

УДК 597-53:591.524.12+595.384.12

МОРФОЛОГИЯ ДЕКАПОДИТНЫХ СТАДИЙ *ARGIS LAR* (OWEN 1839) (CARIDEA, CRANGONIDAE) ИЗ КРОНОЦКОГО ЗАЛИВА (ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА)

© 2023 г. Н. А. Седова*

Камчатский государственный технический университет (КамчатГТУ),
Петропавловск-Камчатский, 683003 Россия

*e-mail: sedova67@bk.ru

Поступила в редакцию 18.10.2022 г.

После доработки 03.12.2022 г.

Принята к публикации 20.12.2022 г.

Описаны две декаподитные стадии креветки *Argis lar* (семейство Crangonidae) из планктона Кроноцкого залива (северо-западная часть Тихого океана, Восточная Камчатка). Проведено сравнение имеющихся личинок с декаподитами других видов этого семейства, для которых характерно укороченное развитие. Первая и вторая декаподитные стадии имеют близкие размеры и сходные черты строения плеона, карапакса, антенн, мандибул, максилл, переоподов и плеоподов. Существенные различия у первой и второй декаподитных стадий *A. lar* обнаружены в морфологии тельсона, максиллипод, антеннул. На второй декаподитной стадии задний медианный шип сдвигается к середине карапакса, количество сегментов эндоподита антеннул и максиллипод увеличивается, на третьей максиллипиде появляется эпиподит, изменяется форма тельсона, терминальные шипики на тельсоне исчезают, относительная длина угловых щетинок уменьшается. Высказано предположение, что козырьковые шримсы могут иметь от трех до пяти личиночных стадий.

Ключевые слова: креветки, морфология личинок, укороченное развитие, декаподитные стадии, Crangonidae, *Argis lar*

DOI: 10.31857/S0044513423030121, **EDN:** BXARRQ

Argis Krøyer 1842 (козырьковые шримсы) — род каридных креветок, имеющих сокращенное развитие, включает в себя 10 видов (De Grave et al., 2009). Некоторые из них имеют промысловое значение. Пять видов этого рода обитают в прикамчатских водах: *Argis crassa* (Rathbun 1899), *A. dentata* (Rathbun 1902), *A. lar* (Owen 1839), *A. ovifer* (Rathbun 1902) и *A. ochotensis* Komai 1997 (Слизкин, 2006; Марин, 2013). Козырьковый шримс обыкновенный *A. lar* относится к широко распространенным относительно холодноводным видам, которые встречаются при температуре воды ниже 0°C на глубинах до 400 м, но основные его запасы сосредоточены на глубине 80–150 м (Соколов, 2001; Sokolov, 2001). Он смог приспособиться не только к суровым условиям Берингова и Охотского морей и Кроноцкого залива, но и к специфике Японского моря.

Эти зарывающиеся креветки питаются детритом и представителями эпифауны (Кобяков, 2019). Вид коммерчески эксплуатируется в Японском море, а также имеет большое значение в питании промысловых рыб (Hayashi, 2010). Плотность поселений козырькового шримса может достигать 60–70 кг/км². В последнее время на российском Дальнем Востоке отмечен значительный интерес к ранее

невыстроенным ресурсам козырьковых шримсов. Новые районы промысла этих креветок появились в Татарском проливе и в Шантарском районе Охотского моря (Юрьев и др., 2020).

Репродуктивную биологию *A. lar* изучали у побережья Японии и Южной Кореи (Nakano, 1993; Sawada, 1994; Uji, 1994; Sawada, Sadakata, 1996; Hayashi, 2010; Seo et al., 2011). Фужита с соавторами исследовали филогеографическую и возрастную структуры *A. lar* для того, чтобы понять, как климатические колебания плейстоцена могли повлиять на историю расселения этого вида (Fujita et al., 2017, 2021). О распределении и развитии *A. lar* в прикамчатских водах известно немного, а динамика их запасов и особенности биологии практически не изучены. Имеются отдельные сведения о морфологии и распределении взрослых особей в южной части западно-камчатского шельфа (Соколов, 2001; Sokolov, 2001). Описаны три стадии зоза этого вида из восточной части Охотского моря и Авачинского залива (Макаров, 1966; Sedova, Grigoryev, 2018).

Декаподитные стадии служат переходными формами между зоза и ювенильной особью. Для многих видов креветок семейства Crangonidae описания

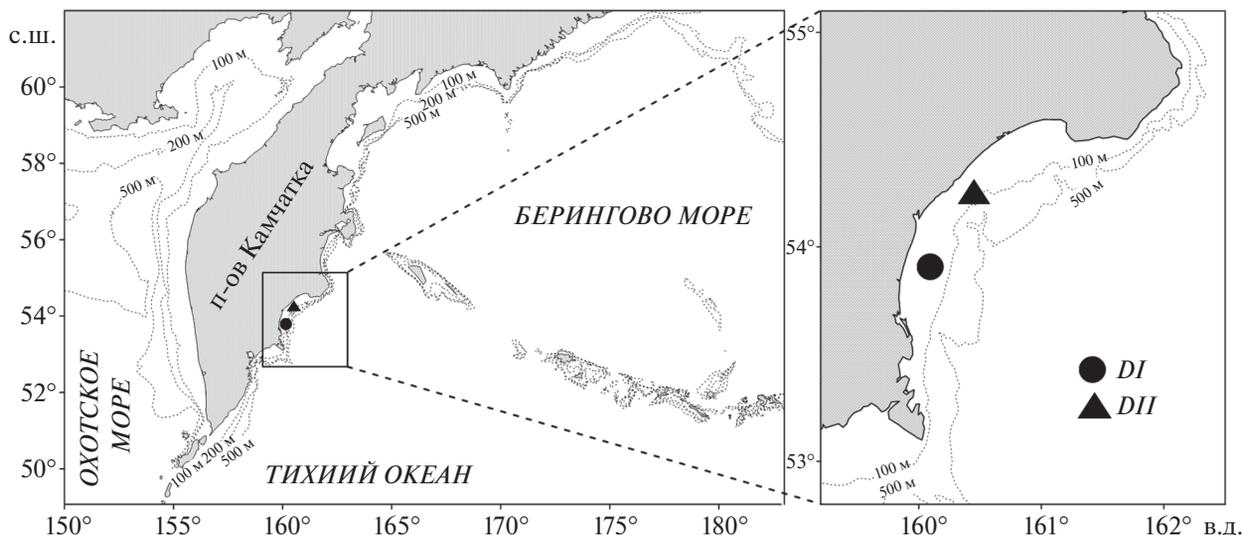


Рис. 1. Точки поимки декаподитных стадий *Argis lar*. *DI*, *DII* – первая и вторая декаподитные стадии, соответственно.

декаподитов отсутствуют. Скудность таких данных связана со сложностью поимки этих стадий в море и плохой выживаемостью личинок в лабораторных условиях. На этом этапе развития креветки обитают в придонном слое, который при планктонных исследованиях остается необловленным, а в ловушки декаподиты не попадают из-за малых размеров. Единичные экземпляры изредка попадают в планктонную сеть. Каждая такая находка представляет большой интерес. Сравнительные исследования декаподитных стадий могут быть полезны для выяснения филогенетических связей между отдельными таксонами креветок.

Во время ихтиопланктонной съемки по программе КамчатНИРО в 2017 г. в прибрежных водах у юго-восточных берегов Камчатки было поймано много личинок рода *Argis*. На двух станциях в Кроноцком заливе были пойманы декаподиты, находящиеся на двух последовательных стадиях развития. На основании сходства размеров и морфологии с последней стадией зоэа *A. lar*, описанной нами ранее (Sedova, Grigoriev, 2018), пойманные личинки были отнесены именно к этому виду.

Цель данного исследования – описать декаподитные стадии *A. lar* из прикамчатских вод и охарактеризовать их отличия от других представителей семейства Crangonidae.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для данной работы послужили сборы планктона, выполненные сотрудниками КамчатНИРО в тихоокеанских водах вблизи Восточной Камчатки в апреле–мае 2017 г. Над глубинами от 5 до 560 м использовали ихтиопланктонную коническую сеть с диаметром входного отверстия 80 см и шагом ячеи 0.56 мм. В районах меньших глубин выполняли вертикальный то-

тальный лов в слое 500–0 м и от дна до поверхности. Всего было обработано 23 пробы из Кроноцкого залива и 170 проб из Авачинского залива. В пробах обнаружено много личинок из рода *Argis* (30 экз. второй стадии зоэа и 2 декаподита из этого же рода). Места поимки декаподитных стадий показаны на рис. 1.

Личинок, фиксированных в 4%-ном формалине, рассматривали под микроскопом при увеличении 32×, 56×, 120×. Подробно изучали строение карапакса, плеона, тельсона и отдельных конечностей. Общую длину личинки измеряли от конца роострума до заднего края тельсона при помощи окуляр-микрометра с точностью до 0.1 мм, длину карапакса – от конца роострума до заднего края карапакса.

На рисунках изображали только те щетинки и шипы, которые сохранились на имеющихся экземплярах. Часть длинных щетинок изображали обрезанными. Для описания типа и вооружения щетинок использовали классификацию Гарма (Garm, 2004): plumose setae – перистые щетинки (ранее их называли опушенными), rarposegrate setae – колючие щетинки, serrate setae – зубчатые щетинки, simple setae – простые (голые) щетинки, cuspidate setae – остроконечные щетинки.

Обозначения и сокращения: *GV* – общий вид личинки, *A1* – антеннула, *A2* – антенна, *Sp* – карапакс, *Mx1* – максиллула, *Mx2* – максилла, *Md* – мандибулы, *Mp1–Mp3* – первая–третья пары максиллипед, *P1–P5* – первая–пятая пары перепод, *pl1–pl5* – первая–пятая пары плеопод, *g* – жабра, *T* – тельсон, *DI* – первая декаподитная стадия, *DII* – вторая декаподитная стадия, *ZII* – вторая стадия зоэа, *ZIII* – третья стадия зоэа.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Признаки, по которым имеющиеся личинки могут быть отнесены к семейству Crangonidae: длинный эндоподит антеннулы с короткими терминальными щетинками и более короткий 2–3-сегментный экзоподит с небольшим количеством эстетасков, наличие крупной ложной клешни на первой паре переопод, отсутствие супраорбитальных шипов, очень маленький эндоподит плеопод с одной апикальной щетинкой при хорошо развитом экзоподите с длинными плавательными щетинками.

Замечено, что у декаподитной стадии в обязательном порядке появляются дорсальные шипы на медианной линии карапакса, а роstrum постепенно приобретает форму, характерную для взрослых особей данного вида, поскольку декаподитная стадия — переходная между зоза и ювенильной особью (Макаров, 1966; Gurney, 1942). Изменения касаются морфологических особенностей карапакса и конечностей. Переоподы к этому времени, как правило, уже сформированы (Sedova, Grigoriev, 2014, 2016). Признаки, по которым пойманные нами личинки могут быть отнесены к декаподитным стадиям:

- наличие шипов на медианной линии карапакса;
- наличие коротких щетинок на постероventральном крае карапакса и на плеврах;
- редуцированный эндоподит максиллулы;
- уменьшается количество щетинок на коксальном эндите максиллулы;
- базиальный эндит, коксальный эндит и эндоподит максиллы редуцированы;
- изменяется морфология эндоподита первой максиллипеды, сокращается количество щетинок на нем;
- наличие проксимальной щетинки на экзоподите первой максиллипеды;
- изменение морфологии эндоподита второй и третьей максиллипед;
- наличие длинных плавательных щетинок на плеоподах;
- редукция части терминальных щетинок на тельсоне (остаются только 2 пары щетинок и 2 пары латеральных шипов).

В районе исследования обитает 8 родов креветок семейства Crangonidae: *Argis* Krøer 1842, *Crangon* Fabricius 1758, *Mesocrangon* Zarenkov 1965, *Metacrangon* Zarenkov 1965, *Neocrangon* Zarenkov 1965, *Paracrangon* Dana 1852, *Rhynocrangon* Zarenkov 1965, *Sclerocrangon* Sars 1883. Главный признак, отличающий пойманных личинок от декаподитов и взрослых представителей рода *Crangon*, — наличие двух шипов на карапаксе. У видов рода *Crangon* всегда имеется только один шип позади роstrума (Макаров, 1966; Tesmer, Broad, 1964; Komai, 1997; Соколов, 2001; Li, Hong, 2003, 2004).

Декаподит рода *Neocrangon* описан ранее (Макаров, 1966; Sedova, Grigoriev, 2016). Он отличается от имеющихся у нас личинок более длинным роstrумом, морфологией максиллулы, максиллы и расположением дорсальных шипов на карапаксе. Декаподит креветок рода *Mesocrangon* отличается формой роstrума, вооружением тельсона, более длинными сегментированными ветвями антеннул и строением первой пары переопод (Sedova, Grigoriev, 2014). Креветки из рода *Sclerocrangon* имеют прямое либо сильно укороченное лецитотрофное развитие на плеоподах самки (Макаров, 1966; Guay et al., 2011; Hibino et al., 2020). Единственный вид этого рода из прикамчатских вод, который имеет планктонную стадию, — *S. salebroosa* (Owen 1839). Декаподит этого вида описан ранее (Макаров, 1968). Он по морфологии отличается от пойманных личинок. У креветок родов *Metacrangon*, *Paracrangon* и *Rhynocrangon* взрослые особи на карапаксе имеют несколько шипов и бугорков сложной формы, которые отсутствуют у пойманных нами личинок. Поэтому имеющиеся в нашем распоряжении декаподиты не могут быть отнесены к этим родам.

Для рода *Argis* описание декаподита из приамериканских вод выполнено Squires (1965), который декаподит был отнесен к *A. dentata*. Первая стадия этого вида была выведена Ивановым (1968) в лабораторных условиях из яиц, полученных от яйценосной самки. По многим признакам этот декаподит отличается от личинок, описанных Сквайрсом из планктона. По нашему мнению, эти личинки принадлежат к виду *A. levior* Rathbun 1902, поскольку в атлантических водах Канады обитает всего два вида из данного рода (Sedova, Grigoriev, 2018). Эти декаподиты имеют сходные черты строения карапакса, плеона и конечностей. Несколько отличается вооружение терминального края тельсона и строение максиллы. Описанный в работе Сквайрса вид в прикамчатских водах не водится. Тем не менее морфология его в меньшей степени отличается от имеющихся в нашем распоряжении декаподитов второй стадии, чем от декаподитов других родов. Как показано выше, пойманные нами декаподиты не могут принадлежать к родам *Crangon*, *Mesocrangon*, *Metacrangon*, *Neocrangon*, *Paracrangon*, *Rhynocrangon* и *Sclerocrangon*. Поэтому мы сочли возможным отнести наших личинок к роду *Argis*.

В тихоокеанских водах, омывающих восточную часть Камчатки, обитают представители четырех видов рода *Argis*: *A. dentata*, *A. lar*, *A. ochotensis*, *A. crassa* (Макаров, 1941; Слизкин, 2006). Взрослые представители *A. crassa* (а, следовательно, и декаподиты) имеют на медиальной линии карапакса дорсальные шипы: 3 крупных и 1 маленький. Зоза этого вида намного крупнее имеющихся у нас личинок (Макаров, 1966; Иванов, 1968; Sedova, Grigoriev, 2018), поэтому пойманных личинок отнести к виду *A. crassa* не представляется возможным.

Взрослые формы *A. dentata*, *A. lar*, *A. ochotensis* несут 2 дорсальных шипа на средней линии кара-

пакса. По этому признаку они похожи на пойманных личинок. Зоэа *A. dentata* крупнее и имеют большее количество щетинок на базальном эндите максиллулы (Иванов, 1968; Sedova, Grigoriev, 2018). Кроме того, экзоподиты антеннул у этих зоэа состоят из двух сегментов, следовательно, на декаподитной стадии они должны иметь не менее трех сегментов. Последние два обстоятельства не позволяют нам отнести наших личинок к *A. dentata*.

Личинки *A. ochotensis* в 1.5–1.8 раз крупнее имеющихся в нашем распоряжении декаподитов, поэтому наших декаподитов к этому виду тоже нельзя отнести. Кроме того, на второй стадии зоэа экзоподит антеннулы *A. ochotensis* уже трехсегментный. Во время съемки 2017 г. в Авачинском заливе было поймано много зоэа II стадии *A. ochotensis*. У некоторых через кутикулу были хорошо видны контуры будущего декаподита с двумя медианными шипами на карапаксе, тремя парами длинных и тремя парами тонких коротких щетинок на тельсоне, как у имеющегося у нас первого декаподита. Однако шип скафоцерита у будущего декаподита явно заходит за край пластины, а не короткий, как у наших декаподитов. В Кроноцком заливе было обнаружено всего две личинки на стадии зоэа II этого вида.

На нескольких станциях, в том числе и на тех, где обнаружены декаподиты, были пойманы старшие зоэа *A. lar*. Личинки этого вида осуществляют переход к придонному образу жизни (декаподит) после II или после III стадии зоэа (Sedova, Grigoriev, 2018). У некоторых через кутикулу заметна следующая, декаподитная, стадия. Можно увидеть, что количество и расположение длинных и коротких терминальных щетинок на тельсоне соответствуют аналогичным показателям первой пойманной нами декаподитной стадии. Шип скафоцерита у следующей стадии короткий, а на карапаксе имеются 2 дорсальных шипа в передней части карапакса. Ветви антеннулы у этих зоэа несегментированные, размеры соответствующие (рис. 2ZII, 2ZIII). Экзоподиты максиллипед у следующей стадии имеют отделенные дистальные членики, как у декаподитов. Кроме того, зоэа *A. lar*, как и пойманные декаподиты, отличаются малыми размерами. На основании общности строения зоэа, декаподитов и взрослых представителей, описанных Соколовым (2001), первую декаподитную стадию можно уверенно отнести к виду *A. lar*.

Через кутикулу первой декаподитной стадии видны контуры тельсона, антеннулы, скафоцерита и рострума следующей декаподитной стадии. Число щетинок и латеральных шипов на тельсоне, а также количество сегментов эндоподита антеннулы и длина шипа скафоцерита соответствуют имеющемуся второму декаподиту. Число сегментов антеннулы, максиллипед и переоподов увеличивается, задний шип на карапаксе несколько сдвигается назад, как это обычно происходит при метаморфозе. Поэтому данная личинка тоже отнесена к виду *A. lar*.

Argis lar (Owen 1839)

Decapodid I (*DI*)

Единственная личинка поймана в Кроноцком заливе 02.05.2017 на станции с глубиной 51 м. Общая длина личинки 6.5 мм, длина карапакса 1.7 мм.

Рострум короткий, направлен вверх под углом 45°, сжат дорсовентрально. На медианной линии карапакса в передней половине имеется 2 небольших шипа (рис. 2DI). Дорсальная поверхность карапакса покрыта короткими волосками (рис. 3Cp). Птеригостомиальный шип маленький. Антеровентральный и постеровентральный края карапакса несут каждый по ряду коротких перистых щетинок. Супраорбитальные шипы отсутствуют. Глаза цилиндрические, подвижные.

Основание антеннулы трехсегментное: первый сегмент с 10 перистыми щетинками на стилочерите, несколькими простыми латеральными щетинками и несколькими короткими перистыми терминальными щетинками на внешнем крае, одним небольшим шипом на вентральной стороне, 1 короткой простой субтерминальной и 1 простой терминальной щетинками на внутреннем крае; второй сегмент с 7–8 маленькими внешними перистыми терминальными щетинками и 1 простой щетинкой на внутреннем крае; третий сегмент основания с 2 маленькими простыми внешними щетинками и 3 простыми маленькими терминальными щетинками. Экзоподит антеннулы 2-сегментный с 5 эстетасками и 3 очень маленькими простыми щетинками; эндоподит 2-сегментный с 6 терминальными простыми щетинками (рис. 3AI).

Основание антенны 2-сегментное, с крупным бугорком на коксоподите и маленькой простой щетинкой на внешнем крае базиподита. Жгутик обломан на обеих антеннах. Скафоцерит с 22–23 перистыми щетинками на внутренне-терминальном крае и 5 маленькими простыми внешними щетинками, шип скафоцерита короткий (рис. 3A2).

Коксальный эндит максиллулы с 4 терминальными простыми щетинками разной длины, базальный эндит с 6 остроконечными терминальными, 2 простыми субтерминальными и 2 перистыми латеральными щетинками; эндоподит несегментированный, с 1 сильно редуцированной субтерминальной щетинкой (рис. 3Mx1). Коксальный эндит максиллы редуцирован, базальный эндит с одной очень маленькой апикальной простой щетинкой, эндоподит несегментированный с 1 маленькой простой апикальной щетинкой, скафоцерит с 24 перистыми щетинками (рис. 3Mx2).

Основание первой пары максиллипед (*Mp1*) с крупным эпиподитом, без щетинок (рис. 3Mp1). Эндоподит *Mp1* трехчленистый, вооружен 0, 1, 2 перистыми щетинками; экзоподит с 1 отделенным на конце члеником, несет 1+1, 3+1 перистые щетинки. Основание второй пары максиллипед без щетинок, с маленьким эпиподитом в виде бугорка (рис. 3Mp2). Эндоподит *Mp2* 3-членистый, во-

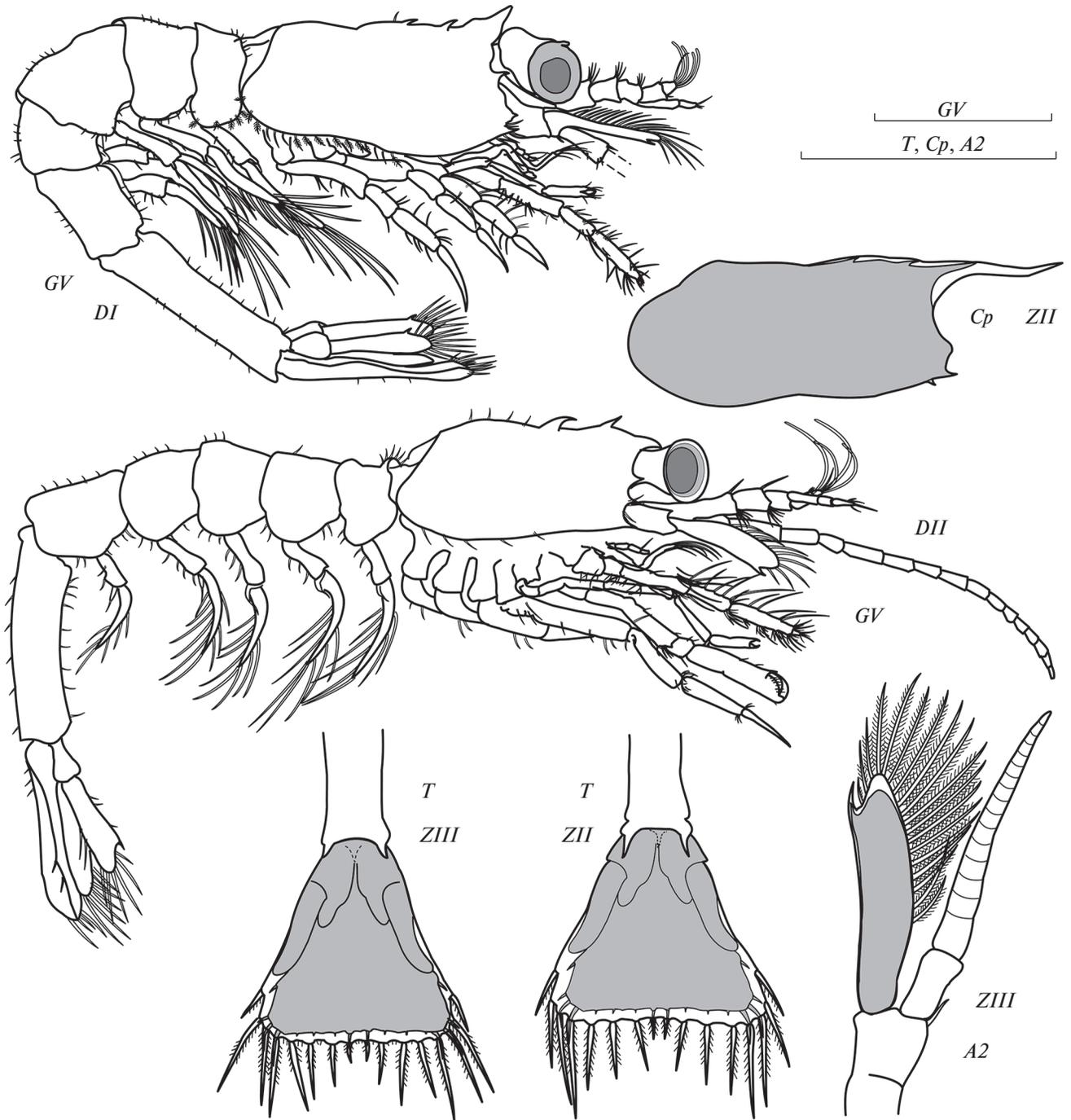


Рис. 2. Морфология личинок *Argis lar*: *T* – тельсон дорсально; *A2* – левая антенна; *Cp* – карапакс латерально; *GV* – общий вид личинки латерально; *DI*, *DII* – первая и вторая декаподитные стадии, соответственно; *ZII*, *ZIII* – вторая и третья стадии зоэа, соответственно. Масштаб 1 мм.

оружен 0, 1 перистой + 6 зубчатыми + 3 колючими щетинками + 2 простых апикальных + 4 остроконечных апикальных; экзоподит 2-членистый, вооружен 2, 3+1 перистыми щетинками. Коксоподит третьей пары ногочелюстей без щетинок, базиподит с 7–8 колючими щетинками; эндоподит 3-членистый, с большим количеством субтер-

минальных и терминальных колючих и зубчатых щетинок; экзоподит с 1 отделенным на конце члеником вооружен 1+1, 3+1 перистыми щетинками (рис. 3*Мр3*).

Первая пара переопод обломана с обеих сторон тела. Вторая пара переопод тонкая, с настоящей клешней, одноветвистая (рис. 3*Р2*). Третья па-

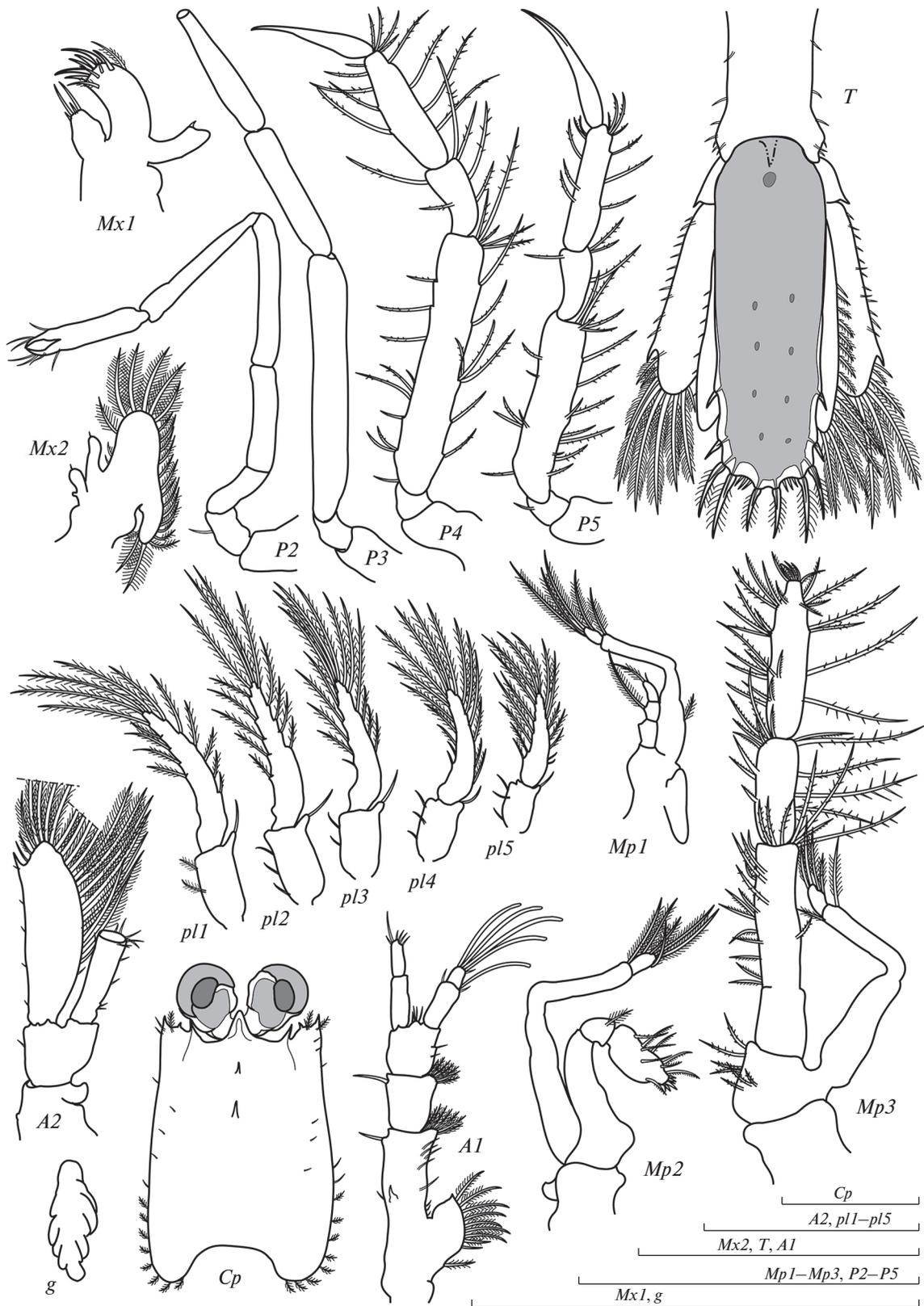


Рис. 3. Морфология карапакса и конечностей первой декаподитной стадии *Argis lar*. *Mx1* – правая максиллула; *Mx2* – правая максилла; *P2–P5* – вторая–пятая левые переоподы; *T* – тельсон и уроподы дорсально; *A1* – левая антеннула; *A2* – правая антенна; *pl1–pl5* – левые плеоподы; *Mp1*, *Mp3* – левые максиллипеды первой и третьей пар, соответственно; *Mp2* – правая максиллипеда второй пары; *g* – жабра в основании переопод; *Cp* – карапакс и глаза дорсально. Масштаб 1 мм.

ра без щетинок, конец поврежден (рис. 3P3). Четвертая и пятая пары переопод одноветвистые, с заостренными дистальными члениками и большим количеством колючих щетинок (рис. 3P4, 3P5). Жабры имеются на всех переоподах (рис. 3g).

Плеон состоит из 6 сомитов, без шипов и выростов, с короткими волосками на дорсальной поверхности; плевральный край несет ряд коротких простых щетинок (рис. 2DI). Задние углы шестого сомита слегка оттянуты и закруглены. Анальный шип хорошо развит. Уроподы двуветвистые: эндоподит длиннее экзоподита, но короче тельсона, с 15–17 перистыми щетинками и 8–9 микротрихиями на внешнем крае; экзоподит с коротким шипом, 13–15 перистыми щетинками на внутренне-терминальном крае и рядом микротрихий на внешнем крае.

Тельсон отделен от анального сомита, терминальный край закруглен. На тельсоне 2 пары латеральных шипов в дистальной части, 3 пары коротких тонких терминальных шипиков и 3 пары перистых щетинок (рис. 3T). На дорсальной поверхности тельсона в проксимальной части имеется 1 круглый хроматофор, в дистальной части — 8 мелких овальных хроматофоров.

Плеоподы двуветвистые, протоподит *pl1* с 2 короткими перистыми щетинками, протоподиты остальных плеоподов несут на латеральной поверхности 2–3 простые короткие щетинки; маленький эндоподит несет 1 простую апикальную щетинку, экзоподит с 13–16 длинными перистыми щетинками; длина плеоподов уменьшается постепенно от первой до пятой пары (рис. 3pl1–3pl5). Через кутикулу тельсона видна следующая стадия с двумя парами латеральных шипов и 3 парами терминальных щетинок примерно равной длины.

Decapodid II (DII)

Единственная личинка поймана в Кроноцком заливе 02.05.2017 на станции с глубиной 55 м. Общая длина личинки 6.5 мм, длина карапакса 1.5 мм.

Рострум очень короткий, в 3 раза короче глаз, направлен вперед. Супраорбитальные шипы отсутствуют, птеригостомиальный шип короткий. На карапаксе имеется 2 дорсальных шипа: задний шип более крупный, расположен вблизи середины карапакса, передний — как у DI, щетиночки на постероventральном крае простые, антеровентральный край гладкий (рис. 2DII).

Стилоцерит с 13 перистыми щетинками, вентральный шип на первом сегменте основания A1 очень маленький, остальное без изменений; экзоподит 2-сегментный с 4–5 эстетасками и 4 голыми щетинками; эндоподит 3-сегментный, с 4–5 короткими простыми щетинками на дистальном сегменте (рис. 4A1). Основание антенны и скафоцерит без изменений, жгутик A2 в 3–3.5 раза длиннее скафоцерита, 16-членистый (рис. 4A2).

Мандибулы одноветвистые, асимметричные, несегментированные, режущий край с 4 крупными зубцами и несколькими мелкими зубчиками (рис. 4Md). Коксальный эндит максиллулы с 2 простыми терминальными щетинками, базиальный эндит и эндоподит без изменений (рис. 4Mx1). Коксальный и базиальный эндиты максиллы редуцированы, эндоподит несегментированный с 2 маленькими простыми терминальными щетинками, скафоцерит без изменений (рис. 4Mx2).

Основание и экзоподит первой пары максиллипед без изменений, эндоподит 4-членистый с 0, 0, 1 перистой, 3 колючими щетинками (рис. 4Mp1). Основание и экзоподит второй пары максиллипед без изменений, эндоподит 3-членистый с 1 простой, 1+1 простыми, 11 зубчатыми щетинками + 3 простыми + 4 остроконечными щетинками (рис. 4Mp2). Коксоподит третьей пары максиллипед без щетинок, с небольшим эпиподитом; базиподит с 5 колючими щетинками; эндоподит 5-членистый, с большим количеством колючих и зубчатых щетинок; экзоподит без изменений (рис. 4Mp3).

Переоподы одноветвистые, хорошо развитые: P1 6-членистая с полностью сформированной крупной ложной клешней; P2 без изменений, P3 6-членистая, с небольшим количеством простых щетинок, дистальный членик тонкий, на конце заострен, P4 и P5 7-членистые, одинакового строения, с большим количеством колючих и простых щетинок, дистальный членик острый (рис. 4P1, 4P5). В основании всех переопод имеются жабры.

Край плеомеров с короткими простыми щетинками, в остальном плеон без изменений (рис. 2DII). Протоподит первого плеопода с простыми щетинками, остальные плеоподы без изменений (рис. 4pl1, 4pl5). Уроподы без изменений (рис. 4T). Тельсон сужается к концу, вооружен 2 парами латеральных шипов и 3 парами перистых щетинок: угловые щетинки в 1.5 раза короче центральных и в 2 раза короче средних (рис. 4T).

ОБСУЖДЕНИЕ

Декаподитные стадии описаны лишь у некоторых видов креветок семейства Crangonidae: *Crangon dalli* Rathbun 1902, *C. septemspinosa* Say 1818, *C. uritai* Hayashiet Kim 1999, *C. hacodatei* Rathbun 1902, *Sclerocrangon boreas* (Phipps 1774), *S. salebrosa*, *Mesocrangon intermedia* (Stimpson 1860), *Neocrangon communis* Rathbun 1899, *Notocrangon antarcticus* (Pfeffer 1887), *Philocheras monacanthus* (Holthuis 1961) (Tesmer, Broad, 1964; Макаров, 1966, 1968, 1973; Gonzalez-Gordillo et al., 2000; Li, Hong, 2003, 2004; Sedova, Grigoriev, 2014, 2016). Сквайрс (Squires, 1965, 1993) описал декаподитную стадию одного из видов рода *Argis* из планктона бухты Унгава, идентифицированного как *A. dentata*. Из вышеперечисленных видов укороченное развитие имеют представители родов *Argis*, *Sclerocrangon* и *Notocrangon*.



Рис. 4. Морфология конечностей второй декаподитной стадии *Argis lar*: *Mx1* – правая максиллула; *Mx2* – правая максилла; *P1–P5* – первая–пятая левые переоподы; *T* – тельсон и уроподы дорсально; *A1* – правая антеннула; *A2* – правая антенна; *pl1–pl5* – правые плеоподы; *Mp1*, *Mp3* – левые максиллипеды первой и третьей пар, соответственно; *Mp2* – правая максиллипеда второй пары; *Md* – мандибулы вентрально. Масштаб 1 мм.

Таблица 1. Сравнение морфологии декаподитов рода *Argis*

| Признак | <i>A. lar DI</i> | <i>A. lar DII</i> | <i>Argis</i> sp. (по: Squires, 1965) |
|--|------------------|-------------------|---|
| Общая длина, мм | 6.5 | 6.7 | 10.3–12.0 |
| Рострум | Короткий | Короткий | Короткий |
| Положение заднего медианного шипа на карапаксе | В передней части | Почти посередине | Посередине |
| Число сегментов эндоподита <i>A1</i> | 2 | 3 | 4 |
| Число сегментов экзоподита <i>A1</i> | 2 | 2 | 3 |
| Шип скафоцерита | Очень короткий | Очень короткий | Почти до края |
| Число щетинок на коксальном эндите <i>Mx1</i> | 4 | 2 | 4 |
| Число щетинок на базальном эндите <i>Mx1</i> | 10 | 10 | 7 |
| Число щетинок на скафогнатите | 23–24 | 23–24 | 39 |
| Число члеников эндоподита <i>Mp1</i> | 3 | 4 | 4 |
| Число члеников эндоподита <i>Mp2</i> | 3 | 3 | 5 |
| Число члеников эндоподита <i>Mp3</i> | 3 | 5 | 6 |
| Эпиподит <i>Mp3</i> | Отсутствует | Отсутствует | Имеется |
| Форма тельсона | Прямоугольный | Сужается | Прямоугольный |
| Латеральные шипы тельсона | 2 пары | 2 пары | 2 пары |
| Терминальные щетинки тельсона | 3 пары | 3 пары | 3 пары |
| Терминальные шипики тельсона | 3 пары | Отсутствуют | 1 пара |

Личинки *N. antarcticus* развиваются в суровых полярных условиях. У них выработались стратегии энергосбережения из-за короткого вегетационного периода. Продолжительность лета может быть недостаточной для соматического роста, поэтому эти креветки нерестятся 1 раз в 2 года и откладывают очень крупные яйца с большим запасом питательных веществ. Инвестиции в крупные эмбрионы были выбраны в противовес полной лецитрофии (Thatje, 2004). Эта же стратегия имеется у креветок рода *Argis* (Заренков, 1965). *N. antarcticus* в своем развитии проходит три личиночные стадии – две стадии зоэа и одну декаподитную стадию (Макаров, 1968). Декаподит этого вида существенно отличается от декаподита рода *Argis* размерами и морфологией карапакса и конечностей. В частности, он имеет длинный рострум, только один крупный медианный шип в передней части карапакса, длинный шип скафоцерита, очень узкий тельсон. Количество щетинок, их положение и вооружение – как у описанной нами второй декаподитной стадии *A. lar*.

Декаподитные стадии видов рода *Sclerocrangon* от остальных родов данного семейства отличаются весьма существенно, поскольку имеют максимальную степень укорочения личиночного развития. Скульптурированные шримсы *S. salebrosa* и *S. boreas* (Phipps 1774) имеют всего две личиночные стадии (зоэа и декаподит), причем у последнего вида развитие идет на плеоподах самки лецитрофно (Макаров, 1968; Hayashi, 2010; Guay et al., 2011). Личинки этих видов имеют крупные размеры, тонкий относительно длинный рострум, бугорки на ка-

рапаксе вместо шипов, чрезвычайно маленький шип скафоцерита, заостренные плевры и сложную форму тельсона с волнистым или закругленным терминальным краем и большим количеством терминальных шипов, нефункционирующие ротовые придатки. Вторая личиночная стадия, декаподитная, может иметь очень малую продолжительность. У японской креветки *Sclerocrangon rex* Komai et Matsuzaki 2016 личинки вылупляются еще более продвинутыми в развитии (Hibino et al., 2020).

От описанного Сквайрсом (Squires, 1965) декаподита козырькового шримса из канадских вод личинки, пойманные нами, отличаются по морфологии скафоцерита, антеннулы, максиллулы, максиллипед, плеоподов и тельсона. Личинки из американских вод значительно крупнее, задний шип карапакса у них сдвинут на самую середину, количество сегментов ветвей антеннулы и максиллипед больше по сравнению с *A. lar*. Декаподит из канадских вод имеет более длинный шип скафоцерита и более длинные уроподы. Особого внимания заслуживает тот факт, что базальный эндит максиллулы этого вида имеет всего 7 щетинок (табл. 1). Несколько отличается строение плеопод: у личинок, отловленных нами, эндоподит несет всегда только одну апикальную щетинку, а у канадского вида – 1 или 2 щетинки. Форма и морфология тельсона ближе к первой декаподитной стадии, имеющейся в нашем распоряжении.

Описанные в данной работе декаподитные стадии *A. lar* имеют одинаковые размеры и сходные черты строения плеона, карапакса, антенн, мандибул, максилл, переоподов и плеоподов. Имеет-

ся незначительная разница в размере карапакса и длине роострума. Положение медианных шипов на карапаксе несколько различается. Задний шип у второй стадии сдвинут ближе к середине. Коксоподит максиллулы на первой стадии вооружен четырьмя щетинками, на второй стадии — двумя.

Существенные различия у первой и второй декаподитных стадий *A. lar* обнаружены в морфологии тельсона, максиллипод, антеннул. Все они связаны с продолжением метаморфоза. На второй стадии увеличивается число сегментов эндоподита антеннул и максиллипод, на третьей максиллипиде появляется эпиподит. Самые заметные изменения происходят с тельсоном: изменяется его форма, терминальные шипики исчезают, относительная длина угловых щетинок уменьшается. У ювенильных особей козырькового шримса задний дорсальный шип на карапаксе смещен ближе к середине, а у половозрелых креветок — еще дальше (Sokolov, 2001). Следовательно, относительное положение заднего шипа с возрастом может несколько изменяться.

Виды рода *Argis* могут иметь от одной до трех стадий зоэа (Squires, 1965; Макаров, 1966). Количество личиночных стадий может различаться у отдельных особей. Ранее нами было показано, что у козырьковых шримсов могут быть две либо три стадии зоэа (Sedova, Grigoriev, 2018). В данной работе показано, что креветки рода *Argis* могут иметь не одну, а 2 декаподитные стадии. Возможно, одна из них необязательна и отсутствует в районах с более благоприятными условиями. Значит, общее количество личиночных стадий (зоэа и декаподиты) у козырькового шримса может варьировать от трех до пяти.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность экипажам МРТК-316 и сотрудникам КамчатНИРО за сбор материала; А.И. Варкентину — за любезно предоставленные планктонные пробы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Заренков Н.А., 1965. Ревизия родов *Crangon* Fabricius и *Sclerocrangon* G.O. Sars (Decapoda, Crustacea) // Зоологический журнал. Т. XLIV. Вып. 12. С. 1761—1775.
- Иванов Б.Г., 1968. Личинки некоторых дальневосточных креветок семейства Crangonidae (Crustacea, Decapoda) // Зоологический журнал. Т. 47. № 4. С. 534—540.
- Кобяков К.А., 2019. О биологии и составе пищи креветки *Argis lar* (Owen, 1839) (Crustacea, Decapoda, Crangonidae) из Сахалинского залива в июле 2017 г. // Известия КГТУ. № 54. С. 40—50.
- Макаров В.В., 1941. Фауна Decapoda Берингова и Чукотского морей // Исследования дальневосточных морей СССР. Т. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 111—163.
- Макаров Р.Р., 1966. Личинки креветок, раков-отшельников и крабов западнокамчатского шельфа и их распределение. М.: Наука. 164 с.
- Макаров Р.Р., 1968. Об укорочении личиночного развития у десятиногих ракообразных (Crustacea, Decapoda) // Зоологический журнал. Т. 47. Вып. 3. С. 348—359.
- Макаров Р.Р., 1973. Личиночное развитие антарктической креветки *Notocrangon antarcticus* (Decapoda, Crangonidae) // Зоологический журнал. Т. 52. Вып. 8. С. 1149—1155.
- Марин И.Н., 2013. Малый атлас десятиногих ракообразных России. М.: Товарищество научных издательств КМК. 145 с.
- Слизкин А.Г., 2006. Атлас-определитель крабов и креветок дальневосточных морей России. Владивосток: ТИНРО-центр. 216 с.
- Соколов В.И., 2001. Замечания о распространении и морфологической изменчивости пяти видов рода *Argis* (Crustacea, Decapoda, Crangonidae) в Охотском и Японском морях // Зоологический журнал. Т. 80. № 9. С. 1050—1065.
- Юрьев Д.Н., Лукьянов В.С., Поваров А.Ю., 2020. Распределение, промысел и некоторые черты биологии *Sclerocrangon salebrisa* и *Argis lar* (Caridea, Crangonidae) в северо-западной части Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 200. Вып. 3. С. 551—570.
- De Grave S., Pentcheff N.D., Ahyong S.T., Chan T.-Y., Crandall K.A., Dworschak P.C., Felder D.L., Feldmann R.M., Fransen C.H.J.M., Goulding L.Y.D., Lemaitre R., Low M.E.Y., Martin J.W., Ng P.K.L., Schweitzer C.E., Tan S.H., Tshudy D., Weizer R., 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans // The Raffles Bulletin of Zoology. Vol. 21. P. 1—109.
- Fujita J., Drumm D.T., Iguchi A., Tominaga O., Kai Y., Yamashita Y., 2021. Small vs. large eggs: comparative population connectivity and demographic history along a depth gradient in deep-sea crangonid *Argis* shrimps // Biological Journal of the Linnean Society. Vol. XX. P. 1—17. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blab104>
- Fujita J., Drumm D.T., Iguchi A., Ueda Y., Yamashita Y., Ito M., 2017. Deep-sea phylogeographic structure shaped by paleoenvironmental changes and ongoing ocean currents around the Sea of Japan in a crangonid shrimp *Argis lar* // Biological Journal of the Linnean Society. V. XX. P. 1—17. / <https://www.researchgate.net/publication/317628479>
- Garm A., 2004. 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. Vol. 142. P. 233—252.
- Gonzalez-Gordillo J.I., Dos Santos A., Rodriguez A., 2000. Complete larval development of *Philocheras monacanthus* from laboratory culture, with a key to the zoeae of the European species of the genus (Decapoda: Caridea: Crangonidae) // Journal of crustacean biology. Vol. 20(1). P. 75—88. (на португальском языке).
- Guay C., Bernard S.-M., Brethes J.-C., 2011. Strong maternal effects and extreme heterogeneity of progeny development in the caridean shrimp *Sclerocrangon boreas* (Crangonidae) // Marine Biology. Vol. 158(12). P. 2835—2845.
- Gurney R., 1942. Larvae of Decapod Crustacea. London: Ray Society. 306 p.

- Hayashi K., 2010. Prawns, shrimps and lobsters from Japan. Family Crangonidae-genus *Argis* // Aquabiology. Vol. 32. P. 474–480. (на японском языке).
- Hibino M., Matsuzaki K., Konishi K., 2020. First stage larva of the deep-sea giant shrimp *Sclerocrangon rex* (Decapoda, Caridea, Crangonidae) under laboratory conditions // Crustacean Research. Vol. 49. P. 9–14.
- Komai T., 1997. Revision of *Argis dentata* and related species (Decapoda: Caridea: Crangonidae), with description of a new species from the Okhotsk Sea // Journal of Crustacean Biology. Vol. 17(1). P. 135–161.
- Li H.Y., Hong S.Y., 2003. Larval development *Crangon hakodatei* Rathbun (Decapoda: Crangonidae) reared in the laboratory // Oxford Journals Life Sciences Journal of Plankton Research. Vol. 25. I. 11. P. 1367–1381.
- Li H.Y., Hong S.Y., 2004. Larval development of *Crangon uritai* (Decapoda: Crangonidae) reared in the laboratory // Journal of Crustacean Biology. Vol. 24(4). P. 576–591.
- Makarov R.R. 1968. On the larval development of the genus *Sclerocrangon* G.O. Sars (Caridea, Crangonidae) // Crustaceana. Vol. 18. P. 27–37.
- Nakano S., 1993. Rearing of ovigerous females in *Argis lar* // Contributions to the Fisheries Research in the Japan Sea. Vol. 29. P. 77–91. (на японском языке).
- Sawada K., 1994. Ecology of *Argis* shrimps off Ishikawa Prefecture // Contributions to the Fisheries Research in the Japan Sea. Vol. 31. P. 57–67. (на японском языке).
- Sawada K., Sadakata T., 1996. Reproductive ecology of *Argis hozawai* and *A. lar* off the Noto Peninsula // Contributions to the Fisheries Research in the Japan Sea. Vol. 34. P. 15–21. (на японском языке).
- Sedova N.A., Grigoriev S.S., 2014. Megalopa of *Mesocrangon intermedia* (Decapoda, Crangonidae) from the eastern part of the sea of Okhotsk // Zoosystematica Rossica. Vol. 23(2). P. 189–197.
- Sedova N.A., Grigoriev S.S., 2016. Decapodid stage of *Neocrangon communis* (Decapoda, Crangonidae) from the eastern part of the Sea of Okhotsk // Zoosystematica Rossica. Vol. 25(1). P. 13–22.
- Sedova N.A., Grigoriev S.S., 2018. Morphological features of larvae of the genus *Argis* Kroyer 1842 (Decapoda, Crangonidae) from coastal Kamchatka and adjacent waters // Zoosystematica Rossica. Vol. 27(1). P. 11–33.
- Seo Y.S., Park H.M., Oh C.W., 2011. Reproductive biology of *Argis lar* from the East Sea of Korea (Decapoda, Natantia) // Crustaceana. Vol. 85. P. 551–569.
- Sokolov V.I., 2001. Decapod Crustaceans of the Southwest Kamchatka Shelf: R/V “Professor Levanidov” collection in June 1996 // Arthropoda Selecta. Vol. 10(2). P. 103–136.
- Squires H.J., 1965. Larvae and megalopa of *Argis dentata* (Crustacea: Decapoda) from Ungava Bay // Journal Fisheries Research Board of Canada. Vol. 22. P. 69–82.
- Squires H.J., 1993. Decapod Crustacean Larvae from Ungava Bay // Journal of Northwest Atlantic Fishery Science. Vol. 15. 168 p.
- Tesmer C.A., Broad A.C., 1964. The larval development of *Crangon septemspinosa* (Say) (Crustacea: Decapoda) // The Ohio Journal of Science. July. Vol. 64(4). P. 239–250.
- Thatje S., 2004. Reproductive trade-offs in benthic decapod crustaceans of high southern latitudes: tolerance of cold and food limitation // Berichte zur Polar- und Meeresforschung (Reports on Polar and Marine Research). Vol. 483. 183 p.
- Uji R., 1994. Distribution and ecology of the genus *Argis* off the San-in area // Contributions to the Fisheries Research in the Japan Sea. Vol. 31. P. 75–79. (на японском языке).

MORPHOLOGY OF THE DECAPODITE STAGES OF *ARGIS LAR* (OWEN 1839) (CARIDEA, CRANGONIDAE) FROM THE KRONOTSKY BAY, EASTERN KAMCHATKA

N. A. Sedova*

Kamchatka State Technical University (KamchatGTU), Petropavlovsk-Kamchatsky, 683003 Russia

*e-mail: sedova67@bk.ru

Two decapodite stages of the shrimp, *Argis lar*, family Crangonidae, from the plankton off the Kronotsky Bay, northwestern Pacific, eastern Kamchatka, are described. Comparison of the available larvae were morphologically compared with decapodites of other species of this family with a shortened development. The first and second decapodite stages were similar in size and structural features of the pleon, carapace, antennae, mandibles, maxillae, pereopods, and pleopods. Significant differences were found in the morphology of the telson, maxilliped, and antennules in the first and second decapodite stages of *A. lar*. In the second decapodite stage, the posterior median spine shifted to the middle of the carapace, the number of antennular and maxilliped endopod segments were increased, the epipodite appeared in the third maxilliped, the shape of the telson changed, the terminal spines in the telson disappeared, and the relative length of the angular setae were decreased. Kuro shrimps are thought to have three to five larval stages.

Keywords: shrimp, larval morphology, shortened development