

УДК 591.3

ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ЭМБРИОНАЛЬНУЮ ДИАПАУЗУ РАКА-ОТШЕЛЬНИКА *PAGURUS PROXIMUS* KOMAI, 2000 (DECARODA: PAGURIDAE) ИЗ ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ

© 2022 г. Е. С. Корниенко*

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

*e-mail: kornielena@mail.ru

Поступила в редакцию 07.06.2021 г.

После доработки 16.03.2022 г.

Принята к публикации 24.03.2022 г.

В лабораторных условиях исследовано влияние температуры на обратимую остановку развития эмбрионов рака-отшельника *Pagurus proximus* Komai, 2000 из Амурского залива (зал. Петра Великого, Японское море), наблюдаемую в результате зимнего нереста. Показано, что в кладках самок, отнерестившихся в естественных условиях при температуре воды 5°C и ниже, повышение температуры воды до 14–16°C приводило к терминации эмбриональной диапаузы и синхронному возобновлению развития яиц независимо от того, когда изменялись температурные условия – в начале или в конце зимнего сезона размножения. У выловленных в декабре–апреле самок *P. proximus*, нерест которых проходил в лаборатории при температуре воды 14–16°C, яйца в кладках развивались без диапаузы. Из этого следует, что у *P. proximus* первичным сигналом для инициации и терминации диапаузы служит температура, которая влияет непосредственно на эмбрион. Полученные данные подтверждают, что эмбриональная диапауза у рака-отшельника *P. proximus* не является обязательной, а определяется условиями обитания, в первую очередь температурой окружающей среды. Рассмотрена возможность использования *P. proximus* в качестве модельного объекта для изучения механизмов инициации и терминации эмбриональной диапаузы у декапод.

Ключевые слова: раки-отшельники, температура, инкубационный период, эмбриональная диапауза, залив Петра Великого, Японское море

DOI: 10.31857/S0134347522040052

Обратимая остановка развития эмбрионов, или эмбриональная диапауза, отмечена у представителей всех типов беспозвоночных и позвоночных животных (Alekseev, Starobogatov, 1996; Nambu et al., 2004; Alekseev et al., 2006; Алексеев, 2010; Fenelon et al., 2014; Podrabsky, Hand, 2015; Hand et al., 2016; Wang et al., 2019, и др.). Этот феномен вызывает интерес биологов разных направлений: эмбриологов, эндокринологов, эволюционистов, систематиков и др. Согласно мнению большинства исследователей, значение эмбриональной диапаузы как эволюционной стратегии в том, что она позволяет разделить во времени оплодотворение и рождение (у морских беспозвоночных – выход личинок в планктон), тем самым обеспечивая постэмбриональное развитие потомства в наиболее благоприятных для выживания условиях (Hand, 1991; Alekseev, Starobogatov, 1996; Anger, 2001; Fenelon et al., 2014; Hansen, 2019).

Эмбриональная диапауза у Decapoda в большинстве случаев выявлена у видов, обитающих в холодных водах высоких широт. Данные о параметрах жизненного цикла морских беспозвоночных необходимы для разработки стратегий управления их промыслом, поэтому сведения о диапаузе, определяющей продолжительность инкубационного периода, в первую очередь были получены для таких промысловых или потенциально промысловых видов, как крабы-стригуны рода *Chionoecetes* (Brachyura: Oregoniidae) и крабоиды семейства Lithodidae (Anomura) (Jensen, Armstrong, 1989; Moriyasu, Lanteigne, 1998; Webb et al., 2007; Swiney, 2008; Duguid, Page, 2011).

Среди раков-отшельников эмбриональная диапауза обнаружена у *Pagurus nigrofascia* Komai, 1996 (Goshima et al., 1996; Mishima, Henmi, 2008), *P. proximus* (Kornienko et al., 2019), *P. brachiomastus* (Thallwitz, 1891) (Корниенко, Селин, 2019) и, вероятно, имеется у *P. alatus* (Fabricius, 1775), для ко-

того характерен годовой репродуктивный цикл с длительным инкубационным периодом (11 мес.) и заметной синхронизацией развития эмбрионов во времени (Mura et al., 2006). Это позволяет предположить, что в эмбриогенезе *P. alatus* также присутствует обратимая остановка развития.

Многие виды планктонных ракообразных способны выдерживать экстремальные условия обитания благодаря производству покоящихся яиц, появление которых может быть вызвано увеличением плотности популяции, недостатком пищи, а также действием химических веществ, выделяемых сородичами, конкурентами или хищниками (см. обзоры: Gyllström, Hansson, 2004; Zadereev, Lopatina, 2019, и др.). Однако первичными сигналами для остановки и возобновления эмбрионального развития считаются изменения температуры и фотопериода (Baumgartner, Tarrant, 2017; Alekseev, Vinogradova, 2019, и др.), что подтверждено наблюдениями за жизненными циклами планктонеров в естественной среде и в экспериментальных условиях. Среди десятиногих ракообразных эмбриональная диапауза описана у довольно крупных животных, обитающих на больших глубинах в узком диапазоне низких температур, что затрудняет проведение экспериментальных работ. Немногочисленные лабораторные исследования по влиянию внешних факторов на продолжительность эмбрионального развития декапод были проведены при естественном освещении и незначительном изменении температуры обитания животных (Petersen, 1995; Reid et al., 2007; Webb et al., 2007; Duguid, Page, 2011). Недавние исследования по влиянию температуры и фотопериода на терминацию эмбриональной диапаузы у литорального рака-отшельника *P. nigrofascia* показали, что на возобновление развития температура влияет в большей степени, чем фотопериод (Mishima et al., 2021).

Известно, что температура определяет продолжительность эмбрионального развития десятиногих ракообразных (Wear, 1974; Webb et al., 2007; Stevens et al., 2008, и др.), а при наличии эмбриональной диапаузы заметно увеличивается длительность инкубационного периода, максимальная продолжительность которого отмечена у литодид. У обитающего у берегов Огненной Земли *Paralomis granulosa* (Jacquinot, 1847) (см.: Lovrich, Vinuesa, 1993) и у *Lopholithodes foraminatus* (Stimpson, 1859) из Британской Колумбии, Канада (Duguid, Page, 2011) эмбриональное развитие длится 18–22 мес. и включает 10–12-месячный период обратимой остановки развития. Эмбриональная диапауза, описанная у раков-отшельников, продолжается не более 8 мес. (Goshima et al., 1996; Mishima, Henmi, 2008; Kornienko et al., 2019; Корниенко, Селин, 2019; Корниенко, 2020). Однако наличие эмбриональной диапаузы и ее продолжительность не являются видоспецифичными

признаками и могут заметно различаться в разных популяциях одного и того же вида (Moriyasu, Lanteigne, 1998; Webb et al., 2007; Mishima, Henmi, 2008). При изучении эмбриогенеза краба *Hyas araneus* (Linnaeus, 1758) было показано, что продолжительность эмбрионального развития зависит от температуры инкубации на раннем этапе развития (Petersen, 1995). Кроме того, существует мнение, что диапаузу невозможно значительно сократить, просто повышая температуру воды, а наблюдаемое при этом уменьшение инкубационного периода происходит за счет ускорения развития эмбрионов после того, как период диапаузы пройден (Wear, 1974).

Понимание причин и механизмов возникновения и прекращения эмбриональной диапаузы имеет большое значение при изучении популяционной биологии видов и разработке стратегий управления промыслом десятиногих ракообразных, а также в исследованиях пищевых цепей, влияния глобального потепления на морские экосистемы, интродукции видов с балластными водами судов и т.д. Проблемы, связанные с эмбриональной диапаузой, не могут быть решены на основе какого-либо одного модельного объекта. Разные экспериментальные модели предлагают уникальные преимущества для изучения аспектов данного явления. Выбор рака-отшельника *P. proximus* в качестве модельного объекта определяется тем, что этот массовый прибрежный вид широко распространен в Японском море и обитает при температуре воды от -1.9 до 23°C (Komai et al., 2015; Селин и др., 2016). Репродуктивные характеристики *P. proximus* изучены у северной границы ареала в зал. Петра Великого (Kornienko et al., 2019) и у южных берегов о-ва Хоккайдо (Wada, Mima, 2003). Продолжительность светового дня в этих районах различается на несколько минут, однако на юге о-ва Хоккайдо умеренно теплый климат, а для зал. Петра Великого характерны низкая зимняя температура воды (до -1.9°C) и присутствие ледового покрова в декабре–марте (Лоция..., 1984; Лучин и др., 2005). Сроки нереста *P. proximus* в данных районах совпадают, но в зал. Петра Великого в зимних кладках у эмбрионов отмечена диапауза, а в зал. Хакодате в течение всего репродуктивного сезона эмбрионы развиваются без периода покоя. На основании этого можно предположить, что именно низкая температура воды инициирует эмбриональную диапаузу в развитии *P. proximus* в зал. Петра Великого и повышение температуры воды может послужить сигналом для возобновления развития эмбрионов.

Цель настоящей работы – в лабораторных условиях на примере рака-отшельника *P. proximus* из зал. Петра Великого Японского моря выяснить, как температура воды влияет на инициацию и терминацию эмбриональной диапаузы у десятиногих ракообразных.

Таблица 1. Даты отбора материала и половой состав выборок рака-отшельника *Pagurus proximus*

Дата	Самцы, экз.	Самки без яиц, экз.	Самки с яйцами, экз.
16.10.2020 г.	52	46	0
2.12.2020 г.	53	56	1
3.02.2021 г.	52	47	14
22.04.2021 г.	36	13	48

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Особей рака-отшельника *Pagurus proximus* отлавливали на глубине 5–6 м на небольшом удалении от берега (43°11'56" N, 131°55'09" E) в Амурском заливе – одном из заливов второго порядка зал. Петра Великого (Японское море). Пробы отбирали в октябре и декабре 2020 г., а также в феврале и марте 2021 г.; объем каждой выборки – около 100 животных (табл. 1). В дни отбора проб температура воды в заливе на поверхности составляла в октябре около 13°C, в декабре 4–6°C, в феврале минус 1.5°C (залив был покрыт льдом) и в конце апреля 4–5°C (<https://seatemperature.ru/current/russia/amur-bay-sea-temperature>).

В лаборатории рака-отшельника вынимали из раковины, аккуратно сломав ее. По строению плеоподов и наличию гонопоров на коксоподитах третьей (у самок) или пятой (у самцов) пары переоподов определяли пол животного и проверяли присутствие яиц на плеоподах самок. Затем раку-отшельнику предлагали несколько пустых раковин гастропод соответствующего размера. Раки-отшельники хорошо переносят повышение температуры воды (собственные наблюдения), поэтому без предварительной температурной адаптации животных переносили в аквариальную ННЦМБ ДВО РАН в аэрируемые аквариумы объемом 100 л, наполненные природной морской водой и оснащенные внешними биофильтрами. Температуру воды поддерживали на уровне 14–16°C. Самок, отложивших яйца в естественной среде, помещали в отдельный аквариум, самок без яиц содержали вместе с самцами. Два раза в неделю животных кормили замороженной зеленой водорослью *Ulva prolifera*, а также рыбой или мидиями из расчета 10–15 г водоросли и около 20 г животной пищи на 50 раков-отшельников. Один раз в неделю в аквариумах меняли около 3/4 объема воды.

Контрольная проверка состояния эмбрионов была ограничена, так как при извлечении из раковин животные могли получить несовместимые с жизнью повреждения или сбросить кладку.

В первой выборке раков-отшельников осматривали через 10, 20, 30 и 55 сут. Во второй и третьей выборках через 14 сут после отлова животных проверяли, возобновилось ли развитие эмбрионов у самок, отложивших яйца в естественных условиях (группа 1), и оценивали степень развития яиц. Среди самок, содержащихся вместе с самцами, для дальнейших наблюдений отбирали особей, отнерестившихся в лабораторных условиях (группа 2). Через 19–20 сут оценивали степень развития эмбрионов, а через 30–31 сут после отлова проверяли, завершилось ли их развитие. В четвертой выборке количество отнерестившихся в естественных условиях самок было достаточно большим, поэтому для уточнения длительности стадий развития эмбрионов просматривали по 3 самки через каждые трое суток. Чтобы определить точную дату выхода личинок, после достижения эмбрионами 5-й стадии развития (появление пигментации глаз) 20 самок рассадили в отдельные пластиковые емкости объемом 0.5 л с горловиной, затянутой мельничным газом. Емкости находились в аквариуме, в котором содержались остальные самки.

Основные стадии эмбрионального развития определяли визуально в соответствии с литературными данными: стадия 1 – начало дробления; 2 – развитое дробление и гастрюляция (яйцо равномерно заполнено желтком); 3 – образование зародышевого диска (появляется зона без желтка); 4 – свободная от желтка зона занимает от 5 до 50–70%; 5 – появление пигментации глаз; 6 – глаза развитые, хорошо пигментированные, округлой формы; 7 – стадия вылупления (Turra, Leite, 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В октябре все 46 отловленных самок *Pagurus proximus* были без яиц. Визуальное обследование самок показало, что степень развития гонад у особей сильно различалась и лишь у некоторых крупных самок гонады были заполнены темными ооцитами и хорошо видны через покровы плеона.

Прекопуляторные пары не были отмечены, но через 20 сут после отлова (5 ноября) была обнаружена одна недавно отнерестившаяся самка (яйца в кладке на стадии начала дробления), а спустя 30 сут яйца отложили еще 3 самки. Наблюдение продолжалось в течение 55 сут, за это время кладки появились у 7 из 46 самок; в одной кладке у эмбрионов сформировались хорошо пигментированные глаза округлой формы.

Среди животных, отловленных в начале декабря, равномерно заполненные желтком яйца были обнаружены у одной самки, которая погибла после извлечения из раковины. У остальных 56 самок яйца отсутствовали. Прекопуляторные пары появились в первые сутки после помещения самцов и самок в аквариум. Спустя 14 сут после отлова отнерестились 44 самки, 12 самок были без яиц. Осмотр самок, отнерестившихся в лабораторных условиях, показал, что степень развития яиц в кладках разных особей различалась: у одних самок яйца находились на стадии начала дробления, у других самок они были равномерно заполнены желтком; встречались кладки, в которых эмбрионы находились на стадии формирования зародышевого диска; максимальный прогресс развития ограничивался 4-й стадией, когда зона, свободная от желтка, занимала около 50% объема яйца. Через 30 сут после отлова были отмечены отдельные кладки с эмбрионами на завершающих стадиях развития с хорошо пигментированными глазами округлой формы.

В выборке от 3 февраля 14 самок несли на плеоподах яйца (группа 1), а 47 самок были без яиц. Через 14 сут в кладках всех самок из группы 1 сформировался зародышевый диск, свободное от желтка пространство занимало около 50% объема яйца. Через 22 сут после отлова у эмбрионов были видны глаза с пигментом овальной формы или в виде запятой. У одной самки в кладке наряду с развивающимися эмбрионами были отмечены погибшие яйца. Контрольная проверка 4 марта показала, что личинки вышли из яйцевых оболочек; все самки были без яиц, но с гонадами, заполненными крупными ооцитами.

Среди самок, содержащихся вместе с самцами, через 14 сут отнерестилась 41 самка (группа 2), 4 самки оставались без яиц. Как и у отловленных в декабре особей, в кладках разных самок степень развития эмбрионов различалась. Через 30 сут у 26 самок инкубационный период близился к завершению, в глазах эмбрионов появился пигмент; в кладках некоторых самок у эмбрионов глаза полностью сформировались. У эмбрионов 11 самок свободное от желтка пространство занимало около 50% объема яйца. В кладках осталь-

ных самок эмбрионы находились на начальных стадиях развития.

В выборке от 22 апреля 48 самок отнерестились в естественных условиях и несли на плеоподах яйца, равномерно заполненные желтком (группа 1); 13 самок были без яиц. В первой группе самок через 3 сут после их помещения в теплую воду у эмбрионов начинал формироваться зародышевый диск. На 7-е сут появилась зона, свободная от желтка, которая постепенно увеличивалась и спустя 15 сут занимала более половины объема яйца. Глазной пигмент в виде запятой был отмечен на 18-е сут, у эмбрионов были различимы грудные придатки и плеон, а также был виден оранжевый пигмент на теле. На 23-и сут после возобновления развития глазной пигмент имел овальную или округлую форму; эмбрионы занимали весь объем яйца. Среди 20 самок, изолированных в отдельные емкости, 16 самок выпустили личинок на 24-е сут после начала эксперимента и 4 самки – на 25-е сут.

Среди самок, содержащихся вместе с самцами, через 15 сут отнерестились 8 особей (группа 2). У двух самок яйца в кладках были равномерно заполнены желтком, т.е. находились на начальных стадиях развития; у остальных самок в яйцах присутствовала зона, свободная от желтка, которая в разных кладках занимала от 1/3 до половины объема, однако ни у одной самки развитие яиц не достигло стадии образования глазного пигмента. Три самки оставались без яиц.

ОБСУЖДЕНИЕ

У раков-отшельников, производящих несколько кладок в течение сезона размножения, интервал между кладками может быть и коротким, и длинным. В первом случае сразу после выхода личинок самка откладывает очередную порцию яиц без предварительной линьки, расходуя энергию на размножение без затрат на рост. Линька и увеличение размеров животного происходят во время длинного интервала (Wada et al., 2008). У *Pagurus proximus*, обитающего в зал. Петра Великого, интервал между выходом личинок в результате зимнего нереста и летним нерестом очень короткий. Длинный интервал начинается в конце августа после завершения летнего нереста и продолжается около трех месяцев (Kornienko et al., 2019). В нашем исследовании самки *P. proximus*, отловленные в середине октября, еще не были готовы к новому сезону размножения, поэтому, несмотря на то, что в лабораторных условиях поддерживалась комфортная для нереста температура, они начали откладывать яйца только в конце ноября—начале декабря, когда у самок

P. proximus в зал. Петра Великого завершается период роста и начинается зимний нерест.

Репродуктивные характеристики *P. proximus* исследованы в заливах Хакодате (о-в Хоккайдо, Япония) и Восток (зал. Петра Великого, Россия). У берегов Японии сезон размножения этого рака-отшельника длится более 6 мес. с января по июль при температуре воды от 6–7 до 19–21°C (<https://world-weather.ru/pogoda/japan/hakodate/water/>); за это время самки продуцируют несколько кладок (Wada, Mima, 2003). В российских водах *P. proximus* также производит не менее двух кладок за сезон размножения, который составляет около 9 мес. и длится с декабря по август. В обеих популяциях к началу нереста степень зрелости гонад у самок заметно различается, поэтому они откладывают яйца несинхронно. Однако в популяции у о-ва Хоккайдо развитие эмбрионов происходит без эмбриональной диапаузы (рис. 1а), а личинки выходят в планктон в разное время по мере завершения развития (Wada, Mima, 2003). В зал. Петра Великого зимний нерест у *P. proximus* начинается в декабре при температуре воды 5°C, продолжается в зимние месяцы, когда температура воды снижается до –1.6°C, и завершается в апреле. После вымета развитие яиц в кладках останавливается на стадии гастролы и возобновляется после того, как вода прогреется выше 10°C (Kornienko et al., 2019). Продолжительность диапаузы у эмбрионов разных самок различается, так как количество яйценосных самок увеличивается постепенно: в начале декабря нерестятся единичные особи, но к началу мая 100% самок несут яйца на плеоподах. Следовательно, максимальная продолжительность периода покоя (около 5 мес.) наблюдается у эмбрионов самок, отнерестившихся в декабре. Благодаря эмбриональной диапаузе происходит синхронизация развития эмбрионов зимнего нереста, и в июне личинки массово выходят в планктон (Kornienko et al., 2019). К повторному (летнему) нересту (температура воды 15–22°C) самки приступают несинхронно по мере созревания гамет в гонадах; эмбрионы развиваются без диапаузы (рис. 1б), как и у раков-отшельников, обитающих у берегов Японии. Выход личинок летней когорты растянут до начала сентября (Корниенко, Корн, 2016; Kornienko et al., 2019). Таким образом, обитание у северной границы ареала в условиях низкой температуры воды не отменяет зимний нерест рака-отшельника *P. proximus* в зал. Петра Великого, а приводит к обратной остановке развития эмбрионов в кладках и инициирует диапаузу. Подтверждением эффективности данной репродуктивной стратегии служит высокая численность *P. proximus* в этом регионе (Селин и др., 2016).

Исследуя влияние температуры на развитие нескольких видов декапод, Уир (Weir, 1974) пришел к выводу, что диапауза не может быть значительно укорочена при повышении температуры воды, а сокращение продолжительности инкубационного периода происходит за счет ускорения развития эмбрионов, вышедших из диапаузы. В экспериментах этот автор повышал температуру воды от 3 до 24°C постепенно, с постоянным шагом 3°C. Сразу повысив температуру до значительной, при которых в природе развитие яиц происходит без диапаузы (во время летнего нереста), мы добились возобновления эмбрионального развития в кладках 100% самок, отнерестившихся в море при низкой температуре воды. Поскольку в зал. Петра Великого зимний нерест очень растянут, то в каждой выборке могли оказаться самки, как отложившие яйца вчера, так и отнерестившиеся в декабре. В кладках и тех, и других самок развитие эмбрионов остановилось на стадии ранней гастролы, что не позволяет определить, когда именно были отложены яйца. Однако независимо от продолжительности диапаузы резкое повышение температуры приводило к ее терминации и возобновлению развития в кладках всех самок. По завершении развития личинки синхронно выходили в планктон.

Наблюдение за отловленными зимой самками без яиц, помещенными в теплую воду, показало, что они откладывали яйца, которые развивались без диапаузы. Известно, что спариванию пагурид предшествует прекопуляторное поведение, которое может длиться от нескольких часов до нескольких суток (Goshima et al., 1998; Wada et al., 1999; Contreras-Garduño, Córdoba-Aguilar, 2006, и др.). Обычно в течение 1 ч после копуляции самки раков-отшельников откладывают яйца (Turra, Leite, 2007). В наших экспериментах при совместном содержании самцов и самок первые прекопуляторные пары появлялись вскоре после помещения животных в аквариум, следовательно, некоторые самки могли отнереститься в первые сутки. Продолжительность эмбриональных стадий у разных видов раков-отшельников может различаться, однако на стадии, предшествующие появлению глазного пигмента, приходится почти половина времени развития эмбриона (Turra, Leite, 2007). В нашем эксперименте у самок, отнерестившихся в лабораторных условиях, через 14 сут при максимальном развитии эмбрионы достигали стадии, при которой свободная от желтка зона занимала около 50% объема, что указывает на отсутствие остановки развития на стадии гастролы. Через 30 сут у отнерестившихся в лабораторных условиях самок были отмечены кладки, в которых эмбрионы завершили развитие: они за-

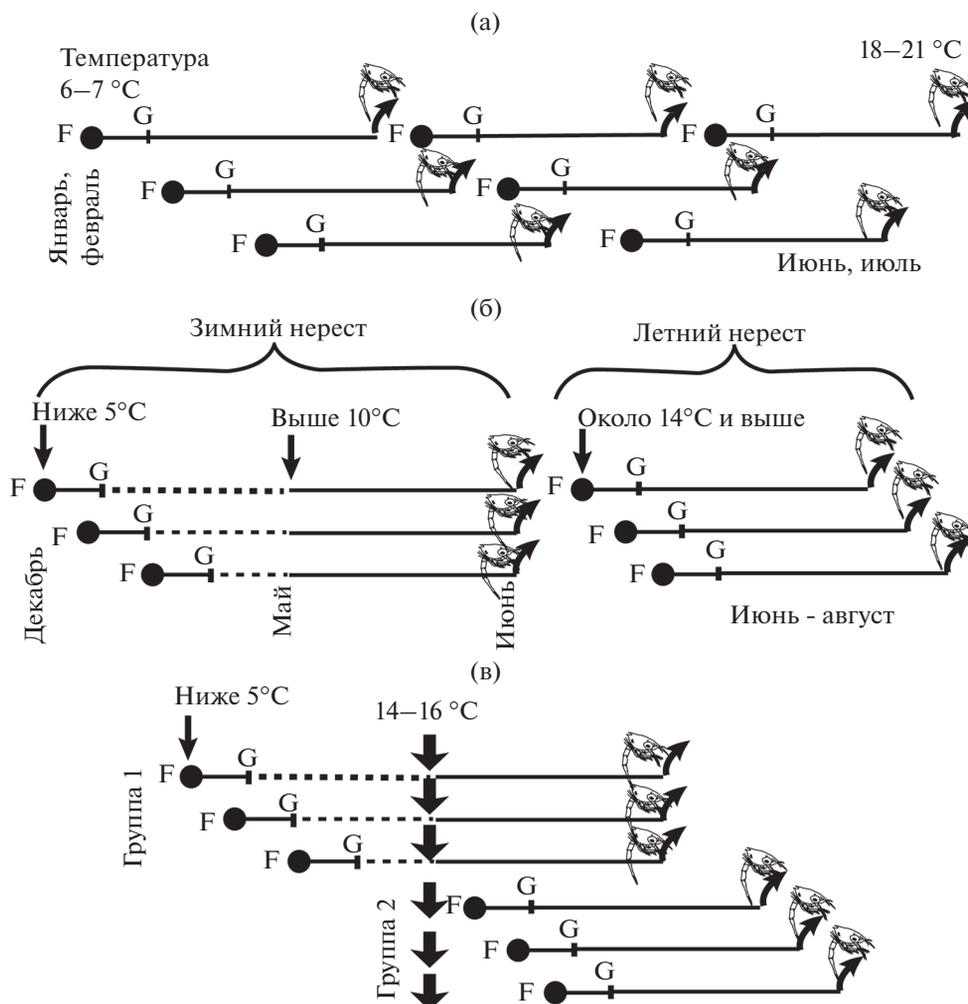


Рис. 1. Последовательность репродуктивных событий в популяциях рака-отшельника *Pagurus proximus* в зал. Хакодате, о-в Хоккайдо (а) и зал. Петра Великого (б), а также в лабораторных условиях при повышении температуры воды (в). В зал. Хакодате нерест в температурном диапазоне от 6 до 21 °С, несинхронный; самки производят несколько кладок за сезон, эмбрионы развиваются без диапаузы, личинки выходят в планктон также несинхронно. В зал. Петра Великого нерест в температурном диапазоне от –1.9 до 22 °С, несинхронный; в кладках самок, отнерестившихся зимой; в развитии эмбрионов присутствует диапауза, благодаря которой выход личинок синхронизируется; после повторного летнего нереста эмбрионы развиваются без диапаузы и личинки выходят в планктон несинхронно. В эксперименте в кладках самок, отнерестившихся в море (группа 1), после повышения температуры воды до 14–16 °С развитие эмбрионов синхронно возобновлялось и личинки одновременно выходили из яйцевых оболочек; в лабораторных условиях самки нерестились неодновременно, эмбрионы развивались без диапаузы (группа 2), личинки выходили из оболочек несинхронно. Условные обозначения: F – копуляция и оплодотворение; G – стадия гастрюлы; пунктиром обозначен период эмбриональной диапаузы (длительность стадий не масштабирована по времени).

нимали весь объем яйца и имели развитые хорошо пигментированные глаза округлой формы. Известно, что при температуре воды 16 °С инкубационный период у *P. proximus* продолжается в среднем 30.8 сут (Wada, Mima, 2003). Совпадение продолжительности инкубационного периода также подтверждает, что в лаборатории при температуре 14–16 °С развитие после нереста шло без диапаузы. Следовательно, необходимым условием для инициации эмбриональной диапаузы у *P. proximus* является низкая температура воды во время нереста.

Следует отметить, что обитание в районах с ярко выраженной сезонностью и периодическими низкими температурами не обязательно приводит к появлению эмбриональной диапаузы. В симпатрии с *P. proximus* обитает рак-отшельник *P. minutus* Hess, 1865, для которого зал. Петра Великого также является северной границей ареала (Komai et al., 2015), однако у этого вида нерестовый период длится с начала мая до начала сентября и диапауза в развитии отсутствует (Korn et al., 2018). Возможно, у *P. proximus* существует генетическая предрасположенность к обратимой оста-

новке развития при низкой температуре окружающей среды.

Таким образом, повышение температуры воды до 14–16°C служит достаточным стимулом для терминации эмбриональной диапаузы, возникающей у рака-отшельника *P. proximus* во время зимнего нереста. Развитие возобновляется независимо от того, в начале или в конце зимнего нерестового периода эмбрионы подверглись воздействию повышенной температуры. У отловленных в зимнее время самок, нерест которых проходил в лабораторных условиях при температуре воды 14–16°C, эмбрионы в кладках развивались без диапаузы. Очевидно, снижение температуры вызывает обратимую остановку развития, влияя на эмбрион непосредственно, а не через организм самки, и эмбриональная диапауза в развитии *P. proximus* не является обязательной, ее инициация, длительность и терминация зависят от температуры окружающей среды. Реакция на изменение температуры окружающей среды, а также небольшие размеры, массовость и неприхотливость рака-отшельника *P. proximus* могут сделать его удобным модельным объектом для изучения механизмов инициации и терминации эмбриональной диапаузы у декапод.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность сотрудникам водлазного отдела ННЦМБ ДВО РАН, проводившим отлов животных в трудных зимних условиях, а также сотрудникам аквариальной, обеспечившим длительное содержание животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.Р.* Физиологические и молекулярно-генетические основы механизма биологического покоя у водных беспозвоночных // Онтогенез. 2010. Т. 41. № 2. С. 83–93.
- Корниенко Е.С.* Репродуктивная стратегия раков-отшельников умеренных широт // Биол. моря. 2020. Т. 46. № 5. С. 304–314.
- Корниенко Е.С., Корн О.М.* Ключ к определению зоэа массовых видов раков-отшельников (Decapoda: Paguroidea) залива Восток Японского моря // Биол. моря. 2016. Т. 42. № 5. С. 368–374.
- 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.
- Лоция северо-западного берега Японского моря от реки Туманная до мыса Белкина. Л.: Мин-во обороны СССР. Гл. упр. навигации и океаногр. 1984. 116 с.
- Луцин В.А., Тихомирова Е.А., Круц А.А.* Океанографический режим вод залива Петра Великого (Японского моря) // Изв. ТИНРО. 2005. Т. 140. С. 130–169.
- 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.
- 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. P. 269–286.
- Alekseev V.R., Starobogatov Y.I.* Types of diapause in Crustacea: definitions, distribution, evolution // Hydrobiologia. 1996. V. 320. P. 15–26.
- Alekseev V.R., Vinogradova E.B.* Introduction to dormancy in aquatic invertebrates: mechanism of induction and termination, hormonal and molecular-genetic basis // Dormancy in aquatic organisms. Theory, human use and modeling. Monographiae Biologicae. V. 92. Springer Nature Switzerland AG. 2019. P. 7–41.
- Anger K.* The biology of decapod crustacean larvae. Crustacean issues. V. 14. 2001. Lisse, The Netherlands: A.A. Balkema. 417 p.
- Baumgartner M.F., Tarrant A.M.* The physiology and ecology of diapause in marine copepods // Annu. Rev. Mar. Sci. 2017. V. 9. P. 387–411.
- 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.
- Duguid W.D.P., Page L.R.* Biennial reproduction with embryonic diapause in *Lopholithodes foraminatus* (Anomura: Lithodidae) from British Columbia waters // Invertebr. Biol. 2011. V. 130. №1. P. 68–82.
- Fenelon J.C., Banerjee A., Murphy B.D.* Embryonic diapause: development on hold // Int. J. Dev. Biol. 2014. V. 58. P. 163–174.
- 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. 151–161.
- Goshima S., Wada S., Ohmori H.* Reproductive biology of the hermit crab *Pagurus nigrofascia* (Anomura: Paguridae) // Crustacean Res. 1996. № 25. P. 86–92.
- Gyllström M., Hansson L.A.* Dormancy in freshwater zooplankton: Induction, termination and the importance of benthic-pelagic coupling // Aquat. Sci. 2004. V. 66. P. 274–295.

- Hand S.C.* Metabolic dormancy in aquatic invertebrates // *Ad. Comp. Environ. Physiol.* New York: Springer-Verlag. V. 8. 1991. P. 1–50.
- Hand S.C., Denlinger D.L., Podrabsky J.E., Roy R.* Mechanisms of animal diapause: recent developments from nematodes, crustaceans, insects, and fish // *Am. J. Physiol.: Regul., Integr. Comp. Physiol.* 2016. V. 310. P. R1193–R1211.
- Hansen B.W.* Copepod embryonic dormancy: “an egg is not just an egg” // *Biol. Bull.* 2019. V. 237. P. 145–169.
- Jensen G.C., Armstrong D.A.* Biennial reproductive cycle of blue king crab, *Paralithodes platypus*, at the Pribilof Islands, Alaska, and comparison to a congener, *P. camtschatica* // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1989. V. 46. P. 932–940.
- 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.
- Lovrich G.A., Vinuesa J.H.* Reproductive biology of the false southern king crab (*Paralomis granulosa*, Lithodidae) in the Beagle Channel, Argentina // *Fish. Bull.* 1993. V. 91. P. 664–675.
- Mishima S., Henmi Y.* Reproduction and embryonic diapause in the hermit crab *Pagurus nigrofascia* // *Crustacean Res.* 2008. V. 37. P. 26–34.
- Mishima S., Kobayashi S., Yamada K., Henmi Y.* The effects of photoperiod and temperature on embryonic diapause termination in the hermit crab *Pagurus nigrofascia* // *Plankton Benthos Res.* 2021. V. 16. № 2. P. 79–83.
- 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., Orrù 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.
- Nambu Z., Tanaka S., Nambu F.* Influence of photoperiod and temperature on reproductive mode in the brine shrimp, *Artemia franciscana* // *J. Exp. Zool. Part A.* 2004. V. 301. P. 542–546.
- Petersen S.* The embryonic development of *Hyas araneus* L. (Decapoda, Majidae): effects of temperature // *Sarsia.* 1995. V. 80. P. 193–198.
- Podrabsky J.E., Hand S.C.* Physiological strategies during animal diapause: Lessons from brine shrimp and annual killifish // *J. Exp. Biol.* 2015. V. 218. P. 1897–1906.
- Reid W.D.K., Watts J., Clarke S. et al.* Egg development, hatching rhythm and moult patterns in *Paralomis spinosissima* (Decapoda: Anomura: Paguroidea: Lithodidae) from South Georgia waters (Southern Ocean) // *Polar Biol.* 2007. V. 30. P. 1213–1218.
- Stevens B.G., Swiney K.M., Buck L.* Thermal effects on embryonic development and hatching for blue king crab *Paralithodes platypus* (Brandt, 1850) held in the laboratory, and a method for predicting dates of hatching // *J. Shellfish Res.* 2008. V. 27. № 5. P. 1255–1263.
- 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.
- Turra A., Leite F.P.P.* Embryonic development and duration of incubation period of tropical intertidal hermit crabs (Decapoda, Anomura) // *Rev. Bras. Zool.* 2007. V. 24. № 3. P. 677–686.
- Wada S., Mima A.* Reproductive characters of the hermit crab *Pagurus proximus* Komai, 2000 in Hakodate Bay, southern Hokkaido, Japan // *Crustacean Res.* 2003. № 32. P. 73–78.
- Wada S., Oba T., Nakata K., Ito A.* Factors affecting the interval between clutches in the hermit crab *Pagurus nigrovittatus* // *Mar. Biol.* 2008. V. 154. P. 501–507.
- Wada S., Tanaka K., Goshima S.* Precopulatory mate guarding in the hermit crab *Pagurus middendorffii* (Brandt) (Decapoda: Paguridae): effects of population parameters on male guarding duration // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1999. V. 239. P. 289–298.
- Wang Z., Asem A., Okazaki R.K., Sun S.* The critical stage for inducing oviparity and embryonic diapause in parthenogenetic *Artemia* (Crustacea: Anostraca): an experimental study // *J. Oceanol. Limnol.* 2019. V. 37. № 5. P. 1669–1677.
- Wear R.G.* Incubation in British decapod Crustacea, and the effects of temperature on the rate and 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.
- Zadereev E., Lopatina T.S.* The role of chemical interactions in embryonic diapause induction in zooplankton // Dormancy in aquatic organisms. Theory, human use and modeling. Monographiae Biologicae. V. 92. Springer Nature Switzerland AG. 2019. P. 175–186.

A Laboratory Study of the Effect of Temperature on the Embryonic Diapause of the Hermit Crab *Pagurus proximus* Komai, 2000 (Decapoda: Paguridae) from Peter the Great Bay, Sea of Japan

E. S. Kornienko

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

Under laboratory conditions, the effect of temperature on the reversible arrest in embryo development, which occurs as a result of winter spawning, was studied in the hermit crab *Pagurus proximus* Komai, 2000 from Amurskiy Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan). In clutches of females that spawned under natural conditions at a water temperature of 5°C and below, an increase in water temperature to 14–16°C led to the termination of embryonic diapause and the synchronous resumption of egg development, regardless of whether the temperature conditions changed at the beginning or at the end of the winter breeding season. No embryonic diapause was observed in clutches of females of *P. proximus* that were captured in December–April and spawned in the laboratory at a water temperature of 14–16°C. From this it follows that the primary signal for diapause initiation and termination in *P. proximus* is temperature, which directly affects the embryo. The data obtained confirm that embryonic diapause of the hermit crab *P. proximus* is not obligate but induced by habitat conditions, primarily by ambient temperature. The possibility of using *P. proximus* as a model object for studying the mechanisms of embryonic diapause in decapods is considered.

Keywords: hermit crabs, temperature, incubation period, embryonic diapause, Peter the Great Bay, Sea of Japan