

УДК 595.384.12(265.5)

**МОРФОЛОГИЯ ЛИЧИНОК КРЕВЕТКИ
?SPIRONTOCARIS ARCUATA RATHBUN, 1902 (DECAPODA, THORIDAE)
ИЗ ПРИКАМЧАТСКИХ ВОД**

© 2026 г. Н. А. Седова^{1,2}, С. С. Григорьев²

¹Камчатский государственный технический университет,
Петропавловск-Камчатский, Российская Федерация

²Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН,
Петропавловск-Камчатский, Российская Федерация
E-mail: sedova67@bk.ru

Поступила в редакцию 02.09.2025; после доработки 10.11.2025;
принята к публикации 06.08.2026.

В статье дано описание двух форм личинок рода *Spirontocaris* (семейство Thoridae), предположительно отнесённых к виду *S. arcuata*, I–VI стадий из планктонных проб, которые собраны в восточной части Охотского моря и в прикамчатских водах северо-западной части Тихого океана. Выявлены основные различия морфологических признаков между личинками разных стадий. Обнаружена значительная индивидуальная изменчивость размеров, длины рострума, степени развития антенн, количества антеровентральных шипиков и формы тельсона. Наименее изменчивыми и, следовательно, наиболее надёжными признаками для определения вида являются морфология антеннул, плеоподов и переоподов, вооружение максиллул на всех стадиях, а также вооружение максилл у личинок на ранних стадиях развития. Показана асимметрия строения антенн, карапакса, максиллул, максилл, переоподов и максиллипедов. Морфологические формы различаются размерами, длиной плеональных шипов, формой тельсона, а также степенью развития антеннул и плеоподов.

Ключевые слова: *Spirontocaris*, личинки, стадия, форма, изменчивость, северо-западная часть Тихого океана, Охотское море

Разделение в планктонных пробах личинок семейства Thoridae, в частности рода *Spirontocaris* Bate, 1888, — достаточно сложная задача, поскольку не у всех видов описаны планктонные стадии. Представители этого рода могут развиваться, проходя через 4–7 стадий зоэа. Для прикамчатских вод известно 10 видов рода *Spirontocaris*: *Spirontocaris arcuata* Rathbun, 1902; *S. brashnikowi* Kobjakova, 1936; *S. brevidigitata* Kobjakova, 1935; *S. intermedia* Makarov, Kobjakova, 1936; *S. lamellicornis* (Dana, 1852); *S. murdochi* Rathbun, 1902; *S. ochotensis* (Brandt, 1851); *S. phippisii* (Krøyer, 1841); *S. prionota* (Stimpson, 1864) и *S. spinus* (Sowerby, 1805) [Седова, 2019a; Слизкин, 2006].

Среди исследователей распространено мнение, что описание личиночного развития по образцам из планктонных проб — самый ненадёжный и устаревший способ. Особую трудность представляет идентификация личинок декапод, относящихся к одному роду, так как у близкородственных видов различия в морфологии личинок минимальны или не выявлены. Наиболее надёжным методом описания личиночного развития десятиногих ракообразных считается выращивание в лабораторных условиях личинок, полученных от самки определённого вида.

В этом случае, казалось бы, не должно быть сомнения в их видовой принадлежности. Однако практика показывает, что личинки креветок, выращенные в лабораторных условиях, отличаются от личинок того же вида из естественной среды по количеству стадий развития и по некоторым морфологическим признакам из-за невозможности точно воспроизвести естественные условия [Haynes, 1981], поэтому такой метод идентификации личинок креветок также нельзя считать абсолютно надёжным.

В настоящее время широко используют молекулярно-генетический метод, позволяющий определить видовую принадлежность личинок креветок [Khamnamtong et al., 2005; Pascoal et al., 2011]. При этом молекулярные методы диагностики неприменимы в том случае, когда личинок выбирают из проб, фиксированных формалином. Кроме того, трудно поймать жизнеспособных яйценосных самок в глубоководных и отдалённых морских районах. Таким образом, классический морфологический метод идентификации многих морских видов креветок остаётся единственно возможным, но требующим от применяющих его исследователей высокой квалификации и большого опыта.

Следует отметить также, что морфологические исследования дают возможность выявления внутривидовых группировок и межпопуляционных различий. В систематике каридных креветок накопилось много нерешённых проблем. Взрослые формы креветок, особенно редких видов, не всегда доступны для изучения, в то время как их личинки в конце весны и в течение лета могут быть широко распространены в планктоне. Планктонные пробы, содержащие значительное количество личинок десятиногих раков, собирают регулярно по программам рыбохозяйственных исследований.

В планктонных пробах, взятых в водах Камчатки, отмечено большое количество личинок на разных стадиях развития, и их принадлежность к роду *Spirontocaris* сомнений не вызвала. Около 1/3 из них были отнесены нами предположительно к *S. arcuata*. Эти личинки в планктоне встречаются регулярно в небольшом количестве (как правило, не более 10 экз. на одной станции) в течение всего вегетационного периода. Для *S. arcuata* достоверно описаны только личинки I стадии из Берингова моря [Haynes, 1981]. Идентификация остальных личиночных стадий этого вида стала возможной, поскольку личинки I и II стадий наиболее близких видов к настоящему времени описаны хотя бы из планктона [Иванов, 1971; Макаров, 1966; Седова, 2019a, b, 2022, 2023; Clark et al., 1998; Haynes, 1981, 1984; Sedova, Grigoriev, 2022; Squires, 1993].

S. arcuata — мелкие креветки, широко распространённые в северной части Тихого океана, а также в Чукотском море. Встречаются на глубинах от 5 до 300 м, предпочитают илистые грунты [Марин, 2013; Соколов, 2003; Sokolov, 2001]. В северной и восточной частях Охотского моря встречаются также на плотном грунте [Кобякова, 1937]. Они не образуют больших скоплений и не представляют интереса для промысла, хотя отдельные половозрелые особи могут достигать длины 50 мм. Питаются преимущественно различными червями, моллюсками, ракообразными и гидроидными полипами. Молодь *S. arcuata* питаются многие донные беспозвоночные и рыбы, обитающие в районе континентального склона. Этот вид часто указывают в качестве компонента пищи многих рыб [Пушина и др., 2016; Чучукало, 2006]. Его биология изучена недостаточно [Бандурин, Карпинский, 2015; Кобякова, 1937; Слизкин, 2006; Соколов, 2003].

Цель данного исследования — описание морфологии личинок креветок вида ?*Spirontocaris arcuata*, обитающих в водах Камчатки и в прилегающих к ней водах, выявление надёжных признаков для их идентификации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужил планктон, собранный сотрудниками Камчатского отделения ВНИРО в прикамчатских водах Охотского моря в июне и июле 2015 и 2016 гг., а также в Тихом океане у юго-восточного побережья Камчатки в апреле — июне 2016 г.

и в апреле — мае 2017 г. (рис. 1, табл. 1). Ихтиопланктонные конические сети с входным диаметром 80 см и размером ячеей 0,56 мм использовали в Тихом океане на глубинах от 9 до 3000 м. Также сети использовали в охотоморских рейсах над глубинами от 9 до 560 м. Выполняли вертикальный тотальный лов от дна до поверхности на небольших глубинах или от 500 м до поверхности на больших глубинах. Минимальная глубина лова составляла 9 м. В Охотском море съёмку проводили с юга на север, у юго-восточного побережья полуострова Камчатка — с севера на юг.

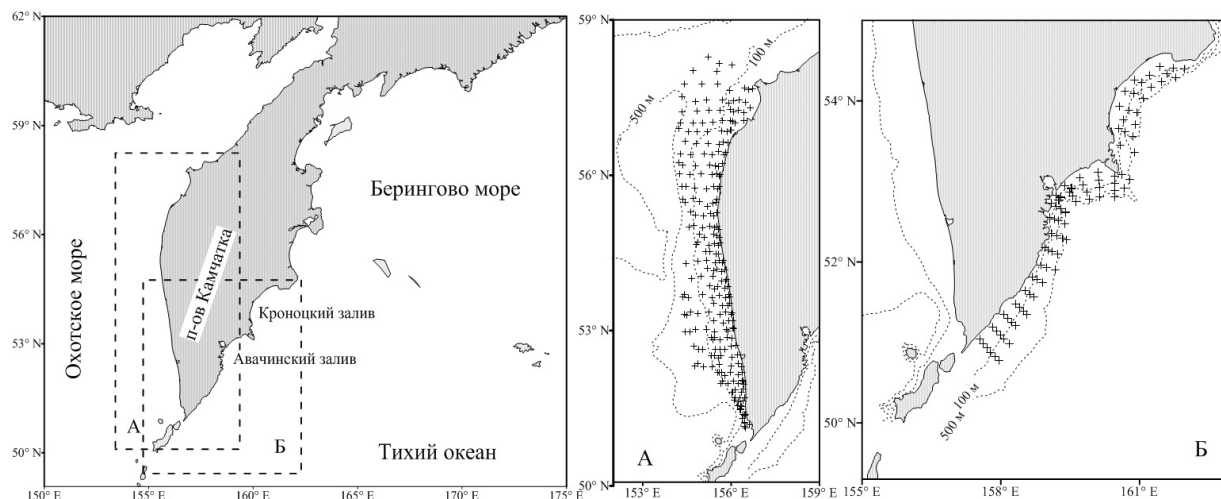


Рис. 1. Схема района съёмок: А — расположение станций в районе шельфа Западной Камчатки; Б — расположение станций в районе Юго-Восточной Камчатки

Fig. 1. Scheme of the survey area: А, stations in the area of the Western Kamchatka shelf; Б, stations in the area of the Southeastern Kamchatka

В каждой пробе определяли таксономический состав личинок и стадии их развития. Подробно изучали строение карапакса, абдомена, тельсона и отдельных придатков. Часть длинных щетинок изображали обрезанными. Особенности строения при необходимости указывали в описании. Вооружение щетинок в большинстве случаев на рисунке не изображали, чтобы не загромождать его. Общую длину личинки измеряли от конца рострума до заднего края тельсона при помощи окуляр-микрометра с точностью до 0,1 мм, длину карапакса — от основания рострума до заднего края карапакса, длину рострума — от заглазничных шипов до конца рострума. Относительную длину шипа скафоцерида выражали отношением SP/s , где SP — общая длина шипа скафоцерида; s — расстояние от переднего края пластины до конца шипа (рис. 2).

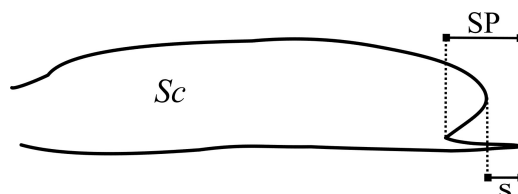


Рис. 2. Схема измерения шипа скафоцерида у личинок (обозначения см. в тексте)

Fig. 2. Scheme of the spine of scale in larvae (see designations in the text)

При описании общей морфологии отдельных стадий использовали адаптированную для креветок схему, предложенную Р. Clark с соавторами [1998]. Для описания типа и вооружения щетинок применяли классификацию А. Garm [2004]: plumose setae — перистые щетинки, rapposerrate setae — колючие щетинки, serrate setae — зубчатые щетинки, simple setae — простые щетинки, cuspidate setae — остроконечные щетинки.

Таблица 1. Характеристика материала, использованного для изучения морфологии личинок ?*Spirontocaris arcuata* из планктона прикамчатских вод**Table 1.** Characteristics of the material used to study the morphology of ?*Spirontocaris arcuata* larvae from the plankton of waters adjacent to Kamchatka

Стадия развития	Морфологическая форма	Количество личинок	Дата поимки	Глубина места, м	Координаты	Район лова
I	2	1	07.06.2016	125	56°00' с. ш., 154°35' в. д.	Западная Камчатка (восточная часть Охотского моря)
II	1	2	13.06.2015	62	52°28' с. ш., 155°33' в. д.	Западная Камчатка
		1	20.04.2017	117	52°30' с. ш., 158°45' в. д.	Юго-Восточная Камчатка
	2	15	05.04.2017–16.05.2017	49–546	52°54' с. ш., 159°01' в. д., 54°25' с. ш., 160°57' в. д.	Юго-Восточная Камчатка
III	1	16	11.06.2015–28.06.2015	13–305	56°23' с. ш., 155°45' в. д.	Западная Камчатка
		11	12.05.2016, 02.05.2017	50–137	54°10' с. ш., 160°45' в. д., 54°25' с. ш., 160°57' в. д.	Юго-Восточная Камчатка
	2	4	21.05.2016, 19.04.2017–02.05.2017	51–787	52°31' с. ш., 158°39' в. д., 53°06' с. ш., 159°36' в. д., 54°25' с. ш., 160°57' в. д.	Юго-Восточная Камчатка
		11	17.06.2015–27.06.2015, 23.06.2016	45–258	53°18' с. ш., 154°30' в. д., 56°60' с. ш., 154°86' в. д.	Западная Камчатка
IV	1	6	20.06.2015–28.06.2015, 12.06.2016–28.06.2016	31–60	56°23' с. ш., 155°45' в. д., 53°02' с. ш., 155°42' в. д.	Западная Камчатка
	2	16	28.06.2015–07.07.2015, 28.06.2016	55–106	56°23' с. ш., 155°45' в. д., 57°39' с. ш., 156°36' в. д., 57°78' с. ш., 155°57' в. д.	Западная Камчатка
V	1	5	28.06.2015–05.07.2015, 07.07.2016	20–70	56°23' с. ш., 155°45' в. д., 56°52' с. ш., 155°58' в. д., 57°39' с. ш., 156°36' в. д.	Западная Камчатка
	2	4	26.06.2016	40	55°76' с. ш., 154°74' в. д.	Западная Камчатка
VI	1	1	28.06.2016	32	52°28' с. ш., 155°33' в. д.	Западная Камчатка
	2	3	27.06.2016	30	52°08' с. ш., 155°46' в. д.	Западная Камчатка

У большинства видов рода *Spirontocaris* количество щетинок и шипов на правой и левой конечностях в норме различается [Седова, 2020]. Количество шипиков на левой и правой стороне карапакса также может быть различным. Для удобства изложения в таблицах в этом случае количество соответствующих структур указано двумя цифрами, одна из которых заключена в скобки. Например, количество щетинок на скафогнатите равно 5 (6), то есть на одной максилле в норме пять щетинок, а на другой — шесть.

В имеющемся материале присутствовали личинки, отнесённые к одному виду, но различавшиеся строением отдельных структур и чётко делившиеся на две группы. Различия оказались не настолько значительными, чтобы отнести эти группы к двум разным видам. Поскольку для *S. arcuata* подвиды не описаны, мы условно назвали этих личинок «форма 1» и «форма 2». Две серии личинок составлены на основании общности морфологии и размеров. Признаками, по которым личинок I стадии можно предположительно отнести к *S. arcuata*, являются: соответствующие размеры (общая длина 4,4 мм); очень короткий рострум (короче глаз); глаза сидячие; 2–3 шипика на антеровентральном крае карапакса; отсутствие супраорбитальных шипов; несегментированное основание антеннулы; короткие шипы на четвёртом и пятом абдоминальных сегментах; 3–4 отделённых сегмента на конце скафоцерита; анальный шип на I стадии; неглубокая выемка на терминальном крае тельсона; 7 пар терминальных щетинок на тельсоне на I стадии; 10–11 шипов на базальном эндите и 7 щетинок на коксальном эндите максиллулы на I стадии; 5 перистых щетинок на скафогнатите на I стадии; переоподы в виде зачатков всех 5 пар на I стадии; экзоподиты на первых двух парах переоподов; отсутствие плеоподов на I стадии.

От зоэа *S. ochotensis* [Седова, 2022; Haynes, 1981] описанные в этой работе личинки отличаются наличием короткого рострума, большими размерами, а также меньшим количеством шипов на базальном эндите максиллулы и на скафогнатите. От личинок *S. spinus*, описанных Н. Squires [1993], имеющиеся в нашем распоряжении зоэа отличаются меньшими размерами, отсутствием супраорбитальных шипов, меньшим количеством щетинок на скафогнатите и базальном эндите максиллулы, отсутствием плеоподов на I стадии и менее развитыми конечностями на более поздних стадиях.

От зоэа *S. intermedia* [Иванов, 1971; Седова, 2023] имеющиеся личинки отличаются меньшими размерами, более длинным рострумом, а также меньшим количеством шипов на базальном эндите максиллулы и на скафогнатите. Зоэа IV–VI у выделенных нами морфологических форм отличаются более длинным рострумом на всех стадиях, кроме I, вооружением максиллул, несегментированными экзоподитами максиллипедов, более поздним развитием плеоподов и меньшими размерами.

От личинок *S. phippisii* [Squires, 1993] описанные в данной работе зоэа отличаются меньшими размерами, зубчатым антеровентральным краем карапакса, меньшим количеством щетинок на тельсоне, отсутствием супраорбитальных шипов, меньшим количеством щетинок на скафогнатите и базальном эндите максиллулы, отсутствием плеоподов на I стадии и менее развитыми придатками на более поздних стадиях. От зоэа *S. murchisoni* [Haynes, 1984; Sedova, Grigoriev, 2022] личинки отличаются более коротким рострумом, меньшими размерами, меньшим количеством антеровентральных шипиков, меньшим количеством дистальных члеников скафоцерита и формой тельсона. Старшие зоэа отличаются от других видов этого рода более крупными супраорбитальными шипами, меньшим количеством шипиков на антеровентральном крае, большей членистостью скафоцерита и экзоподитов максиллипедов, формой тельсона, размерами клешней, строением дистальных члеников *P3–P5* и количеством шипов на базальном эндите максиллулы.

Обозначения и сокращения в тексте, на рисунках и в табл. 2: *A1* — антеннула; *A2* — антенна; *Cr* — карапакс; *GV* — общий вид личинки; *AP* — передняя часть; *Mx1* — максиллула; *Mx2* — максилла; *Sg* — скафогнатит; *Sc* — скафоцерит; *Mp1–Mp3* — первая — третья максиллипеды; *P1–P5* — первая — пятая переоподы; *pl1–pl3* — первая — третья плеоподы; *T* — тельсон; *a. i.* — appendix interna; *f1* — форма 1; *f2* — форма 2; *TL* (total length) — общая длина личинки; *CL* (carapace length) — длина карапакса; *RL* (rostrum length) — длина рострума. Прочерк в таблице обозначает отсутствие данных.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В восточной части Охотского моря над шельфом Западной Камчатки в июне — июле 2015 и 2016 гг. личинки встречались по всему шельфу над глубиной 13–305 м. В пробах присутствовали зоэа I–VI с преобладанием личинок III и IV стадий. В июне — июле 2016 г. поймано значительно меньше личинок этого вида. Они встречались преимущественно на севере района. Максимальная концентрация составила 10 экз.·м⁻² над глубиной 60 м. У юго-восточного побережья Камчатки в апреле — мае 2017 г. личинки пойманы преимущественно в Авачинском заливе над глубинами 49–787 м, их плотность не превышала 6 экз.·м⁻². В Кроноцком заливе личинки вида отмечены на двух станциях. В северной его части над глубиной 137 м обнаружено скопление с плотностью 22 экз.·м⁻². В пробах присутствовали личинки II–IV стадий, преобладали II и III стадии.

Описание стадий зоэа. Для этого вида найдены шесть стадий зоэа. Выделены две морфологические формы. Личинки I стадии первой формы описаны Е. Наупес [1984]. В нашей коллекции имеется только вторая форма I стадии.

I стадия. Форма 2. TL = 4,4 мм; CL = 0,9 мм; RL = 0,4 мм.

Рострум короче глаз, без шипов. Супраорбитальные шипы отсутствуют. На антеровентральном крае карапакса позади птеригостомиального шипа с одной стороны 2 хорошо заметных шипика, с другой — 3 шипика. Четвёртый и пятый абдоминальные сегменты вооружены короткими дорсолатеральными шипиками (рис. 3, GV). Основание антеннулы несегментированное, с терминальной перистой щетинкой. Дистальный сегмент несёт 4 сенсорные щетинки (рис. 3, AI).

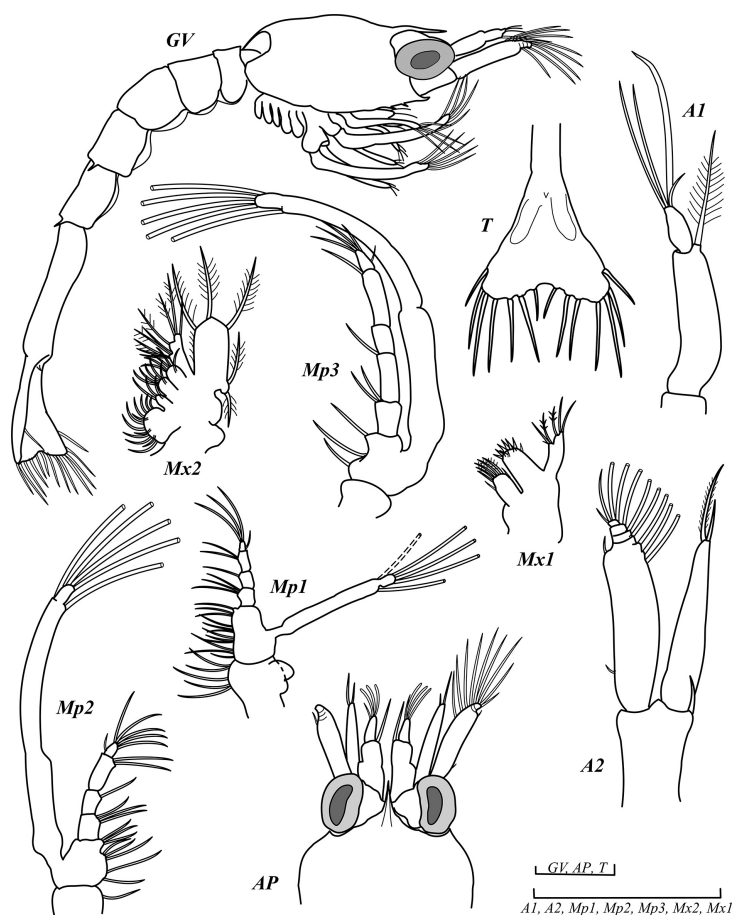


Рис. 3. Морфология личинок I стадии ?*Spirontocaris arcuata* (форма 2). Масштаб 0,5 мм

Fig. 3. Morphology of zoea I of ?*Spirontocaris arcuata* (form 2). Scale is 0.5 mm

На несегментированном основании антенны имеется тонкий внутренне-терминальный шип, на конце скафоцерита отделено 3 членика. Скафоцерит с 10 внутренне-терминальными перистыми щетинками и 2 короткими внешними простыми щетинками. Жгутик антенны короче скафоцерита, основание не отделено. На конце эндоподита A2 один тонкий длинный шип и перистая щетинка. На одном из скафоцеритов имеется дополнительная маленькая проксимальная щетинка (рис. 3, A2).

Коксальный эндит максиллулы (*Mx1*) вооружён 5 колючими и 2 перистыми щетинками; базальный эндит с 6 зубчато-остроконечными, 2 простыми и 2 остроконечными щетинками. На эндоподите *Mx1* имеется 5 щетинок (рис. 3, *Mx1*). Коксальный эндит максиллы (*Mx2*) двулопастный, несёт 9 + 3 и 2 + 1 колючие щетинки; базальный эндит двулопастный, с 4 + 1 колючими щетинками на каждой лопасти. Трёхлопастный несегментированный эндоподит вооружён 3, 2, 3 колючими + 1 простой щетинкой. Скафогнатит с 5 перистыми щетинками, внутренний край опушён (рис. 3, *Mx2*).

На коксоподите первого максиллипеда (*Mr1*) имеется небольшой эпиподит и 5 колючих латеральных щетинок, на базиподите 12 колючих щетинок, собранных в 4 пучка. Экзоподит несегментированный, на одной конечности несёт 3 + 1, на второй — 3 + 2 длинные перистые щетинки. Эндоподит 4-члениковый, вооружён 3, 1, 2 колючими, 3 зубчатыми + 1 простой щетинкой (рис. 3, *Mr1*).

Коксоподит второго максиллипеда (*Mr2*) вооружён 1 колючей терминальной щетинкой, базиподит — 8 колючими щетинками (рис. 3, *Mr2*). Четырёхчлениковый эндоподит *Mr2* несёт 3 колючие, 1 простую, 2 колючие, 5 зубчатых + 1 простую щетинку. Экзоподит вооружён 3 терминальными и 2 субтерминальными длинными перистыми щетинками.

Коксоподит третьего максиллипеда (*Mr3*) лишён щетинок, эпиподит отсутствует, базиподит с 3 колючими щетинками. Эндоподит 5-члениковый: 2, 1, 0, 1 колючая, 4 зубчатых + 1 простая щетинка. Экзоподит *Mr3* несёт 3 терминальные и 2 субтерминальные длинные перистые щетинки (рис. 3, *Mr3*).

Переоподы в виде 5 пар зачатков. Экзоподиты имеются на первых двух парах.

Абдомен состоит из 7 сегментов, четвёртый и пятый сегменты вооружены парой коротких острых дорсолатеральных шипов, тельсон слит с анальным сегментом (рис. 3, *GV*). Анальный шип имеется. Плеоподы отсутствуют. Тельсон к концу расширяется и имеет 7 пар перистых щетинок разной длины. Выемка на конце тельсона не очень глубокая. Сквозь кутикулу можно увидеть зачатки уроподов (рис. 3, *T*).

II стадия. TL = 4,7...6,3 мм [среднее (5,41 ± 0,11) мм]; CL = 1,05...1,35 мм [ср. (1,20 ± 0,03) мм]; RL = 0,47...0,62 мм [ср. (0,56 ± 0,02) мм]. Выделено две морфологические формы.

Форма 1. К форме 1 отнесены две личинки, пойманные у берегов Западной Камчатки, а также одна личинка, обнаруженная у юго-восточных берегов Камчатки. TL = 5,0...5,1 мм; CL = 1,05...1,35 мм; RL = 0,60...0,62 мм; SP/s = 0...0,25.

Тонкий рострум достигает переднего края глаз, глаза цилиндрические, подвижные. Надглазничные шипы небольшие, острые. На антеровентральном крае карапакса 1 (2) или 2 (3) небольших шипика. Имеется птеригостомиальный шип (рис. 4, *GV-f1*).

Первый сегмент основания антеннулы несёт 2–3 простые латеральные щетинки, шип на вентральной стороне и 1 перистую внутренне-терминальную щетинку; второй сегмент вооружён 4 простыми маленькими терминальными щетинками и 1 длинной перистой терминальной щетинкой. Эндоподит антеннулы в 2–2,5 раза короче дистального сегмента, несёт 1 перистую апикальную щетинку; экзоподит несёт 3 эстетаска и 1–2 простые щетинки (рис. 4, *A1*).

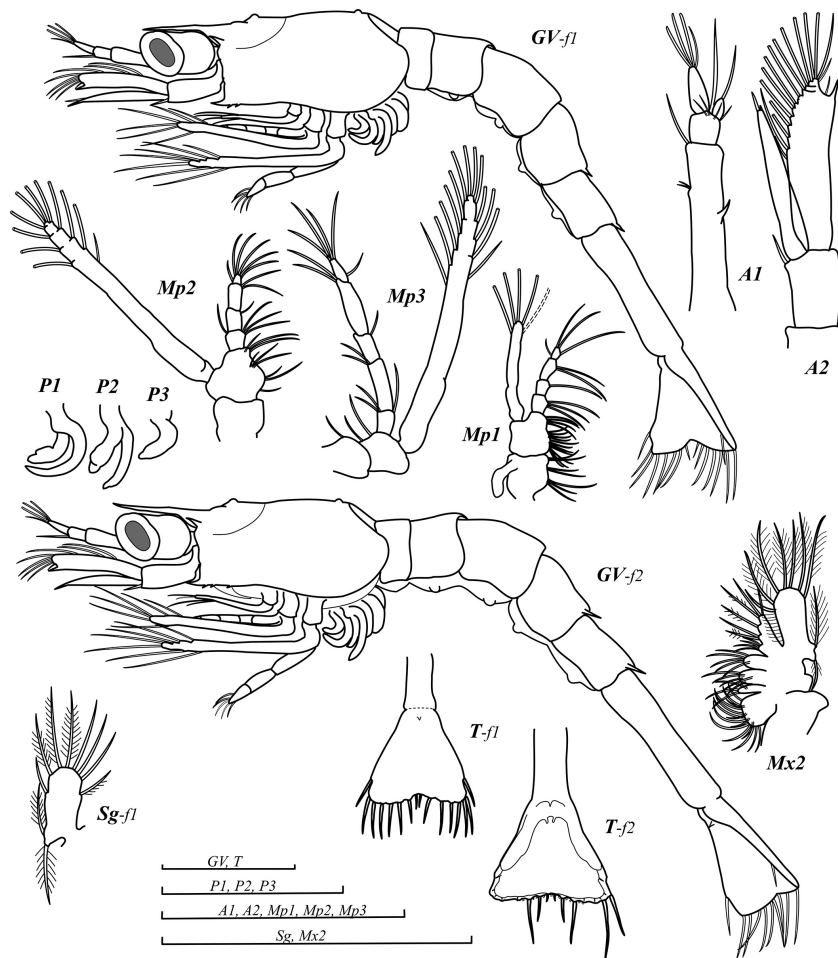


Рис. 4. Морфология зоеа II ?*Spirontocaris arcuata*. Масштаб 1 мм

Fig. 4. Morphology of zoea II of ?*Spirontocaris arcuata*. Scale is 1 mm

Основание антенны 2-сегментное, с тонким терминальным шипом на базиподите. Экзоподит антенны по длине примерно равен скафоцериту или короче него, с тонким шипом и короткой перистой щетинкой на конце. Основание жгутика не отделено. Скафоцерит с 2 (3) или 3 (4) узкими дистальными члениками и 14–17 перистыми щетинками на внутренне-терминальном крае (рис. 4, A2). Шип скафоцерита у большей части личинок доходит до края пластины, у остальных он чуть длиннее.

Коксальный эндит максиллулы вооружён 7 (8) колючими терминальными и 2 перистыми латеральными щетинками, базиальный эндит у большинства экземпляров несёт 12 терминальных щетинок различного строения на обеих конечностях (6 зубчато-остроконечных, 3 остроконечные и 3 простые); у $\frac{1}{3}$ личинок на одной *Mx1* имеется 12 щетинок, на другой конечности — 11 (6 зубчато-остроконечных, 3 остроконечные и 2 простые); эндоподит без изменений. Коксальный эндит максиллы двулопастный, 11 + 4 колючие щетинки на одной лопасти, 2 + 1 колючие щетинки на другой лопасти; базиальный эндит и эндоподит без изменений; скафогнатит с 9 или 9 (10) длинными перистыми щетинками (рис. 4, *Mx2* и *Sg-f1*).

Коксоподит первого максиллипеда с крупным эпиподитом, вооружён 6–7 колючими латеральными щетинками; остальное без изменений (рис. 4, *Mp1*). Коксоподит и базиподит второго максиллипеда без изменений (рис. 4, *Mp2*). Эндоподит *Mp2* 4-члениковый: 3 колючие + 1 простая щетинка, 1 колючая щетинка, 2 колючие щетинки, 5 зубчатых + 1 простая щетинка. Экзоподит *Mp2* несегментированный, вооружён 11–13 перистыми щетинками. Коксоподит третьего

максиллипеда с 1 колючей внутренне-терминальной щетинкой, базиподит с 2 латеральными колючими щетинками. Эндоподит 5-члениковый: 2 колючих + 1 простая, 2, 1, 2 колючие щетинки, 3 зубчатые + 1 простая щетинка. Экзоподит *Mr3* нерасчленённый, с 12–14 длинными перистыми щетинками (рис. 4, *Mr3*).

Переоподы в виде длинных несегментированных зачатков. Экзоподиты первой и второй пар переоподов лишены плавательных щетинок. Зачатки клешней имеются на *P1* и *P2*. Третья — пятая пары переоподов более короткие, одноветвистые (рис. 4, *P1*, *P2* и *P3*). Короткие дорсолатеральные шипы имеются на четвёртом и пятом абдоминальных сегментах (рис. 4, *GV-f1*). Уроподы отсутствуют, анальный шип имеется. Первые плеоподы отсутствуют; вторые — пятые плеоподы в виде едва заметных бугорков. Тельсон расширяется к концу, у большей части экземпляров слит с анальным сегментом, у некоторых уже отделён. Выемка на терминальном крае тельсона у большинства экземпляров очень маленькая. На тельсоне 8 пар терминальных перистых щетинок (рис. 4, *T-f1*).

Форма 2. В форму 2 включены личинки, отловленные на семи станциях у побережья Юго-Восточной Камчатки. TL = 5,0...6,3 мм [среднее (5,41 ± 0,11) мм]; CL = 1,05...1,3 мм [ср. (1,20 ± 0,03) мм]; RL = 0,50...0,62 мм [ср. (0,56 ± 0,02) мм]; SP/s = 0...0,25.

Тонкий роstrум слегка заходит за передний край глаз. Глаза как у формы 1. Супраорбитальные шипы имеются. Антеровентральный край карапакса с 2–3 маленькими шипиками (как правило, слева и справа их количество различается). Птеригостомиальный шип имеется (рис. 4, *GV-f2*). Морфология торакальных придатков и плеоподов как у формы 1. Дорсолатеральные шипы на плеональных сегментах тонкие, длиннее, чем у формы 1. Тельсон слит с анальным сегментом. На тельсоне 8 пар щетинок. Выемка на терминальном крае едва заметная, широкая (рис. 4, *T-f2*). Анальный шип имеется. Свободные уроподы отсутствуют.

III стадия. Эта стадия встречается в ¼ проб, взятых в восточной части Охотского моря на станциях с глубиной 15–305 м. У юго-восточных берегов Камчатки эти личинки пойманы над глубинами 51–787 м. Морфологические формы различаются главным образом степенью развития плеоподов.

Форма 1. TL = 5,9...7,3 мм [среднее (6,9 ± 0,1) мм]; CL = 1,1...1,7 мм [ср. (1,28 ± 0,03) мм]; RL = 0,62...0,70 мм [ср. (0,67 ± 0,03) мм]; SP/s = 0,2...0,35.

Роstrум тонкий, у большинства экземпляров чуть короче глаз. Глаза цилиндрические, подвижные. Супраорбитальные шипы крупные. Птеригостомиальный шип небольшой. На антеровентральном крае 1–3 маленьких шипика (примерно у 1/7 части с одной стороны было 3 шипика, с другой стороны — 1–2 шипика) (рис. 5, *GV-f1*).

Первый сегмент основания *A1* без стилоцерита, вооружён 4–5 короткими перистыми терминальными и 4 латеральными щетинками на внешнем крае, 1 небольшим шипом на вентральной стороне, 1 простой терминальной щетинкой на внутреннем крае; второй сегмент с 1 перистой латеральной щетинкой на внутреннем крае, 1 длинной перистой и 4 простыми маленькими терминальными щетинками. Экзоподит антеннулы несёт 2–4 эстетаска и 1–2 простые сенсорные щетинки; эндоподит несегментированный, с 1 перистой апикальной щетинкой (рис. 5, *A1-f1*).

Основание *A2* без изменений. Экзоподит антенны с тонким шипом на конце, по длине примерно равен скафоцериту. Основание жгутика у подавляющего большинства экземпляров не отделилось, лишь у некоторых особей имеется сегментация только на одной из антенн. Скафоцерит несёт 19–24 перистых щетинок на внутренне-терминальном крае, конец скафоцерита с 1–2 дистальными члениками, шип скафоцерита заходит у большинства экземпляров за край пластины на ¼–½ своей длины, очень редко на одной из конечностей шип доходит лишь до края пластины (рис. 5, *A2-f1* и *Sc*).

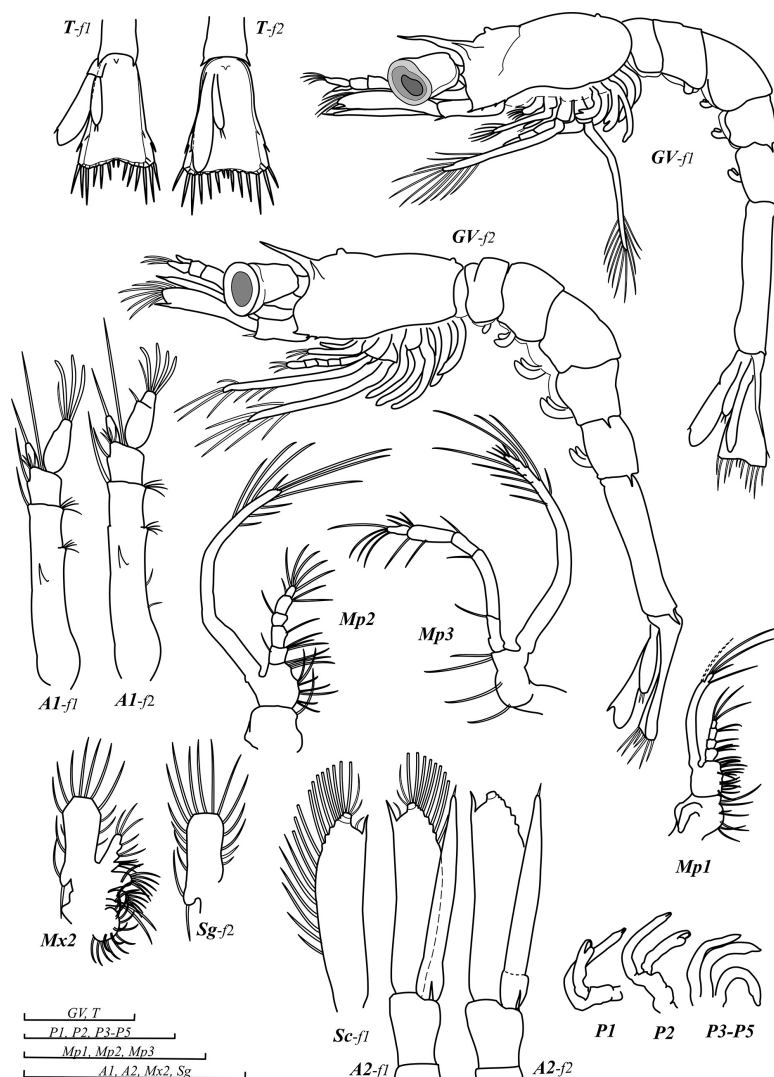


Рис. 5. Морфология зоеа III ?*Spirontocaris arcuata*. Масштаб 1 мм

Fig. 5. Morphology of zoea III of ?*Spirontocaris arcuata*. Scale is 1 mm

Коксальный эндит максиллулы без изменений. На базальном эндите *Mx1* у большинства экземпляров 13 щетинок различного строения на обеих конечностях (6 зубчато-остроконечных, 2 простые и 5 остроконечных), у некоторых личинок на одной из *Mx1* было 13 щетинок, на другой — 12. Эндоподит без изменений.

Коксальный эндит максиллы без изменений; базальный эндит двулопастный с 5 + 1 колючими щетинками на каждой лопасти, эндоподит без изменений; скафогнатит с 13–17 перистыми щетинками (рис. 5, *Mx2*). У большинства особей на правом и левом скафогнатите количество щетинок различается.

Mp1 и *Mp3* без изменений. Эндоподит *Mp2* 5-члениковый: 3 колючие + 1 простая щетинка, 1 колючая щетинка, 1 колючая щетинка, 2 колючие щетинки, 5 зубчатых + 1 простая щетинка; остальное без изменений (рис. 5, *Mp1*, *Mp2* и *Mp3*). Переоподы несегментированные. Первая и вторая пара двуветвистые, клешни сформированы не полностью. Третья — пятая пары одноветвистые (рис. 5, *P1*, *P2* и *P3–P5*). На четвертом и пятом абдоминальных сегментах имеются обычно относительно длинные дорсолатеральные шипы. Первая пара плеоподов в виде едва заметных бугорков либо отсутствует; вторая — пятая пары представляют собой короткие раздвоенные бугорки.

Тельсон слегка расширяется к концу, отделён от анального сегмента, с хорошо выраженной выемкой на терминальном крае (рис. 5, *T-f1*). Экзоподит уropодов короче тельсона, эндоподит намного меньше экзоподита, с 2 короткими простыми апикальными щетинками; шип экзоподита маленький и тонкий.

Форма 2. TL = 6,5...7,3 мм; CL = 1,3...1,7 мм; RL = 0,55...0,75 мм; SP/s = 0,1...0,25.

Рострум короче, чем у формы 1, обычно достигает только начала пигментного слоя глаз. Надглазничные шипы большие. Птеригостомиальный шип короткий. Антеровентральный край карапакса вооружён 1–2 маленькими шипиками хотя бы с одной стороны (примерно у 1/8 части проб эта структура отсутствует) (рис. 5, *GV-f2*).

Основание антеннулы 2-сегментное; первый сегмент без стилоцерита, с 2 простыми латеральными щетинками в проксимальной части, пучком коротких щетинок в дистальной части и несколькими короткими перистыми терминальными щетинками на внешнем крае, 1 шипом на вентральной стороне и 1 длинной терминальной перистой щетинкой; второй сегмент с 1 длинной перистой и 4 простыми маленькими терминальными щетинками, а также с 1 перистой латеральной щетинкой на внутреннем крае. Экзоподит *A1* 2-сегментный; первый сегмент с 1 простой терминальной щетинкой, второй сегмент несёт 4 эстетаска и 1 простую сенсорную щетинку; эндоподит несегментированный, с 1 простой терминальной щетинкой (рис. 5, *A1-f2*).

Основание антенны и жгутик как у формы 1. Скафоцерит с 18–22 перистыми щетинками на внутренне-терминальном крае, на конце скафоцерита отделён один дистальный членик, шип скафоцерита доходит до края пластины либо заходит за её край (рис. 5, *A2-f2*). Максиллулы, максиллы и максиллипеды как у формы 1 (рис. 5, *Sg-f2*). Первая пара плеоподов в виде маленьких бугорков; вторая — короткие раздвоенные бугорки; третья — пятая пары — длинные, глубоко раздвоенные бугорки. Морфология переоподов как у формы 1. Задние углы анального сегмента оттянуты в длинные шипы; остальное без изменений. Тельсон расширяется к концу, отделён от анального сегмента. Терминальный край почти без выемки (рис. 5, *T-f2*). Экзоподит по длине примерно равен тельсону. Эндоподит уropодов как у формы 1.

IV стадия. Личинки пойманы в восточной части Охотского моря в конце июня — начале июля 2015 и 2016 гг. над глубинами 31–106 м. Выделены две формы.

Форма 1. TL = 6,3...7,7 мм [среднее (7,3 ± 0,2) мм]; CL = 1,35...1,60 мм [ср. (1,56 ± 0,02) мм]; RL = 0,70...0,75 мм [ср. (0,73 ± 0,09) мм]; SP/s = 0,2...0,3.

Основание *A2* с крупным бугорком на коксopодите и с коротким терминальным шипом. Экзоподит антенны с отделённым протоподитом и с маленьким апикальным шипом, длиннее скафоцерита (рис. 6, *A2*). Скафоцерит несёт 23–25 перистых щетинок на внутренне-терминальном крае, шип скафоцерита заходит за край пластины на 1/4–1/3 своей длины.

Коксальный эндит максиллулы без изменений, базальный эндит несёт 14–15 терминальных щетинок различного строения [7 (8) зубчато-остроконечных щетинок, 6 простых и 1 остроконечную]; эндоподит без изменений (рис. 6, *Mx1*). Коксальный и базальный эндиты и эндоподит максиллы без изменений; скафогнатит с 18–21 перистой щетинкой (рис. 6, *Mx2*). Максиллипеды без изменений (рис. 6, *Mr1*).

Клешни на первой и второй парах переоподов крупные, экзоподит первого переопода несёт 8–12 щетинок, второй переопод с 6–10 плавательными щетинками (рис. 6, *P1-f1* и *P2-f1*). Остальные переоподы одноветвистые, членистые. В основании переоподов и максиллипедов имеются недоразвитые жабры. Первая пара плеоподов в виде маленьких, слегка раздвоенных бугорков; вторая — пятая пары двуветвистые, без щетинок и без *a. i.* (рис. 6, *pl1-f1* и *pl3-f1*). Тельсон слегка расширяется к концу, более длинный, чем у предыдущей стадии. На терминальном крае тельсона хорошо заметная выемка. Анальный шип имеется (рис. 6, *T-f1*).

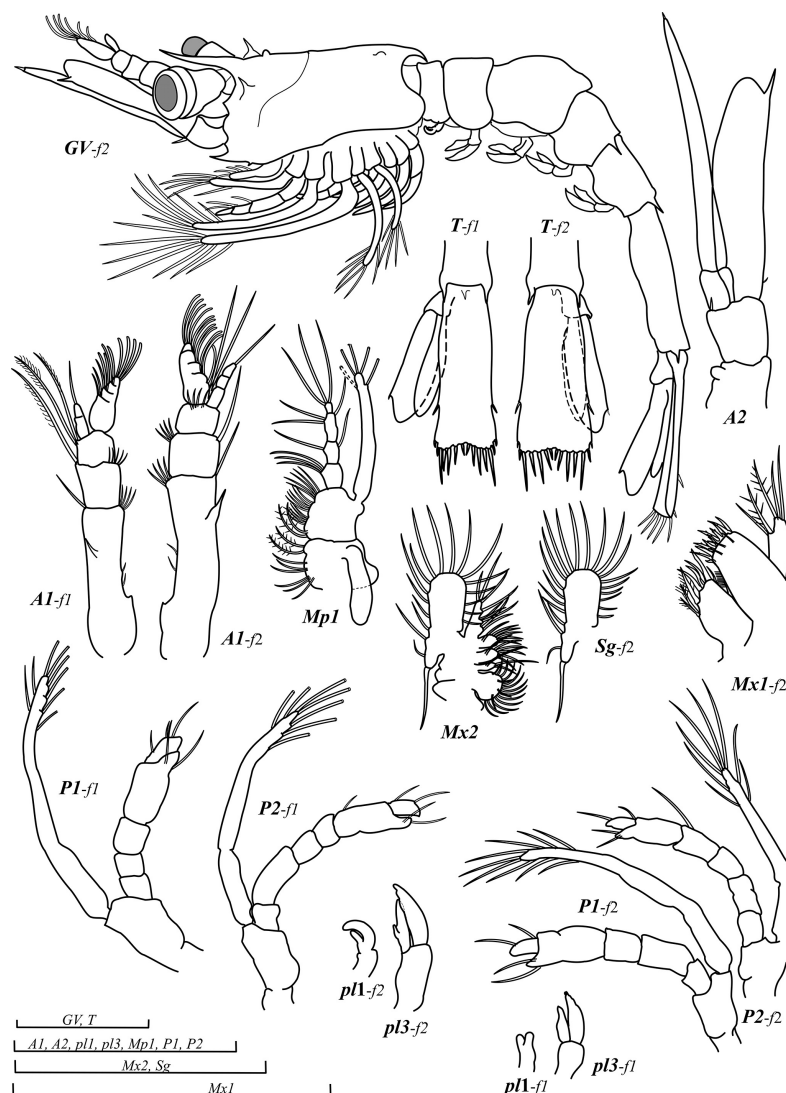


Рис. 6. Морфология зоеа IV ?*Spirontocaris arcuata*. Масштаб 1 мм

Fig. 6. Morphology of zoea IV of ?*Spirontocaris arcuata*. Scale is 1 mm

Форма 2. TL = 6,9...8,0 мм [среднее (7,6 ± 0,2) мм]; CL = 1,39...2,0 мм [ср. (1,56 ± 0,02) мм]; RL = 0,72...0,87 мм [ср. (0,80 ± 0,09) мм]; SP/s = 0,1 (0,25)...0,3 (0,5).

Рострум приблизительно доходит до переднего края глаза. Надглазничные шипы большие. Птеригостомальный шип длинный, тонкий. Антеровентральный край карапакса хотя бы с одной стороны вооружён 1 маленьким шипиком. Абдоминальные сегменты без изменений (рис. 6, GV-f2). Задние углы анального сегмента остро вытянуты.

Основание и экзоподит антеннулы как у формы 1. Эндоподит 3-сегментный, с одной простой терминальной щетинкой (рис. 6, AI-f2). Шип скафоцерита у большей части экземпляров на одной из конечностей был короче. У половины пойманных личинок этой формы на правой антенне шип заходит на 1/3 за край, на левой — на 1/2. Остальное как у формы 1.

Коксальный эндит максиллулы вооружён 8–9 колючими и 2 простыми щетинками, базальный эндит несёт 15–16 терминальных щетинок разного строения [8 зубчато-остроконечных щетинок, 6 простых и 1 (2) остроконечные]; эндоподит без изменений (рис. 6, Mx1-f2). Коксальный и базальный эндиты максиллы и эндоподит без изменений; скафогнатит с 19–23 перистыми щетинками (рис. 6, Sg-f2).

Максиллипеды без изменений. Клешня на первой паре переоподов крупнее, чем на второй, экзоподиты первой пары имеют 10 плавательных щетинок, экзоподиты второй пары — 8 щетинок (рис. 6, *P1-f2* и *P2-f2*). Остальные переоподы одноветвистые, членистые, без клешней. В основании переоподов и максиллипедов имеются недоразвитые жабры. Первая пара плеоподов в виде длинных раздвоенных бугорков; вторая — пятая пары двуветвистые, без щетинок, но с зачатком *a. i.* (рис. 6, *pl1-f2* и *pl3-f2*).

Тельсон почти без выемки, слегка расширяется к концу. На тельсоне 5 пар терминальных перистых щетинок, 2 пары угловых шипов и 1 пара очень тонких латеральных шипов (рис. 6, *T-f2*). Ветви уropодов несколько короче тельсона, эндоподит по длине чуть короче экзоподита, эндоподит несёт 9–10 щетинок, экзоподит вооружён коротким шипом и 13–14 щетинками.

V стадия. Личинки этой стадии встречались в районе Западной Камчатки в конце июня — начале июля 2015 и 2016 гг. над глубинами 20–70 м. Выделены две морфологические формы.

Форма 1. TL = 6,8...7,9 мм [среднее (7,65 ± 0,2) мм]; CL = 1,55...1,70 мм [ср. (1,63 ± 0,02) мм]; RL = 0,82...0,87 мм [ср. (0,83 ± 0,02) мм]; SP/s = 0,3...0,5 (0,6).

Рострум доходит до переднего края глаз. На антеровентральном крае карапакса имеется по 1 шипику с каждой стороны (у некоторых экземпляров с одной стороны 2 шипика), птеригостомиальный шип длинный, тонкий. Супраорбитальные шипы маленькие (рис. 7, *AP-f1*). Основание антеннулы с хорошо заметным стилоцеритом и 8–10 простыми короткими щетинками в проксимальной части; остальное без изменений. Экзоподит *A1* 5-сегментный: 2, 3, 3, 3 и 0 эстетаск. Эндоподит 3-сегментный, с простой апикальной щетинкой. Основание и жгутик антенны без изменений. Конец скафоцерита не расчленён. Шип скафоцерита длинный, у большей части заходит за край пластины на ½ своей длины, у некоторых экземпляров заходит за край пластины более чем на ½ своей длины на одной из конечностей.

Коксальный эндит *Mx1* несёт 11 щетинок, базальный эндит с 16 (17) терминальными щетинками различного строения [8 перисто-колючих, 6 остроконечных, 2 (3) простые щетинки]; эндоподит без изменений. Коксальный эндит *Mx2* с 14 + 5 колючими щетинками на первой лопасти и 2 + 2 колючими щетинками на второй лопасти; базальный эндит двулопастный, с 6 + 1 колючими щетинками на каждой лопасти; эндоподит без изменений. Экзоподит *Mx2* с 22–28 щетинками (рис. 7, *Sg-f1*). Морфология *Mp1* и *Mp3* без изменений. Коксоподит *Mp2* с маленьким эпиподитом в виде бугорка; остальное без изменений.

Клешни на первой и второй паре переоподов крупные, хорошо развитые, на экзоподитах переоподов 8–12 плавательных щетинок. Клешня на *P1* почти в 2 раза толще, чем на *P2* (рис. 7, *P1-f1* и *P2-f1*). Экзоподит первой пары вооружён 12 плавательными щетинками, экзоподит второй пары ног несёт 10–11 щетинок. Остальные переоподы одноветвистые, 6–7-члениковые. Дистальные членики *P3–P5* короткие, слегка раздвоенные. В основании переоподов и максиллипедов имеются жабры. Первые плеоподы в виде раздвоенных бугорков; вторые — пятые — небольшие, двуветвистые, без щетинок и без *a. i.* (рис. 7, *pl1-f1* и *pl3-f1*).

Тельсон почти прямоугольный, с параллельными боковыми сторонами, у большей части экземпляров с широкой, но неглубокой выемкой на терминальном крае, у двух экземпляров имеется более глубокая выемка посередине (рис. 7, *T-f1* и *T*-f1*). На тельсоне 2 пары латеральных шипов, 1 пара угловых шипов и 5 пар перистых терминальных щетинок разной длины. Экзоподит уropодов по длине примерно равен тельсону, эндоподит короче экзоподита. Абдоминальные сегменты без изменений.

Форма 2. TL = 7,8...8,4 мм [среднее (7,84 ± 0,16) мм]; CL = 1,65...1,75 мм [ср. (1,68 ± 0,03) мм]; RL = 0,62...0,77 мм [ср. (0,73 ± 0,05) мм]; SP/s = 0 (0,3)...0,1.

Рострум чуть короче глаз. На антеровентральном крае карапакса 1 шипик только с одной стороны, птеригостомиальный шип имеется. Супраорбитальные шипы небольшие (рис. 7, *GV-f2*).

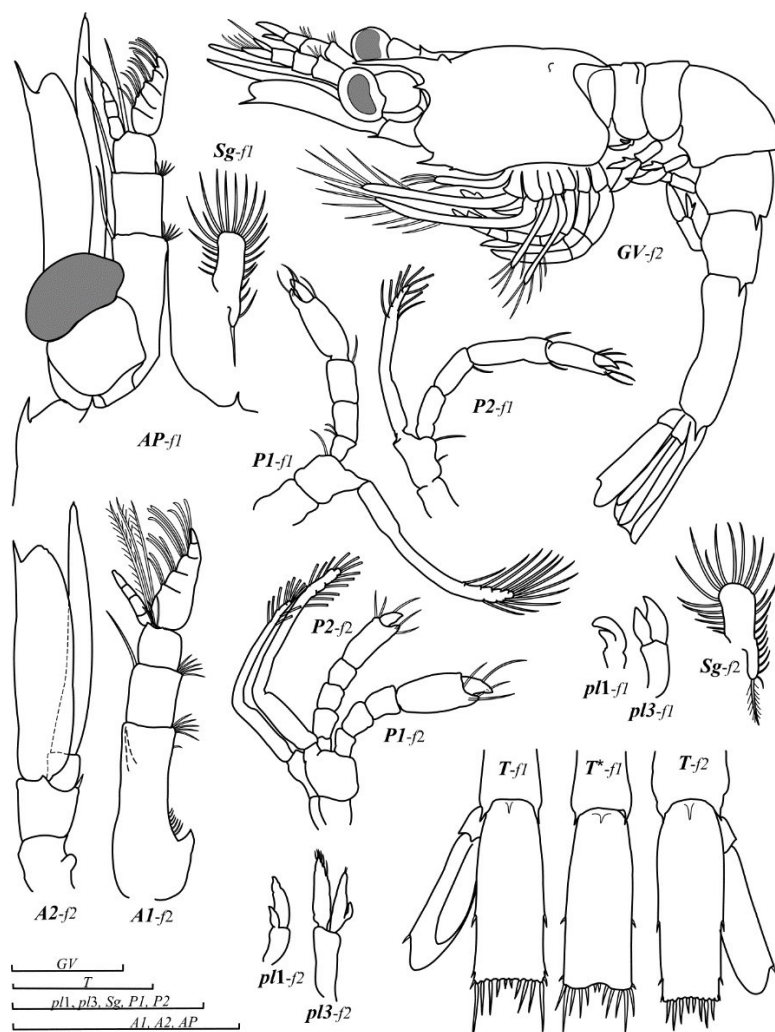


Рис. 7. Морфология зоеа V ?*Spirontocaris arcuata*. Масштаб 1 мм

Fig. 7. Morphology of zoea V of ?*Spirontocaris arcuata*. Scale is 1 mm

Основание антеннулы и экзоподит *A1* как у формы 1. Эндоподит 4-сегментный (рис. 7, *A1-f2*). Шип скафоцерита короче, чем у формы 1 (рис. 7, *A2-f2*). Обычно на одной *A2* он доходит примерно до края пластины, на другой заходит за край на $\frac{1}{3}$ своей длины. Коксальный эндит максиллулы вооружён 11 щетинками, базальный эндит с 17 терминальными щетинками на обеих конечностях (8 перисто-колючих, 6 остроконечных, 2 простые щетинки); эндоподит без изменений. Экзоподит максиллы (скафогнатит) с 24–28 щетинками (рис. 7, *Sg-f2*); остальное как у формы 1. Морфология *Mr1*–*Mr3* как у формы 1.

Клешни на первом и втором переоподах тоньше, чем у формы 1, хорошо развитые; на экзоподитах 8–12 плавательных щетинок. Клешня у *P1* несколько крупнее, чем у *P2* (рис. 7, *P1-f2* и *P2-f2*). Экзоподит *P1* вооружён 12 плавательными щетинками, экзоподит *P2* несёт 10–11 щетинок. Первые плеоподы — маленькие, двуветвистые, без щетинок; вторая — пятая пары — крупные, двуветвистые, с короткими щетинками и небольшим *a. i.* (рис. 7, *pl1-f2* и *pl3-f2*).

Тельсон слегка сужается к концу, с очень маленькой выемкой на терминальном крае (рис. 7, *T-f2*). Уроподы как у формы 1. Плеональные сомиты без изменений.

VI стадия. Изучены личинки из северной части западнокамчатского района, пойманные в конце июня 2016 г. на станциях с глубинами 30–32 м. Выделены две морфологические формы.

Форма 1. TL = 7,5...8,2 мм [среднее (8,0 ± 0,1) мм]; CL = 1,5...1,7 мм [ср. (1,62 ± 0,05) мм]; RL = 0,75...0,87 мм [ср. (0,81 ± 0,06) мм]; SP/s = 0,1 (0,25)...0,2.

Рострум приблизительно доходит до переднего края глаз или немного длиннее. Надглазничные шипы маленькие. Птеригостомиальный шип тонкий, длинный. Антеровентральный край карапакса с 1 шипиком. Абдоминальные сегменты не изменены (рис. 8, GV-f1).

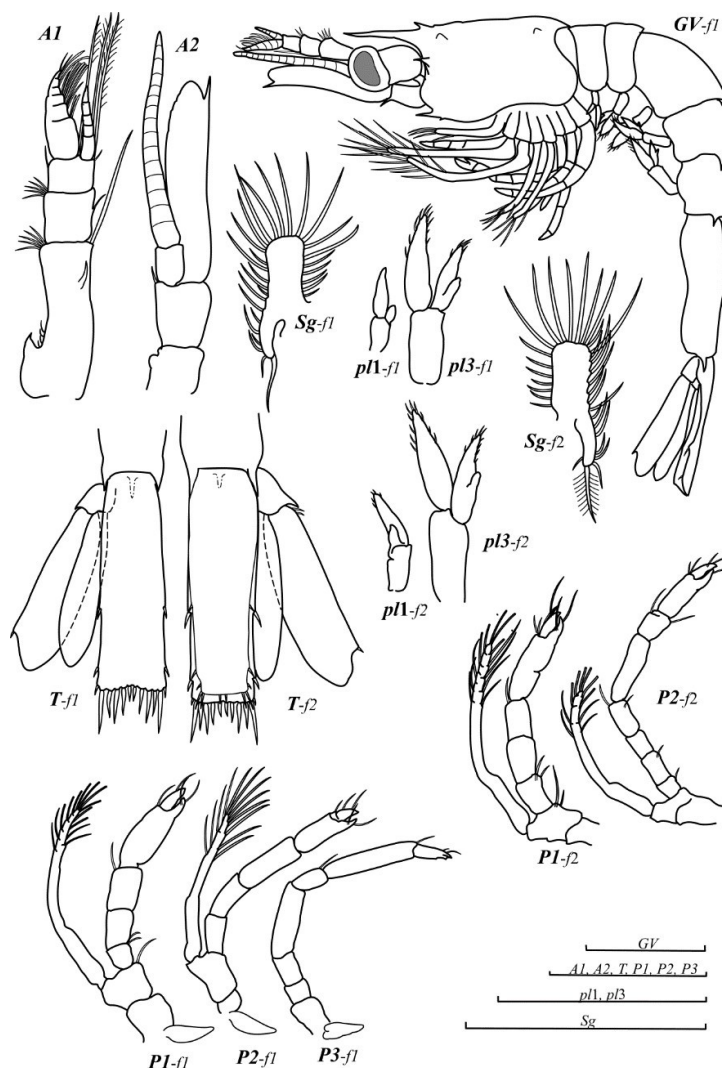


Рис. 8. Морфология зоеа VI ?*Spirontocaris arcuata*. Масштаб 1 мм

Fig. 8. Morphology of zoea VI of ?*Spirontocaris arcuata*. Scale is 1 mm

Первый сегмент основания A1 без изменений; второй сегмент с 4–5 перистыми небольшими внешними терминальными щетинками и 1 латеральной внутренней перистой щетинкой; третий сегмент с 3 длинными перистыми терминальными щетинками и 2 короткими латеральными простыми щетинками. Экзоподит A1 6-сегментный: первый сегмент несёт 2 эстетаска, второй — пятый сегменты с 3 эстетасками, дистальный сегмент несёт 1 простую терминальную щетинку. Эндоподит 5-сегментный (рис. 8, A1).

Основание A2 без изменений. Шип экзоподита на одной антенне заходит за край пластины незначительно, на другой он достигает края скафоцерита; жгутик 15-члениковый, немного длиннее скафоцерита (рис. 8, A2).

Коксальный эндит и эндоподит *Mx1* без изменений; базиальный эндит несёт 18 щетинок на обеих конечностях (9 перисто-колючих щетинок, 6 остроконечных и 3 простые щетинки). Коксальный эндит *Mx2* без изменений; базиальный эндит с 7 + 1 колючими щетинками на обеих лопастях, эндоподит без изменений, скафогнатит с 26–30 перистыми щетинками (рис. 8, *Sg-f1*). Максиллипеды и переоподы без изменений (рис. 8, *P1-f1*, *P2-f1* и *P3-f1*). Первые плеоподы небольшие, двуветвистые, без щетинок; вторые — пятые плеоподы крупные двуветвистые, с короткими простыми щетинками на обеих ветвях и с небольшим *a. i.* (рис. 8, *pl1-f1* и *pl3-f1*).

Тельсон длинный, узкий, с почти параллельными краями и небольшой выемкой на терминальном крае. На тельсоне 2 пары латеральных шипов, 1 пара угловых шипов и 5 пар перистых терминальных щетинок (рис. 8, *T-f1*). Уроподы короче тельсона, эндоподит по длине примерно равен экзоподиту.

Форма 2. TL = 7,9...8,2 мм [среднее (8,0 ± 0,1) мм]; CL = 1,6...1,7 мм [ср. (1,62 ± 0,04) мм]; RL = 0,75...0,87 мм [ср. (0,81 ± 0,06) мм]; SP/s = 0,1 (0,25)...0,2.

Антеровентральный край карапакса гладкий; остальное без изменений. Плеональные сомиты без изменений. Морфология *A1*, *A2*, *Mx1*, *Mx2* и *MP1–MP3* как у формы 1.

Клешни первых переоподов тоньше, чем у формы 1, экзоподит *P1* с 11–12 плавательными щетинками, вторая пара с 8–10 щетинками. Клешня на *P1* крупнее, чем на *P2* (рис. 8, *P1-f2* и *P2-f2*). Остальные переоподы как у формы 1. Первые плеоподы небольшие, двуветвистые, с короткими щетинками, но без *a. i.*, вторые — пятые плеоподы крупные, двуветвистые, с щетинками на обеих ветвях и с развитым *a. i.* (рис. 8, *pl1-f2* и *pl3-f2*).

Тельсон длинный, без выемки, слегка сужается к концу (рис. 8, *T-f2*). Эндоподит уроподов по длине примерно равен экзоподиту, немного короче тельсона. Через кутикулу видна следующая стадия — декаподит с 3 парами терминальных щетинок и 3 парами латеральных шипов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Нами описаны недостающие стадии двух личиночных форм зоэа для особей, предположительно отнесённых к *S. arcuata*. Формы различаются размерами, количеством антеровентральных шипиков, длиной шипа скафоцерита, степенью развития антенн, антеннул и плеоподов, а также геометрией тельсона. Первая морфологическая форма соответствует описанию для залива Аляска [Haynes, 1981]. Отличие лишь в строении терминальных щетинок антенн. Предполагаем, что в распоряжении Е. Наунес был экземпляр с повреждённой либо уродливой щетинкой на конце эндоподита антенны. Такого типа аномалии развития щетинок у высших ракообразных мы встречали неоднократно [Седова, 2019a]. Форма 2, обнаруженная в прикамчатских водах, характеризуется рядом специфических признаков. Перечислим лишь основные: более крупные размеры на всех стадиях, более короткий роstrum у зоэа III–IV, большее количество щетинок на базиподите и коксиподите максиллулы, а также более развитые плеоподы (табл. 2). Обе формы обнаружены во всех районах исследований.

Таблица 2. Сравнение морфологии двух форм ?*Spirontocaris arcuata*

Table 2. Comparison of the morphology of the two forms of ?*Spirontocaris arcuata*

Признак	Стадия	Форма 1	Форма 2
Общая длина (TL), мм	I	—	4,4
	II	5,0–5,1	5,1–6,3
	III	5,9–7,3	6,5–7,3
	IV	6,3–7,7	6,9–8,0
	V	6,8–7,9	7,8–8,4
	VI	7,5–8,0	8,0–8,2

Продолжение на следующей странице...

Признак	Стадия	Форма 1	Форма 2
CL/RL	I	–	2,2
	II	2,0 (1,7–2,2)	2,1 (2,0–2,2)
	III	1,9 (1,8–2,4)	2,3 (2,2–2,4)
	IV	2,1 (1,9–2,1)	2,0 (1,9–2,3)
	V	2,0 (1,9–2,0)	2,3 (2,3–2,4)
	VI	2,0 (1,9–2,0)	2,0 (1,9–2,1)
Количество шипиков на антеровентральном крае карапакса	I	–	2–3
	II	1 (2) – 2 (3)	2–3
	III	1 (2) – 2	0 (1) – 1 (2)
	IV	0 – 1 (0)	0 – 1 (0)
	V	1 – 1 (2)	1 (0)
	VI	1	0
Количество щетинок на базальном эндите <i>MxI</i>	I	–	10
	II	11 (12)	11 (12) – 12
	III	12 (13) – 13	12 (13) – 13
	IV	14 – 14 (15)	15 – 15 (16)
	V	16 (17)	17
	VI	18	18
Количество щетинок на коксальном эндите <i>MxI</i>	I	–	7
	II	9	9
	III	9	10–11
	IV	9	10–11
	V	11	11
	VI	11	11
Количество щетинок на скафогнатите	I	–	5
	II	9 – 9 (10)	9 (10) – 10 (11)
	III	13–17	14–18
	IV	16–21	19–23
	V	22–28	24–28
	VI	26–30	26–30
Количество сегментов экзоподита <i>AI</i>	I	–	несегментированный
	II	несегментированный	несегментированный
	III	несегментированный	2
	IV	4	4
	V	5	5
	VI	6	6
Количество сегментов эндоподита <i>AI</i>	I	–	несегментированный
	II	несегментированный	несегментированный
	III	несегментированный	несегментированный
	IV	2	3
	V	3	4
	VI	5	5
Количество дистальных члеников скафоцерита	I	–	3
	II	2 (3) – 3 (4)	2–3
	III	1–2	1
	IV	несегментированный	несегментированный
Относительная длина шипа скафоцерита (SP/s)	II	0–0,25	0–0,25
	III	0,2–0,35	0–0,25
	IV	0,2–0,35	0,1 (0,25) – 0,3 (0,5)
	V	0,3 – 0,5 (0,6)	0,1 – 0,3 (0)
	VI	0,1 (0,25) – 0,2	0,2–0,25

Продолжение на следующей странице...

Признак	Стадия	Форма 1	Форма 2
Первые плеоподы	I	–	отсутствуют
	II	отсутствуют	отсутствуют
	III	маленькие бугорки	маленькие бугорки
	IV	слегка раздвоенные бугорки	длинные раздвоенные бугорки
	V	раздвоенные бугорки	маленькие, двуветвистые, без щетинок
	VI	небольшие, двуветвистые, без щетинок и без <i>a. i.</i>	небольшие, двуветвистые, с короткими щетинками на экзоподите, без <i>a. i.</i>
Вторые плеоподы	I	–	отсутствуют
	II	маленькие бугорки	маленькие бугорки
	III	короткие раздвоенные бугорки	короткие раздвоенные бугорки
	IV	двуветвистые, без щетинок и без <i>a. i.</i>	двуветвистые, без щетинок и без <i>a. i.</i>
	V	двуветвистые, без щетинок и без <i>a. i.</i>	двуветвистые, с небольшим <i>a. i.</i> и с короткими щетинками на экзоподите
	VI	–	крупные, двуветвистые, с короткими простыми щетинками на обеих ветвях и с крупным <i>a. i.</i>
Третьи — пятые плеоподы	I	–	отсутствуют
	II	маленькие бугорки	маленькие бугорки
	III	короткие раздвоенные бугорки	длинные раздвоенные бугорки
	IV	двуветвистые, без щетинок и без <i>a. i.</i>	двуветвистые, без щетинок и без <i>a. i.</i>
	V	двуветвистые, без щетинок и без <i>a. i.</i>	крупные, двуветвистые, с небольшим <i>a. i.</i> и с короткими щетинками на экзоподите
	VI	крупные, двуветвистые, с короткими простыми щетинками на обеих ветвях и с небольшим <i>a. i.</i>	крупные, двуветвистые, с короткими простыми щетинками на обеих ветвях и с развитым <i>a. i.</i>
Терминальная выемка на тельсоне	I	–	глубокая
	II	умеренная	очень маленькая
	III	маленькая	очень маленькая
	IV	умеренная	очень маленькая
	V	очень маленькая	очень маленькая
	VI	очень маленькая	отсутствует

Размеры отдельных экземпляров соответствующих стадий различаются незначительно. Коэффициент вариации общей длины личинки не превышает 8 %. Относительная длина рострума личинок может варьировать. У отдельных экземпляров, относящихся к одной и той же стадии, отношение длины карапакса к длине рострума может различаться. Общая длина варьирует у этих форм незначительно, но большинство представителей второй формы несколько крупнее. Длина рострума — очень изменчивый признак, отношение CL/RL варьирует у обеих форм, поэтому относительную длину рострума не следует использовать для идентификации личинок.

Антеровентральный край карапакса у большинства личинок видов рода *Spirontocaris* зубчатый, особенно у младших зоэа. Обычно количество шипиков справа и слева различается. У 1/7 части изученных личинок III стадии формы 1 ?*S. arcuata* 3–4 шипика на карапаксе с одной стороны и 1–2 с другой. У формы 2 этого же вида у 1/8 части экземпляров край карапакса без шипиков хотя бы с одной стороны. Расположение шипиков на антеровентральном крае также может несколько различаться. У старших зоэа количество шипиков постепенно уменьшается (до полного исчезновения к концу планктонного периода). Количество антеровентральных

шипиков у личиночных форм различается незначительно. У формы 2 край карапакса становится гладким чуть раньше, чем у формы 1. В большинстве случаев число шипиков слева и справа отличалось на 1.

У личинок IV–VI стадий формы 2 базальный эндит *Mx1* вооружён большим количеством щетинок. У многих экземпляров на одной из максилл имеет 1 щетинку больше, особенно на II–V стадиях. Морфология максиллы у личиночных форм не различается. Форма 2 имеет относительно большое количество щетинок на скафогнатите, что можно объяснить более крупными размерами личинок этой формы. На более поздних стадиях количество щетинок на скафогнатите у отдельных особей может варьировать в зависимости от длины личинок. Более крупные особи, как правило, имеют большее количество щетинок на этой структуре.

Примерно у половины изученных экземпляров экзоподиты первых максиллипедов вооружены 4 щетинками на одном придатке и 5 щетинками на другом (у зоа I–III). Существенных различий в морфологии максиллипедов у зоа II–VI не выявлено. Обычно терминальные щетинки на экзоподитах максиллипедов у зоа каридных креветок очень длинные. Большинство исследователей их изображает на рисунках обрезанными. У некоторых изученных нами личинок хотя бы 1, а то и все 3 длинные апикальные щетинки оказались укороченными.

Антеннула — одна из наименее изменчивых конечностей. Различия касаются лишь отдельных морфологических форм. Например, форма 1 и форма 2 различаются по степени сегментации ветвей *A1* у III стадии. Развитие антеннул у формы 1 несколько запаздывает по сравнению с развитием у формы 2, у которой раньше появляется сегментация экзоподита, а эндоподит *A1* у старших личинок имеет большее количество сегментов.

Некоторая индивидуальная изменчивость выявлена также для антенн. Количество отделённых члеников на конце скафоцерита варьирует незначительно. У описанных нами в этой работе личинок III стадии на одной антенне может быть отделено 2 членика, а на другой — 1. Скафоцерит формы 1 у I–III стадий имеет большее число дистальных члеников, но окончательно сегментация у обеих форм исчезает на IV стадии. Длина шипа скафоцерита — очень изменчивый признак у большинства креветок из семейства Thoridae. Как правило, относительная длина шипа на левой и правой *A2* различается. Особи, отнесённые нами к форме 1, обычно имеют более длинный шип, чем особи формы 2. Через кутикулу тельсона зоа VI формы 2 из подобранной серии личинок хорошо видно следующую стадию с характерными признаками декаподита, поэтому можно с уверенностью утверждать, что форма 2 у этого вида развивается через шесть стадий зоа.

Для определения стадий развития личинок каридных креветок исследователи часто используют строение плеоподов. По степени развития плеоподов зоа III–VI описанные нами личинки очень чётко делятся на две морфологические формы (см. табл. 2, рис. 5–8). Развитие плеоподов формы 1 явно отстаёт от развития плеоподов формы 2. Форма и пропорции тельсона — также изменчивый признак. Модификации касаются формы тельсона и глубины выемки на терминальном крае. По форме тельсона в большинстве случаев можно различить форму 1 и форму 2 для III–VI стадий вида. По мере развития эти различия увеличиваются.

S. murdochi и *S. intermedia* — наиболее близкие к *S. arcuata* виды. Все они принадлежат к группе *spinus*. Развитие личинок этих видов происходит сходным образом и наиболее типично для рода *Spirontocaris*. Их личинки часто встречаются в одном районе, а иногда и на одних и тех же глубинах. Разделение их в пробах представляет большую сложность. Особенно похожи и трудноразличимы младшие личинки этих видов. По мере развития накапливаются внешние различия. Изменяется форма тельсона и морфология конечностей. Такие особенности характерны для представителей большинства родов каридных креветок [Седова, 2019а, б, 2020, 2022, 2023].

В восточной части Охотского моря основная часть личинок ?*S. arcuata* поймана на глубинах 20–70 м. На станциях с глубиной моря более 100 м в этом районе обнаружены зоа I–III. У юго-восточных берегов личинки вида встречаются на глубинах 49–787 м.

Личинки I и II стадий пойманы над разными глубинами, в основном на станциях с глубиной 125–550 м. Зоэа III–VI постепенно перемещаются ближе к берегу, на глубины 13–35 м. Предположительно, у юго-восточных берегов Камчатки зоэа I появляются уже в середине марта, поскольку в начале апреля были пойманы зоэа II. У западных берегов Камчатки первые личинки этого вида вылупляются примерно в начале апреля, а основная масса — в конце апреля, так как гидрологическая весна в данном районе наступает позже [Sedova, Grigorev, 2022].

Выводы. Описанные в данном исследовании личинки, отнесённые нами к ?*Spirontocaris arcuata*, оказались наиболее близкими по морфологии и размерам к зоэа *Spirontocaris murdochi* и *S. intermedia*. Форма 1, предположительно, имеет более шести стадий зоэа, поскольку у зоэа VI ещё недостаточно развиты некоторые структуры. Так, антеннулы развиваются с некоторым отставанием, на первых плеоподах ещё не развиты щетинки, а тельсон слегка расширяется к концу, а не сужается, как это характерно для последней стадии зоэа каридных креветок с неукороченным развитием. Форма 2 развивается через шесть стадий зоэа. Обнаружена индивидуальная изменчивость длины рострума, строения переоподов, вооружения антеровентрального края карапакса, а также длины шипа скафоцерита и глубины выемки на терминальном крае тельсона. Наименее изменчивыми и, следовательно, наиболее надёжными признаками для видовой идентификации оказались вооружение максилл у всех стадиях и максилл у младших зоэа, относительная длина рострума, а также морфология антенн и переоподов. Сроки личиночного развития ?*S. arcuata* в восточной части Охотского моря и в Авачинском заливе несколько различаются, но морфология и количество стадий в этих районах сходны. Из личинок всех видов рода *Spirontocaris* личинки ?*S. arcuata* были самыми многочисленными и встречались чаще других.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Бандурин К. В., Карпинский М. Г. *Креветки северной части Охотского моря*. Москва : Изд-во ВНИРО, 2015. 214 с. [Bandurin K. V., Karpinsky M. G. Shrimps and prawns of the northern part of the Sea of Okhotsk. Moscow : VNIRO Publishing, 2015, 214 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/vcazoh>
2. Иванов Б. Г. Личинки некоторых дальневосточных креветок в связи с их систематическим положением // *Зоологический журнал*. 1971. Т. 50, вып. 5. С. 657–665. [Ivanov B. G. Larvae of some Far East shrimps in relation to their taxonomic status. *Zoologicheskii zhurnal*, 1971, vol. 50, no. 5, pp. 657–665. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/ihtnvi>
3. Кобякова З. И. Десятиногие раки (Decapoda) Охотского и Японского морей // *Учёные записки / Ленинградский государственный университет*. 1937. № 15. С. 93–154. [Kobyakova Z. I. Desyatinogie raki (Decapoda) Okhotskogo i Yaponskogo morei. *Uchenye zapiski / Leningradskii gosudarstvennyi universitet*, 1937, no. 15, pp. 93–154. (in Russ.)]
4. Макаров Р. Р. *Личинки креветок, раков-отшельников и крабов западнокамчатского шельфа и их распределение*. Москва : Наука, 1966. 163 с. [Makarov R. R. *Lichinki krevetok, rakov-otshel'nikov i krabov zapadnokamchatskogo shel'fa i ikh raspredelenie*. Moscow : Nauka, 1966, 163 p. (in Russ.)]
5. Марин И. Н. *Малый атлас десятиногих ракообразных России*. Москва : Тов-во научных изданий КМК, 2013. 145 с. [Marin I. N. *Atlas of Decapod Crustaceans of Russia*. Moscow : KMK Scientific Press, 2013, 145 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/nsqtuk>
6. Пущина О. И., Соломатов С. Ф., Калчугин П. В., Будникова Л. О. Питание и пищевые отношения массовых видов рогатковых (Cottidae, Pisces) зал. Петра Великого (Японское море) в летний период // *Известия ТИНРО*. 2016. Т. 184. С. 186–203. [Pushchina O. I., Solomatov S. F., Kalchugin P. V., Budnikova L. L. Feeding and food relations of mass species of sculpins (Cottidae, Pisces) in Peter the Great Bay (Japan Sea) in summer. *Izvestiya TINRO*, 2016, vol. 184, pp. 186–203. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-184-186-203>
7. Седова Н. А. *Морфология и экология личинок каридных креветок морских вод Камчатки*

- и Чукотки. Петропавловск-Камчатский : Камчатский государственный технический университет, 2019a. 180 с. [Sedova N. A. *Morfologiya i ekologiya lichinok karidnykh krevetok morskikh vod Kamchatki i Chukotki*. Petropavlovsk-Kamchatsky : Kamchatskii gosudarstvennyi tekhnicheskii universitet, 2019a, 180 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/aevzmv>
8. Седова Н. А. Морфология личинок *Spirontocaris intermedia* Makarov, Kobjakova, 1936 (Decapoda, Thoridae) из прикамчатских вод // *Вестник Камчатского государственного технического университета*. 2023. № 65. С. 41–61. [Sedova N. A. Morphology of larvae of *Spirontocaris intermedia* Makarov, Kobjakova, 1936 (Decapoda, Thoridae) from the marine waters near Kamchatka. *Vestnik Kamchatskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2023, vol. 65, pp. 41–61. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2023-65-41-61>
 9. Седова Н. А. Морфология личинок *Spirontocaris ochotensis* (Brandt, 1851) (Decapoda, Thoridae) из прикамчатских вод // *Зоологический журнал*. 2022. Т. 101, № 11. С. 1216–1231. [Sedova N. A. Morphology of the larvae of *Spirontocaris ochotensis* (Brandt, 1851) (Decapoda, Thoridae) from near-Kamchatka waters. *Zoologicheskii zhurnal*, 2022, vol. 101, no. 11, pp. 1216–1231. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.31857/s0044513422090094>
 10. Седова Н. А. Особенности личиночного развития креветок рода *Spirontocaris* (Decapoda, Thoridae) из северо-западной части Тихого океана // *Вестник Камчатского государственного технического университета*. 2020. № 51. С. 73–82. [Sedova N. A. Features of larval development of shrimps of genus *Spirontocaris* (Decapoda, Thoridae) in the northwest Pacific. *Vestnik Kamchatskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2020, no. 51, pp. 73–82. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2020-51-73-82>
 11. Седова Н. А. Экологическая классификация каридных креветок (Decapoda, Caridea) из прикамчатских вод по типу личиночного развития // *Вестник Камчатского государственного технического университета*. 2019b. № 48. С. 104–115. [Sedova N. A. Ecological classification of caridean shrimps (Decapoda, Caridea) from adjacent Kamchatka marine waters based on larval development. *Vestnik Kamchatskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2019b, no. 48, pp. 104–115. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2019-48-104-115>
 12. Слизкин А. Г. *Атлас-определитель крабов и креветок дальневосточных морей России*. Владивосток : ТИНРО-Центр, 2006. 255 с. [Slizkin A. G. *Atlas-opredelitel' krabov i krevetok dal'nevostochnykh morei Rossii*. Vladivostok : TINRO-Tsentr, 2006, 255 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/qktzld>
 13. Соколов А. С. Десятиногие ракообразные (Decapoda) Японского и южной части Охотского морей (по материалам 20-го и 23-го рейсов НИС «Академик Опарин») // *Известия ТИНРО*. 2003. Т. 132. С. 113–121. [Sokolov A. S. Decapoda of the Japan Sea and southern Okhotsk Sea (materials of the 20th and 23rd cruises of RV Academic Oparin). *Izvestiya TINRO*, 2003, vol. 135, pp. 113–121. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/ibzntx>
 14. Чучукало В. И. *Питание и пищевые отношения nektona и nektoбentosa в дальневосточных морях*. Владивосток : ТИНРО-Центр, 2006. 484 с. [Chuchukalo V. I. *Pitanie i pishchevye otноsheniya nektona i nekto-bentosa v dal'nevostochnykh moryakh*. Vladivostok : TINRO-Tsentr, 2006, 484 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/qkqval>
 15. Clark P. F., Calazans D., Pohle G. W. Accuracy and standardization of brachyuran larval descriptions. *Invertebrate Reproduction & Development*, 1998, vol. 33, iss. 2–3, pp. 127–144. <https://doi.org/10.1080/07924259.1998.9652627>
 16. Garm A. Revising the definition of the crustacean seta and setal classification systems based on examinations of the mouthpart setae of seven species of decapods. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2004, vol. 142, iss. 2, pp. 233–252. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2004.00132.x>
 17. Haynes E. B. Description of early stage zoeae of *Spirontocaris murdochi* (Decapoda, Hippolytidae) reared in the laboratory. *Fishery Bulletin*, 1984, vol. 82, iss. 3, pp. 523–528.
 18. Haynes E. B. Early zoeal stages of *Lebbeus polaris*, *Eualus suckleyi*, *E. fabricii*, *Spirontocaris arcuata*, *S. ochotensis*, and *Heptacarpus camtschaticus* (Crustacea, Decapoda, Caridea, Hippolytidae)

- and morphological characterization of zoeae of *Spirontocaris* and related genera. *Fishery Bulletin*, 1981, vol. 79, no. 3, pp. 421–440.
19. Khamnamtong B., Klinbunga S., Menasveta P. Species identification of five penaeid shrimps using PCR-RFLP and SSCP analyses of 16S ribosomal DNA. *Journal of Biochemistry and Molecular Biology*, 2005, vol. 38, iss. 4, pp. 491–499. <https://doi.org/10.5483/bmbrep.2005.38.4.491>
 20. Pascoal A., Barros-Velázquez J., Ortea I., Cepeda A., Gallardo J. M., Calo-Mata P. Molecular identification of the black tiger shrimp (*Penaeus monodon*), the white leg shrimp (*Litopenaeus vannamei*) and the Indian white shrimp (*Fenneropenaeus indicus*) by PCR targeted to the 16S rRNA mtDNA. *Food Chemistry*, 2011, vol. 125, iss. 4, pp. 1457–1461. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2010.10.053>
 21. Sedova N. A., Grigoriev S. S. Peculiarities of distribution of caridean shrimp larvae (Decapoda, Caridea) in eastern part of the Sea of Okhotsk. *Vestnik Kamchatskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2022, vol. 61, pp. 105–120. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2022-61-105-120>
 22. Sedova N. A., Grigoriev S. S. Morphology of the larval stages of *Spirontocaris murchisoni* Rathbun, 1902 (Decapoda: Thoridae) from adjacent waters of Kamchatka. *Arthropoda Selecta*, 2022, vol. 31, no. 1, pp. 19–33. <https://doi.org/10.15298/arthscl.31.1.03>
 23. Sokolov V. I. Decapod crustaceans of the southwest Kamchatka shelf: R/V “Professor Levanidov” collection in June 1996. *Arthropoda Selecta*, 2001, vol. 10, no. 2, pp. 103–136.
 24. Squires H. J. Decapod crustacean larvae from Un-gava Bay. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 1993, vol. 10, pp. 1–157.

**MORPHOLOGY OF LARVAE OF A SHRIMP
?SPIRONTOCARIS ARCUATA RATHBUN, 1902 (DECAPODA, THORIDAE)
FROM WATERS ADJACENT TO KAMCHATKA**

N. Sedova^{1,2} and S. Grigoriev²

¹Kamchatka State Technical University, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russian Federation

²Kamchatka Branch of Pacific Geographical Institute of FEB RAS,
Petropavlovsk-Kamchatsky, Russian Federation

E-mail: sedova67@bk.ru

Description is given of two forms of larvae of the genus *Spirontocaris* (the family Thoridae), presumably assigned to the species *S. arcuata*: I–VI stages from plankton samples taken in the eastern Sea of Okhotsk and the Kamchatka waters of the northwestern Pacific Ocean. The main differences in morphological traits between larvae of various stages are revealed. Significant individual variability in size, rostrum length, degree of antenna development, number of anteroventral spines, and telson shape is found. The least variable and, accordingly, the most reliable traits for identifying the species are the morphology of the antennules, pleopods, and pereopods, the armament of the maxillae at all stages, and the armament of the maxillae in younger larvae. The asymmetry of the structure of the antennae, carapace, maxillulae, maxillae, pereopods, and maxillipeds is shown. Morphological forms differ in size, length of pleonal spines, telson shape, and degree of development of antennules and pleopods.

Keywords: *Spirontocaris*, larvae, stage, form, variability, northwestern Pacific, Sea of Okhotsk