

УДК 595.384.8:574.5

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ РАКА-ОТШЕЛЬНИКА *PAGURUS MIDDENDORFFII* BRANDT, 1851 (DECAPODA: PAGURIDAE) ИЗ ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2024 г. Е. С. Корниенко* (ORCID: 0000-0002-8060-6971)

Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН,
Владивосток 690041, Россия
*e-mail: kornielena@mail.ru

Поступила в редакцию 20.11.2023 г.

После доработки 24.04.2024 г.

Принята к публикации 05.06.2024 г.

Изучены некоторые аспекты репродуктивной биологии широко распространенного бореального рака-отшельника *Pagurus middendorffii* Brandt, 1851. Образцы брали ежемесячно с ноября 2022 г. по ноябрь 2023 г. с глубины 1–3 м в б. Житкова (о-в Русский, зал. Петра Великого, Японское море). Около 38% особей *P. middendorffii* заражены паразитическими ракообразными. Среди здоровых особей размеры обызвествленной части карапакса (*SL*) самцов варьировали в диапазоне от 1.9 до 6.6 мм (в среднем 4.53 ± 0.95), самок — от 1.9 до 5.5 мм (в среднем 3.67 ± 0.68), яйценосных самок — от 1.9 до 5.3 мм (в среднем 3.56 ± 0.62 мм). Соотношение самцов и самок изменялось в течение периода исследований от 0.6 до 4.0 и в среднем составило 2.2. Нерест начинался в конце октября и завершался в конце ноября, инкубационный период длился 6.5 мес., эмбриональная диапауза в развитии эмбрионов отсутствовала. Повторный нерест не обнаружен. Сравнительный анализ репродуктивных характеристик раков-отшельников из разных местообитаний показал, что изменение температурного режима отражается на сроках наступления нереста и длительности инкубационного периода, которая у одних видов значительно увеличивается из-за медленного развития эмбрионов при низких температурах, у других — благодаря появлению эмбриональной диапаузы.

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

DOI: 10.31857/S0134347524050039

Раки-отшельники представляют значительную часть макробентосного сообщества литорали и сублиторали. Всеядные мусорщики и детритофаги, они играют заметную роль в морских пищевых цепях и переработке питательных веществ и, благодаря особенностям своей биологии, служат экосистемными инженерами, модифицируя среду обитания и влияя на обилие и распространение других беспозвоночных. Занятая раком-отшельником пустая раковина представляет собой островок твердого субстрата для прикрепления эпibiонтов в донных сообществах с мягким грунтом и защищенное пространство для целого сообщества видов (Reiss et al., 2003; Williams, McDermott, 2004).

Изучение биологии и жизненного цикла этих декапод, как и других морских беспозвоночных, важно не только для сохранения их биоразнообразия, но и для построения экосистемных и экологических моделей, позволяющих оценить состояние морских ресурсов (Abucay et al., 2023). Особый интерес представляют репродуктивные характеристики обитающих в симпатрии близкородственных видов разного генезиса. Адаптируясь к местным условиям и к сезонным изменениям окружающей среды, эти виды проявляют пластичность, изменяя некоторые репродуктивные характеристики или сохраняя исходные (Корниенко, 2020, 2021). Залив Петра Великого, где обитают раки-отшельники как

бореального, так и субтропического происхождения, может послужить тестовой акватерией для изучения этих адаптаций. К тому же для некоторых видов пагурид известны данные по их размножению у берегов Японии, где климат мягче, чем в Приморье. Это позволяет сравнить репродуктивные характеристики животных одного вида, обитающих в разных климатических условиях и оценить степень влияния температуры на размножение.

В зал. Петра Великого отмечены 10 видов раков-отшельников рода *Pagurus* (Марин и др., 2012; Марин, 2013; Марин, Корниенко, 2014; Marin, 2020). Ранее нами описаны репродуктивные характеристики теплолюбивых видов *P. proximus* Komai, 2000 (Kornienko et al., 2019) и *P. minutus* Hess, 1865 (Korn et al., 2018), для которых зал. Петра Великого является северной границей ареала, а также *P. brachiomastus* (Thallwitz, 1891) (Корниенко, Селин, 2019), который встречается от берегов о-ва Сахалин до Корейского полуострова (Komai et al., 2015; Jung, 2017). Эти раки-отшельники за сезон размножения производят не менее двух кладок. У *P. proximus* и *P. brachiomastus*, которые в зал. Петра Великого начинают размножаться в холодное время года, в развитии эмбрионов первой генерации появляется период покоя — эмбриональная диапауза (Корниенко, Селин, 2019; Kornienko et al., 2019); у *P. minutus*, нерестящегося в теплое время года, развитие идет без диапаузы (Korn et al., 2018).

Рак-отшельник Миддендорфа *Pagurus middendorffii* Brandt, 1851 — тихоокеанский широко распространенный бореальный вид, встречается на литорали и верхней сублиторали Берингова, Охотского и Японского морей, у Курильских о-вов и у берегов Сахалина и Хоккайдо (Кобякова, 1967; Komai et al., 2015). В конце прошлого столетия этот вид численно преобладал среди прибрежных раков-отшельников зал. Петра Великого, в разных частях залива его доля составляла от 33 до 100% от суммарных оценок обилия этих гидробионтов (Погребов, Кашенко, 1976; Волвенко, 1995). К настоящему времени численность *P. middendorffii* заметно снизилась, например, в зал. Восток (зал. Петра Великого) в 2014–2015 гг. она не превышала 1.3% от общей численности раков-отшельников (Селин и др., 2016), хотя в 1990-х достигала 46% (Волвенко, 1995). О размножении *P. middendorffii* в зал.

Петра Великого известны некоторые сведения, приведенные в опубликованных в конце прошлого века работах, посвященных динамике численности, росту и продукционной биологии раков-отшельников (Лысенко, Волвенко, 1987; Волвенко, 1995). Согласно результатам исследования репродуктивной биологии *P. middendorffii* в зал. Хакодате (о-в Хоккайдо, Япония), этот вид за сезон нереста производит единственную генерацию потомства (Wada et al., 1995), но в зал. Петра Великого у *P. middendorffii* был отмечен повторный нерест (Лысенко, Волвенко, 1987; Волвенко, 1995).

Цель работы — уточнить основные репродуктивные характеристики *P. middendorffii* из б. Житкова (зал. Петра Великого): сроки нереста, продолжительность инкубационного периода и количество кладок, продуцируемых за сезон размножения; выяснить, присутствует ли в развитии этого рака-отшельника эмбриональная диапауза, рассмотреть адаптации, возникающие у раков-отшельников разного генезиса, обитающих в симпатрии; на основе собственных и литературных данных дать сравнительный анализ репродуктивных характеристик раков-отшельников из разных местообитаний.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования послужил рак-отшельник *Pagurus middendorffii*. Сбор материала проводили с ноября 2022 г. по декабрь 2023 г. в б. Житкова (о-в Русский, зал. Петра Великого, Японское море), в биотопе, типичном для обитания этого вида (Кобякова, 1967; Волвенко, 1995), тотально на нескольких участках площадью 2–3 га, в диапазоне глубин 1–3 м (рис. 1). Отлов животных производили сотрудники водлазного отдела ННЦМБ ДВО РАН. Пробы брали 1–2 раза в месяц, в мае отбор проб проводили трижды, чтобы не пропустить предполагаемый повторный нерест. Всего отловлено и просмотрено 1303 экз. *P. middendorffii* (табл. 1).

Пол животных определяли по расположению гонопоров (на коксоподите 5-го переопода у самцов и третьего — у самок) и наличию четырех непарных плеоподов у самок и трех — у самцов (Tudge et al., 2012). Отмечали количество зараженных особей, на плеоне которых

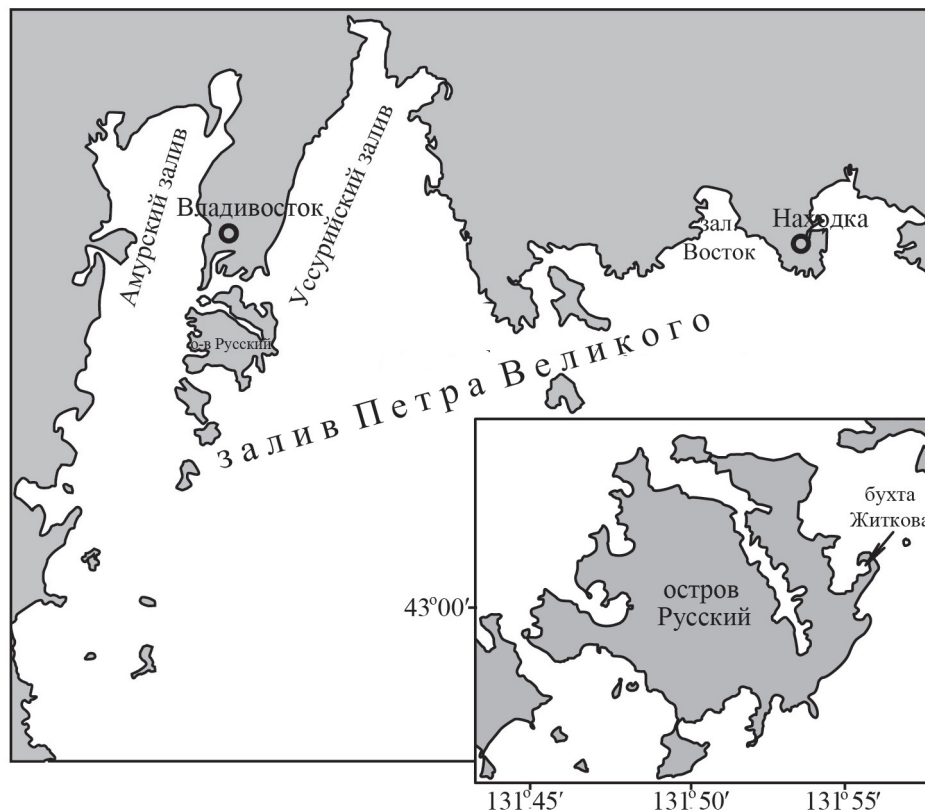


Рис. 1. Карта-схема района исследования.

присутствовали экстерны корнеголовых ракообразных или паразитические изоподы (табл. 1). Готовность гонады самок к нересту оценивали визуально.

Для определения сроков нереста и длительности инкубационного периода самок разделили на три категории: самки без яиц, яйценосные самки с яйцами на плеоподах и недавно завершившие вынашивание самки, у которых после выхода личинок в планктон на плеоподах еще сохранились яйцевые оболочки. Основываясь на литературных данных по эмбриологии раков-отшельников (Turra, Leite, 2007), яйценосных самок разделили на три группы в зависимости от степени развития эмбрионов в кладках. Группа 1 (начало развития) — в кладках эмбрионы от зиготы до завершения гаструляции, желток в яйце распределен равномерно. Группа 2 (продолжение развития) — в кладках эмбрионы от начала формирования зародышевого диска до появления глазного пигмента, на месте формирования зародышевого диска появляется зона свободная от желтка, которая по мере развития эмбриона увеличивается и к моменту появления неоформленного темного

глазного пигмента занимает 50–70% объема яйца. Группа 3 (завершение развития) — зона свободная от желтка у эмбрионов достигает 70–95%; глазной пигмент в форме полумесяца, к моменту выхода личинок становится округлым. Выделение этих групп основывалось на том, что поздняя гаструла — это критическая точка, в которой может возникнуть остановка эмбрионального развития (эмбриональная диапауза) (Wear, 1974; Moriyasu, Lanteigne, 1998; Webb et al., 2007; Mishima, Henmi, 2008), а начало формирования зародышевого диска свидетельствует о продолжении эмбриогенеза. Вторая точка — появление глазного пигмента — указывает на скорое завершение развития (Turra, Leite, 2007).

У всех животных с помощью стереомикроскопа МБС-10 с точностью до 0.1 мм измеряли длину передней обызвествленной части карапакса (далее по тексту *SL* или “размер”). Результаты измерений служили основой для построения гистограмм размерного состава исследованных животных и определения зависимости индивидуальной плодовитости (ИП) от размера самок. Для определения ИП

Таблица 1. Даты отбора проб, половая структура и количество зараженных особей рака-отшельника *Pagurus middendorffii*

Дата	Здоровые особи, экз.			Зараженные особи, экз.
	Самки		Самцы	
	без яиц	с яйцами		
22.11.2022	2	10	31	30 + 3***
06.12.2022	0	26	16	23
10.01.2023	1	9	19	12
16.02.2023	1	8	11	22
28.02.2023	0	12	13	18
23.03.2023	0	7	28	24
03.04.2023	0	12 + 1*	25	23
18.04.2023	0	9	28	27
03.05.2023	0	13	19	16
15.05.2023	0	6 + 2**	30	17
23.05.2023	5	3**	32	17
07.06.2023	12	0	30	11
27.06.2023	10	0	16	19
27.07.2023	8	0	27	30
07.08.2023	26	0	49	11 + 1***
06.09.2023	38	0	58	2***
27.09.2023	45	0	37	63 + 1***
10.10.2023	9	0	13	58 + 3***
19.10.2023	3	3	13	25 + 1***
02.11.2023	3	5	24	36 + 2***
Итого	163	121+1*+ 5**	519	482 + 13***

Примечание. *В кладке аномальные яйца; **самки с яйцевыми оболочками на плеоподах; ***особи с паразитической изоподой на плеоне.

отловленных октябре – ноябре самок (41 экз.) фиксировали 70% этанолом, с помощью ножиц удаляли с плеоподов все яйца и прямым подсчетом в камере Богорова определяли количество яиц в кладке. Для аппроксимации зависимости плодовитости (Е) от размера тела (SL) использовали степенное уравнение, которое дало наиболее удовлетворительное совпадение эмпирических и расчетных данных при сравнении ряда альтернативных моделей. Статистическую обработку данных проводили с помощью прикладных программ StatgraphicsPlus 2000 и Excel 2010.

Данные о динамике температуры поверхностных вод в б. Житкова предоставлены Центром

коллективного пользования филиала ННЦМБ ДВО РАН “Приморский океанариум”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

У значительной части особей *Pagurus middendorffii*, исследованных за период наблюдений, на плеоне обнаружены паразитические ракообразные. Корнеголовый рак *Peltogasterella gracilis* отмечен у 97.37% от общего числа зараженных раков-отшельников, остальные инфицированы паразитической изоподой *Athelges takanoshimensis*, единично встречавшейся в августе–ноябре (табл. 1). Раки-отшельники с экстернами *Rhizocerphala* на плеоне встречались

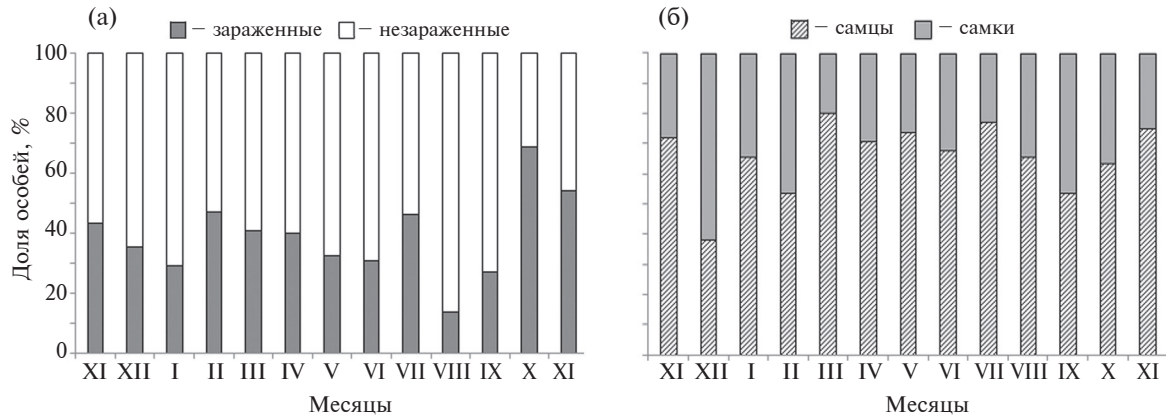


Рис. 2. Доля здоровых особей *Pagurus middendorffii* и зараженных паразитическими ракообразными (а), а также соотношение самцов и самок среди здоровых особей (б).

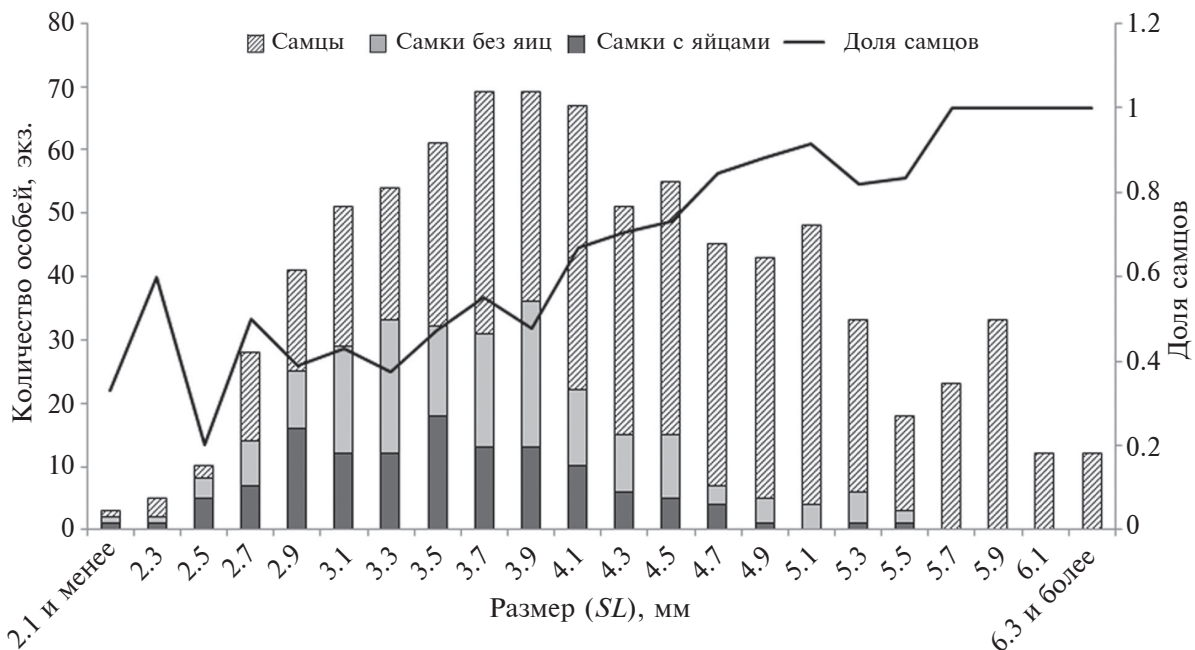


Рис. 3. Размерный состав здоровых самцов ($n = 519$) и самок ($n = 289$) *Pagurus middendorffii* и доля самцов в разных размерных группах.

на протяжении всего периода наблюдений, их доля от общего числа исследованных животных варьировала от 7% в январе до 68% в октябре (рис. 2а). Особи с экстернами паразита отсутствовали только в пробе за 6 сентября. Общая доля зараженных особей среди всех исследованных раков-отшельников составила 37.99%.

Среди здоровых особей соотношение самцов и самок изменялось в течение периода исследований от 0.6 в декабре 2022 г. до 4.0 в марте того же года и в среднем составило 2.2 (рис. 2б). Размеры самцов ($n = 519$ экз.) варьировали в диапазоне от 1.9 до 6.6 мм (в среднем 4.53 ± 0.95 мм),

самок ($n = 289$ экз.) — от 1.9 до 5.5 мм (в среднем 3.67 ± 0.68 мм) и яйценосных самок — от 1.9 до 5.3 мм (в среднем 3.56 ± 0.62 мм). Самки, как правило, были представлены особями размером от 2.3 до 5.3 мм (93%), самцы — от 2.7 до 6.3 мм (96.5%) (рис. 3).

Индивидуальная плодовитость самок с SL от 2.5 до 4.7 мм изменялась соответственно от 343 до 1767 экз. и в среднем составила 836 ± 400 экз. (рис. 4). Зависимость ИП самок от размера тела хорошо аппроксимируется степенным уравнением вида: $F = 19.9867 \cdot SL^{2.8461}$ (стандартная ошибка линейного коэффициента

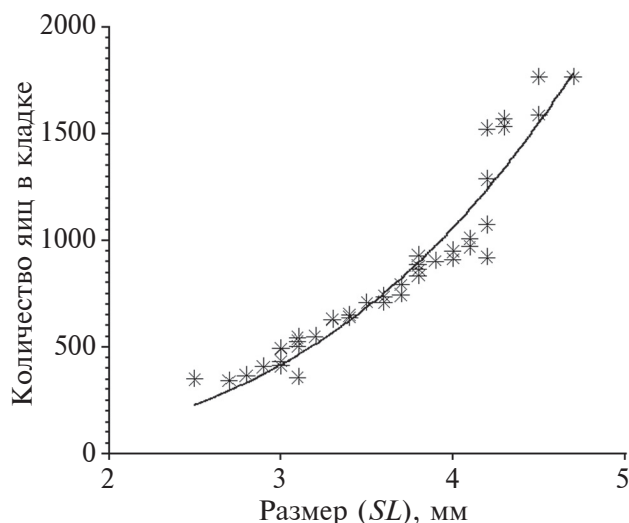


Рис. 4. Эмпирические точки и линия регрессии зависимости индивидуальной плодовитости *Pagurus middendorffii* от размера самок.

равна 1.4411, степенного — 0.1236; коэффициент детерминации 93.1%; объем выборки 41 экз.).

Яйценосные самки группы 1 появились во второй половине октября (табл. 1; рис. 5), яйца в кладках находились на начальных стадиях развития и были равномерно заполнены желтком. В ноябре доля яйценосных самок увеличивалась, в первых числах ноября встречались недавно отнерестившиеся самки группы 1 и самки группы 2, в яйцах которых появилось небольшое свободное от желтка пространство, свидетельствующее о начале формирования зародышевого диска. В конце ноября зародышевый диск у эмбрионов виден в кладках всех самок (группа 2). В январе–феврале большая часть яйца все еще заполнена желтком, но пространство, свободное от желтка увеличилось, к концу марта оно занимало около 50% объема яйца. У единичных самок без яиц (SL 2.5 и 2.8 мм), обнаруженных в январе и феврале (рис. 5а), гонады не видны через покровы плеона. На протяжении апреля количество желтка у эмбрионов в кладках продолжало уменьшаться. Во второй половине апреля отмечены самки группы 3, у вынашиваемых ими эмбрионов появился неоформленный темный глазной пигмент, желток занимал менее $\frac{1}{4}$ объема яйца. У одной из яйценосных самок (SL 4.9 мм) вся кладка была представлена абортными яйцами, утратившими темную окраску. В мае все яйценосные самки входили в группу 3. К началу мая глазной пигмент приобрел форму

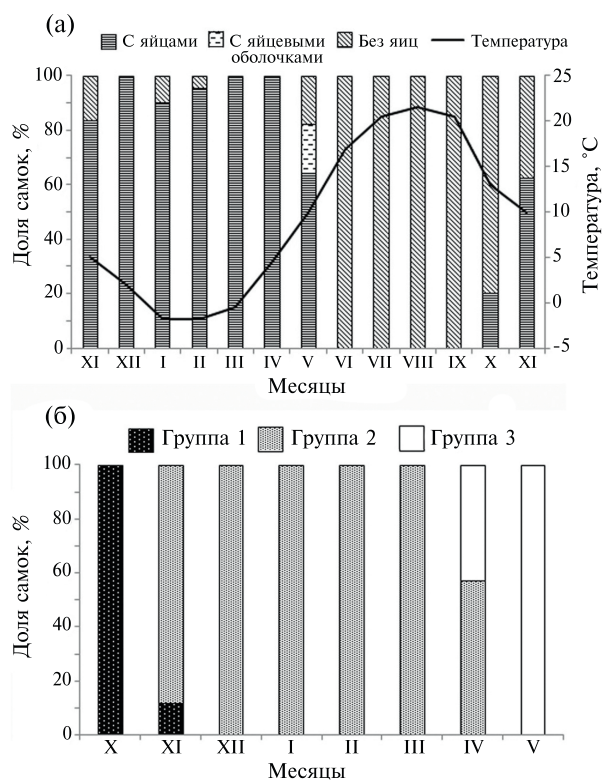


Рис. 5. Температура воды в б. Житкова (о-в Русский, Японское море) в течение периода наблюдений и соотношение разных категорий самок *Pagurus middendorffii* (а) и разных групп яйценосных самок (б).

полумесяца, у эмбрионов сформированы плеон и максиллипеды, на головогруды появились красные хроматофоры; незначительное количество желтка присутствовало в дорсальной части эмбриона. В середине мая эмбрионы полностью сформировались, глазной пигмент приобрел овальную форму. В это же время появились завершившие инкубацию самки с пустыми яйцевыми оболочками на плеоподах. В конце мая встречались только недавно выпустившие личинок самки с яйцевыми оболочками на плеоподах и самки без яиц. Наблюдение за состоянием гонад самок в мае не выявило особей, готовых к повторному нересту.

С июня и до середины октября встречались только самки без яиц. В конце июля — начале августа по мере роста ооцитов и накопления в них темного желтка гонада стала видна сквозь покровы плеона и в начале сентября занимала большую часть пространства внутри него.

ОБСУЖДЕНИЕ

*Зараженность паразитическими
ракообразными*

Известно, что зараженные корнеголовыми ракообразными декаподы подвергаются паразитической кастрации и не участвуют в размножении (Исаева, Шуколюк, 2007; Нøег, 1995). В зал. Петра Великого степень зараженности *P. middendorffii* в 1990-е годы была оценена в 4.62% (Волвенко, 1995), а в 2014–2015 гг. – 20.83% (Корниенко и др., 2018). Среди исследованных нами особей доля зараженных составила более 38%.

Согласно литературным данным, у самок декапод, зараженных корнеголовыми ракообразными, часто наблюдается значительное уменьшение размеров яичников и разрушение их стенки. Воздействие паразита может быть настолько сильным, что гонада самки-хозяйина разрушается полностью (Waiho et al., 2021). У самок без яиц, отмеченных нами в январе и феврале (рис. 5), гонады не обнаруживались, хотя размеры животных и их внешняя морфология соответствовали половозрелым особям. Очевидно, что несмотря на отсутствие экстерн корнеголовых ракообразных, эти раки-отшельники уже подверглись паразитической кастрации. Вероятной причиной утраты экстерн могло стать резкое изменение внешних условий. Известно, что понижение солености, в том числе и в результате сезонных дождей, приводит к уменьшению распространенности *Rhizosephala* на декаподах (Reisser, Forward, 1991; Tolley et al., 2006). В нашем исследовании после обильных осадков в летние месяцы, приведших к значительному опреснению мест обитания раков-отшельников, доля особей *P. middendorffii* с экстернами корнеголовых ракообразных снизилась вплоть до полного отсутствия их в пробе за 6 сентября (накануне, 30 августа, в регионе за 1 сут выпала трехмесячная норма осадков). Однако в пробе от 27 сентября более чем у 40% особей *P. middendorffii* на плеоне появились небольшие молодые экстерны. Следовательно, отсутствие экстерн на поверхности тела еще не гарантирует отсутствия паразита внутри организма хозяина, и степень зараженности *P. middendorffii* может быть выше, чем указано в этой работе.

Размерные и репродуктивные характеристики. Ранее показано, что размер *SL* *P. middendorffii*

из б. Витязь (зал. Посыета, Японское море) составил от 1.5 мм (осевшая молодь) до 10.1 (самцы) и 8.2 мм (самки) (Лысенко, Волвенко, 1987). В нашем исследовании максимальные значения для обоих полов заметно ниже. Однако средние значения этого показателя выше, чем у *P. middendorffii* из зал. Хакодате (о-в Хоккайдо), у которых *SL* в разных частях залива варьировал у самцов от 2.10 ± 0.34 до 3.6 ± 1.53 мм, а у самок – от 1.85 ± 0.22 до 2.88 ± 0.59 мм (Wada, 1999). Считается, что самцы раков-отшельников достигают больших, чем самки, размеров благодаря более высоким темпам роста (Fotheringham, 1976) и действию полового отбора (Asakura, 1995; Contreras-Garduño, Córdoba-Aguilar, 2006). Результаты наших исследований подтверждают эту тенденцию: самки *P. middendorffii* преобладали среди особей с *SL* от 2.5 до 3.9 мм, самцов было больше среди крупных особей, раки-отшельники размером 5.7–6.6 мм были представлены только самцами (рис. 3). Ранее показано, что в соотношении полов *P. middendorffii* как в зал. Петра Великого (Волвенко, 1995), так и в зал. Хакодате (Wada et al., 1995) незначительно преобладали самки. В нашем исследовании во все месяцы, за исключением декабря, отмечено преобладание самцов. Снижение доли самок может быть одной из причин снижения численности *P. middendorffii* в зал. Петра Великого.

По результатам исследования, нерест *P. middendorffii* длится около месяца с середины октября (температура воды 14–15°C) до середины ноября, (температура воды 7–8°C). В отличие от обитающего в симпатрии с изучаемым раком-отшельником *P. proximus*, зимний нерест которого продолжается около 5 мес., с конца ноября до конца апреля (Kornienko et al., 2019), нерест *P. middendorffii* можно характеризовать как синхронный.

Определенные нами значения ИП самок совпадают с данными по плодовитости *P. middendorffii* из зал. Петра Великого, полученными в конце прошлого столетия (Волвенко, 1995). Плодовитость других видов прибрежных раков-отшельников умеренных вод соответствующего размера, например, *P. proximus* (см. Kornienko et al., 2019) или *P. nigrofascia* Komai, 1996 (Mishima, Henmi, 2008), также сопоставима с данными, полученными для *P. middendorffii*.

Известно, что длительность инкубационного периода во многом зависит от температуры окружающей среды. Если у тропических прибрежных видов *P. brevidactylus* (Stimpson, 1859) и *P. criniticornis* (Dana, 1852) при 25°C эмбриональное развитие длится всего около 9 сут (Turra, Leite, 2007), то у видов, обитающих в умеренных широтах, оно более продолжительное. Например, в зал. Хакодате (о-в Хоккайдо, Япония) при 21.5°C инкубационный период у *P. filholi* (De Man, 1887) продолжался 16 сут (Goshima et al., 1998), а у *P. lanuginosus* De Naan, 1849 в осенний нерестовый период, когда средняя температура воды снижалась от 19 до 12°C (по данным <https://seatemperature.info/hakodate-water-temperature.html>) — около 1.5 мес. (Wada et al., 2000). В этом же заливе яйценосные самки *P. middendorffii* встречались с ноября по март, с наибольшей частотой в декабре—феврале, инкубационный период у них длился около 4 мес. (Wada et al., 1995). По данным того же интернет-источника, среднемесячная температура воды в заливе в этот период снижалась от 12°C в ноябре до 8.4°C в марте, а в феврале могла опуститься до 4°C.

Продолжительность инкубационного периода *P. middendorffii* в зал. Петра Великого составила около 6.5 мес. Развитие от зиготы до завершения гастрюляции проходило при температуре 14–10°C и заняло около двух недель. Следующий этап развития, от начала формирования зародышевого диска до появления неоформленного глазного пигмента, длился около 5 мес. при постепенном снижении температуры от 10–11°C в начале ноября до 0°C и отрицательных значений в январе—марте и завершался при температуре около 5°C во второй половине апреля. Финальный этап занял около 1 мес., температура воды к этому времени повысилась до 10–12°C. Пауза в развитии эмбрионов не обнаружена, длительный инкубационный период *P. middendorffii* обусловлен медленными темпами эмбриогенеза. В начале и в конце инкубационного периода *P. middendorffii* температурные условия в зал. Петра Великого и в зал. Хакодате сопоставимы, но этап от начала формирования зародышевого диска до появления глазного пигмента у эмбрионов в зал. Петра Великого проходит при более низкой температуре, чем в зал. Хакодате, что заметно удлиняет весь процесс эмбрионального развития.

Согласно данным Волвенко (1995), *P. middendorffii* в зал. Петра Великого нерестится дважды, в октябре и в мае. По нашим наблюдениям, развитие яиц, отложенных в октябре, завершилось только к концу мая. В это время встречались посленерестовые самки с яйцевыми оболочками на плеоподах и самки без яиц, гонады которых не содержали зрелых ооцитов, готовых к вымету. Ни в мае, ни в июне самки с недавно отложенными яйцами не отмечены, что согласуется с данными о единственном нересте этого рака-отшельника у берегов Японии (Wada et al., 1995) и со сведениями о пелагическом периоде жизни *P. middendorffii*, согласно которым личинки *P. middendorffii* в планктоне зал. Петра Великого появляются в начале мая и присутствуют на протяжении мая—июня (Корниенко, Корн, 2016). Возможно, отсутствие повторно нерестящихся особей *P. middendorffii* связано с высокой степенью зараженности паразитическими ракообразными, которая исключает из процесса размножения значительную часть раков-отшельников этого вида, а также со снижением доли самок относительно самцов.

Для широко распространенного бореального вида *P. middendorffii* нет сведений о его размножении в Охотском и Беринговом морях. На западном побережье Тихого океана зал. Петра Великого — самый северный район, в котором изучали репродуктивные характеристики прибрежных раков-отшельников. Заливы Петра Великого и Хакодате находятся у южной границы ареала *P. middendorffii* (Komai et al., 2015). Сравнение репродуктивных характеристик раков-отшельников из этих местообитаний показало, что различия между ними невелики: в первом случае нерест *P. middendorffii* начинается позже, инкубационный период, благодаря более высокой температуре воды в зимнее время, менее продолжительный, и личинки выходят в планктон в апреле, а не в мае.

В симпатрии с *P. middendorffii* встречаются также теплолюбивые виды *P. minutus* и *P. proximus*. В зал. Петра Великого это самые массовые среди прибрежных видов, например, в зал. Восток в разные сезоны доля первого составила от 32.4 до 71.5%, второго — от 14.8 до 45.4% от общей численности прибрежных раков-отшельников (Селин и др., 2016). Их успешное распространение в холодных российских водах

стало возможным, в том числе, и благодаря появлению связанных с размножением адаптаций. В зал. Хакодате нерест *P. proximus* несинхронный, начинается в январе—феврале при температуре воды около 10°C и заканчивается в июне—июле, когда температура воды достигает 21°C. За это время каждая самка вынашивает несколько кладок (Wada, Mima, 2003). Эмбриональная диапауза не отмечена. В зал. Петра Великого сезон размножения этого рака-отшельника более длительный и четко делится на зимний и летний периоды. Начавшийся в декабре при температуре около 5°C зимний несинхронный нерест длится до конца апреля, к этому времени 100% самок в популяции несут на плеоподах яйца. В развитии эмбрионов зимней генерации возникает эмбриональная диапауза, которая значительно удлиняет инкубационный период. Развитие эмбрионов возобновляется в мае, когда температура повышается до 10°C, в июне личинки синхронно выходят в планктон. Летняя генерация яиц развивается без диапаузы, инкубационный период длится меньше 1 мес., и личинки выходят в планктон несинхронно (Kornienko et al., 2019).

Другой теплолюбивый рак-отшельник, *P. minutus*, у берегов японского о-ва Хонсю нерестится с конца октября по апрель (Nakano et al., 2016; Yasuda et al., 2017), т. е. в наиболее холодное время года. В зал. Петра Великого его нерест приурочен к теплomu летнему времени (июнь—август) (Korn et al., 2018). Значения температуры воды в период нереста в обеих популяциях близки, но в прибрежье о-ва Хонсю продолжительность нерестового периода больше, и самки вынашивают несколько кладок за сезон размножения. Сезон размножения в зал. Петра Великого ограничен тремя месяцами, в течение которых самки вынашивают две кладки. В условиях теплой осени в сентябре—октябре они могут отложить еще одну кладку, хотя маловероятно, что эмбрионы этой генерации завершат развитие.

Согласно полученным данным, в б. Житкова (зал. Петра Великого, Японское море) *P. middendorffii* нерестится в конце октября — ноябре, нерест синхронный, инкубационный период длится около 6.5 мес., эмбриональная диапауза в развитии отсутствует, личинки выходят в планктон в конце мая, повторный нерест

не обнаружен. Возможной причиной отсутствия повторного нереста могут быть высокая степень зараженности *P. middendorffii* паразитическими *Rhizosephala* и снижение доли самок.

На основе сравнительного анализа репродуктивных характеристик раков-отшельников умеренных широт показано, что обладая разной степенью теплоустойчивости, которая во многом определяется происхождением вида, пагуриды на видовом уровне демонстрируют пластичность репродуктивных характеристик. Их сезон размножения может быть приурочен как к теплomu, так и к холодному времени года. В разных местообитаниях одного вида изменение температурного режима отражается на сроках наступления нереста и длительности инкубационного периода, которая у одних видов значительно увеличивается из-за медленного развития эмбрионов при низких температурах, у других — благодаря появлению эмбриональной диапаузы, в результате чего самки производят меньше кладок за сезон размножения. Пелагические стадии — это наиболее уязвимый период жизни раков-отшельников, поэтому изменения репродуктивных характеристик, в первую очередь, направлены на обеспечение выхода личинок в планктон в наиболее благоприятное для их существования и развития время.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность сотрудникам водолазного отдела ННЦМБ ДВО РАН, в течение года проводившим отлов животных, старшему научному сотруднику лаборатории морфологии и систематики ННЦМБ ДВО РАН Н.И. Селину за конструктивные замечания по тексту статьи, а также переводчикам и анонимным рецензентам за внимательное прочтение рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН в рамках государственного задания (тема № 1021062912502-3 “Биоразнообразие Мирового океана: таксономия, штрих-кодирование, филогенетика, репродуктивная и эволюционная биология, биогеография”). Никаких дополнительных грантов на проведение или

руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Эксперименты с животными проводились в соответствии с Руководством Национального института здравоохранения по уходу и использованию лабораторных животных (<http://oacu.od.nih.gov/regs/index.htm>). Проведение экспериментов одобрено Комиссией по биоэтике Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН (Протокол 3/22 от 24 августа 2022 года).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у нее нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Волвенко И.В. Механизмы регуляции динамики численности и продукционная биология раков-отшельников. Владивосток: Дальнаука, 1995. 248 с.
- Исаева В.В., Шукалюк А.И. Колониальные корнеголовые ракообразные Crustacea Rhizocephala. М.: Наука, 2007. 132 с.
- Кобякова З.И. Десятиногие раки (Crustacea, Decapoda) залива Посыет (Японское море) // Биоценозы залива Посыет Японского моря. Л.: Наука, 1967. С. 230–247.
- Корниенко Е.С. Репродуктивная стратегия раков-отшельников умеренных широт // Биол. моря. 2020. Т. 46. № 5. С. 304–314. <https://doi.org/10.31857/S0134347520050058>
- Корниенко Е.С. Оседание личинок и репродуктивная фенология симпатрических видов раков-отшельников умеренных широт // Биол. моря. 2021. Т. 47. № 4. С. 219–227. <https://doi.org/10.31857/S0134347521040082>
- Корниенко Е.С., Корн О.М. Ключ к определению зоо массовых видов раков-отшельников (Decapoda: Paguroidea) залива Восток (Японское море) // Биол. моря. 2016. Т. 42. № 5. С. 419–426.
- Корниенко Е.С., Корн О.М., Селин Н.И. Паразитофауна массовых видов прибрежных раков-отшельников залива Восток (Японское море) // Биол. моря. 2018. Т. 44. № 2. С. 80–85.
- 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. <https://doi.org/10.1134/S0134347519030082>
- Лысенко В.Н., Волвенко И.В. Рост и размножение рака-отшельника *Pagurus middendorffi* в заливе Посыета Японского моря // Биол. моря. 1987. № 2. С. 58–59.
- Марин И.Н. Малый атлас десятиногих ракообразных России. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2013. 145 с.
- Марин И.Н., Корн О.М., Корниенко Е.С. Раки-отшельники *Pagurus parvispina* Komai, 1997 и *Discorsopagurus maccloughlinae* Komai, 1995 (Decapoda: Paguridae) — новые виды для фауны российских вод Японского моря // Биол. моря. 2012. Т. 38. № 3. С. 257–259.
- Марин И.Н., Корниенко Е.С. Десятиногие ракообразные (Decapoda) залива Восток Японского моря // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. 2014. № 2. С. 49–71.
- Погребов В.Б., Кашенко В.П. Донные сообщества твердых грунтов залива Восток Японского моря // Биологические исследования залива Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 63–82.
- 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.
- Abucay L.R., Sorongon-Yap P., Kesner-Reyes K. et al. Scientific knowledge gaps on the biology of non-fish marine species across European Seas // Front. Mar. Sci. 2023. V. 10. Art. ID 1198137. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1198137>
- Asakura A. Sexual differences in life history and resource utilization by the hermit crab // Ecology. 1995. V. 76. № 7. P. 2295–2313. <https://doi.org/10.2307/1941703>
- Contreras-Garduño J., Córdoba-Aguilar A. Sexual selection in hermit crabs: a review and outlines of future research // J. Zool. 2006. V. 270. № 4. P. 595–605. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00182.x>
- Fotheringham N. Population consequences of shell utilization by hermit crabs // Ecology. 1976. V. 57. P. 570–578.
- Goshima S.K., 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.
- Høeg J.T. The biology and life cycle of the Rhizocephala (Cirripedia) // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1995. V. 75. P. 517–550.

- Jung J. Systematic study of the superfamily Paguroidea (Crustacea: Decapoda: Anomura) from Korea. Ph. D./ Sc. D. These. Dept. Biol. Sciences. College of Natural Sciences. Seoul. 2017.
URL: <http://s-space.snu.ac.kr/handle/10371/137154?mode=full> (дата обращения: 20.02.2018)
- 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. № 2. P. 224–238.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3918.2.4>
- 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.
<https://doi.org/10.1080/17451000.2018.1503685>
- 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.
<https://doi.org/10.1017/S0025315417001679>
- Marin I.N. The records of *Pagurus trigenocheirus* (Stimpson, 1858) (Crustacea: Decapoda: Paguridae) from the continental coasts of the Peter the Great Bay of the Sea of Japan with the list of hermit crab species from the area // *Zootaxa*. 2020. V. 4869. № 2. Art. ID 2.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4869.2.7>
- Mishima S., Henmi Y. Reproduction and embryonic diapause in the hermit crab *Pagurus nigrofascia* // *Crust. Res.* 2008. № 37. P. 26–34.
https://doi.org/10.18353/crustacea.37.0_26
- Moriyasu M., Lantaigne 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.
<https://doi.org/10.1139/z98-147>
- 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 (на яп. яз.).
<https://doi.org/10.5179/benthos.71.32>
- Reiss H., Knäuper S., Kröncke I. Invertebrate associations with gastropod shells inhabited by *Pagurus bernhardus* (Paguridae) – secondary hard substrate increasing biodiversity in North Sea soft-bottom communities // *Sarsia*. 2003. V. 88. P. 404–415.
<https://doi.org/10.1080/00364820310003235>
- Reisser C.E., Forward R.B.Jr. Effect of salinity on osmoregulation and survival of a rhizocephalan parasite, *Loxothylacus panopaei*, and its crab host, *Rhithropanopeus harrisfi* // *Estuaries*. 1991. V. 14. № 1. P. 102–106.
- Tolley S.G., Winstead J.T., Haynes L., Volety A.K. Influence of salinity on prevalence of the parasite *Loxothylacus panopaei* in the xanthid *Panopeus obesus* in SW Florida // *Dis. Aquat. Org.* 2006. V. 70. P. 243–250.
<https://doi.org/10.3354/dao070243>
- Tudge C.C., Asakura A., Ah Yong S.T. Infraorder Anomura MacLeay, 1838 // *The Crustacea*. Leiden; Boston: Brill. 2012. V. 9. Pt. B. P. 221–335.
- 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.
<https://doi.org/10.1590/S0101-81752007000300020>
- Wada S. Environmental factors affecting sexual size dimorphism in the hermit crab *Pagurus middendorffii* // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 1999. V. 79. P. 953–954.
<https://doi.org/10.1017/S0025315499001150>
- Wada S., Goshima S., Nakao S. Reproductive biology of the hermit crab *Pagurus middendorffii* Brandt (Decapoda: Anomura: Paguridae) // *Crustacean Res.* 1995. V. 24. P. 23–32.
https://doi.org/10.18353/crustacea.24.0_23
- 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. V. 25. P. 158–164.
- 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. № 3. 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.
https://doi.org/10.18353/crustacea.32.0_73
- Waiho K., Glenner H., Mirolubov A. et al. Rhizocephalans and their potential impact on crustacean aquaculture // *Aquaculture*. 2021. V. 531. Art. ID 735876.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735876>
- 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.
<https://doi.org/10.2307/25066619>
- 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.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2004.02.020>
- Yasuda C.I., Otda 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.
<https://doi.org/10.1007/s11284-017-1438-3>

Reproductive Characteristics of the Hermit Crab *Pagurus middendorffii* Brandt, 1851 (Decapoda: Paguridae) from Peter the Great Bay, Sea of Japan

E. S. Kornienko^a

^a*Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041 Russia*

Some aspects of the reproductive biology of the widespread boreal hermit crab *Pagurus middendorffii* Brandt, 1851 were studied. Samples were collected monthly from November 2022 to November 2023 at a depth of 1–3 m in Zhitkov Bay (Russky Island, Peter the Great Bay, Sea of Japan). About 38% of the specimens were infected with parasitic crustaceans. Among healthy hermit crabs, the size of the calcified part of the carapace (*SL*) ranged from 1.9 to 6.6 mm (average 4.53 ± 0.95) for males, from 1.9 to 5.5 mm (average 3.67 ± 0.68) for females, and from 1.9 to 5.3 mm (average 3.56 ± 0.62 mm) for ovigerous females. The male to female ratio during the study period varied from 0.6 to 4.0 with an average of 2.2. Spawning commenced in late October and ceased in late November, the incubation period lasted 6.5 months, and the embryonic diapause was absent. Repeated spawning was not observed. A comparative analysis of the reproductive characteristics of hermit crabs from different areas showed that changes in the temperature regime influence the timing of spawning and the duration of the incubation period, which significantly increases due to the slow embryo development at low temperatures in some species and due to the embryonic diapause in others.

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