysical correlates and mechanisms // Bull. Mar. Sci. 2002. V. 70. № 1. Suppl. P. 341–375.
- Stanski G., Mantelatto F.L., Castilho A.L. Habitat heterogeneity in the assemblages and shell use by the most abundant hermit crabs (Anomura: Diogenidae and Paguridae): does the occupied shell species differ according to gender and species? // Nauplius. 2016. V. 24. Art. ID e2016004.
- Taylor P.R. Hermit crab fitness: the effect of shell condition and behavioral adaptations on environmental resistance // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1981. V. 52. P. 205–218.
- Teoh H.W., Chong V.C. Shell use and partitioning of two sympatric species of hermit crabs on a tropical mudflat // J. Sea Res. 2014. V. 86. P. 13–22.
- Teoh H.W., Hussein M.A.S., Chong V.C. Influence of habitat heterogeneity on the assemblages and shell use of hermit crabs (Anomura: Diogenidae) // Zool. Stud. 2014. V. 53. <http://www.zoologicalstudies.com/content/53/1/67>
- Tran M.V., O’Grady M., Colborn J. et al. Aggression and food resource competition between sympatric hermit crab species // PLoS One. 2014. V. 9. № 3. Art. ID e91823.
- 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., Denadai M.R. Desiccation tolerance of four sympatric tropical intertidal hermit crabs (Decapoda, Anomura) // Mar. Freshwater Behav. Physiol. 2001. V. 34. P. 227–238.
- Turra A., Denadai M.R. Substrate use and selection in sympatric intertidal hermit crab species // Braz. J. Biol. 2002. V. 62. № 1. P. 107–112.
- Turra A., Denadai M.R. Daily activity of four tropical intertidal hermit crabs from Southeastern Brazil // Braz. J. Biol. 2003. V. 63. № 3. P. 537–544.
- Turra A., Jacobucci G.B., F. Araújo M.P., Leite F.P.P. Spatial distribution of four sympatric species of hermit crabs (Decapoda, Anomura) // The biodiversity crisis and Crustacea. Rotterdam: A. A. Balkema. 2000. P. 261–273.
- 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.
- Turra A., Leite F.P.P. Shell-size selection by intertidal sympatric hermit crabs // Mar. Biol. 2004. V. 145. № 2. P. 251–257.
- Valère-Rivet M.G., Juma D., Dunbar S.G. Thermal tolerance of the hermit crab *Pagurus samuelis* subjected to shallow burial events // Crustacean Res. 2017. V. 46. P. 65–82.



- Vance R.R. The role of shell adequacy in behavioral interactions involving hermit crabs // *Ecology*. 1972. V. 53. P. 1075–1083.
- Vinuesa J.H., Varisco M., Escriche F. Settlement and recruitment of the crab *Halicarcinus planatus* (Crustacea: Decapoda: Hymenosomatidae) in Golfo San Jorge, Argentina // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 2011. V. 91. № 3. P. 685–690.
- 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 *Pagurus proximus* Komai, 2000 in Hokkaido, Japan // *Crustacean Res.* 2003. № 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., Ohmori H., Goshima S., Nakao S. Shell-size preference of hermit crabs depends on their growth rate // *Anim. Behav.* 1997. V. 54. P. 1–8.
- 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.
- Worcester S.E., Gaines S.D. Quantifying hermit crab recruitment rates and megalopal shell selection on wave-swept shores // *Mar. Ecol.: Prog. Ser.* 1997. V. 157. P. 307–310.
- Yoshino K., Goshima S., Nakao S. The interaction between shell size and shell species preferences of the hermit crab *Pagurus filholi* // *Benthos Res.* 1999. V. 54. № 1. P. 37–44.
- 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.
- Yoshino K., Koga T., Taniguchi K., Tasaka R. Adaptation in a peripheral habitat: intraspecific variation in osmoregulatory traits in an estuarine hermit crab (*Pagurus minutus*) // *J. Shellfish Res.* 2014. V. 33. P. 53–59.
- Zenone A., Badalamenti F., Giacalone V.M. et al. Substrate preference and settlement behaviour of the megalopa of the invasive crab *Percnon gibbesi* (Decapoda, Percnidae) in the Mediterranean Sea // *Helgol. Mar. Res.* 2016. V. 70. Art. ID 21. <https://doi.org/10.1186/s10152-016-0472-9>

## Larval Settlement and Reproductive Phenology of Sympatric 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*

The problem of the coexistence of closely related species of Paguroidea (Decapoda: Anomura) and the main mechanisms of structuring the communities of these species in sympatry are discussed: differential use of habitats, competition for resources, and physiological resistance to abiotic factors. It is thought that the competition for gastropod shells among hermit crabs may be particularly high at the larval settlement stage. This review discusses the peculiarities of larval settlement, reproductive phenology, and differences in reproductive characteristics of hermit crabs, which allow sympatric species in temperate waters to reduce the competition for shell resource in the early life stages.

**Keywords:** Paguroidea, coexistence, competition, incubation period, embryonic diapause, larval settlement