

Zarenkov, N.
1965

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

CARDED

LIBRARY
DIVISION OF CRUSTACEA

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Том XLIV

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

p. 1776

LIBRARY
Division of Crustacea

12

МОСКВА · 1965

To Dear Sir Fenner A. Chase Jr.
with compliments
Moscow N. Zaremko
25.11.1965

УДК 595.384 : 592/599

Revision of the genus

**РЕВИЗИЯ РОДОВ CRANGON FABRICIUS И SCLEROCRANGON
G. O. SARS (DECAPODA, CRUSTACEA)**

Н. А. ЗАРЕНКОВ

Кафедра зоологии беспозвоночных биолого-почвенного факультета
Московского государственного университета

ВВЕДЕНИЕ

Роды Crangon и Sclerocrangon, к которым относятся обыкновенные представители нашей фауны, остаются слабо изученными и их взаимные отношения не ясны. Близость Sclerocrangon к антарктическому представителю семейства — *Notocrangon antarcticus* (Pf.) установлена уже давно (Coutiere, 1917), но вследствие того, что отношения Crangon с Sclerocrangon не выяснены, этот вопрос также требует уточнения. Следует присоединиться к мнению Холтхейса (L. V. Holthuis, 1955) о том, что положение *Notocrangon* может быть выяснено только на основе общей ревизии близких к этому роду Crangon и Sclerocrangon. Нам представляется, что при этом следует рассмотреть и *Nectocrangon*, своеобразный род, несомненно близкий к упомянутым трем.

Наиболее полный список видов этих родов приведен у Де Мана (J. G. de Man, 1920). Вместе с описанными позже (Бирштейн и Виноградов, 1951, 1953; Кобякова, 1937, 1955; Chase, 1937; Yokoza, 1933, 1939; Yaldwyn, 1960; de Man, 1929) в настоящее время известно больше 60 видов, относимых к родам Crangon, Sclerocrangon, Nectocrangon, Notocrangon. Четыре из них с большими или меньшими сомнениями мы считаем синонимами широко распространенного в европейских водах *S. crangon* (L.). Японский *S. gasuyebi* Yok., по-видимому, синоним *S. boreas* Phipps; южноафриканский *S. capensis* Stimpson не сохранился, как нам любезно сообщил об этом доктор Чейз (Chase, Вашингтон, США), и потому существование этого вида нуждается в подтверждении. Таким образом, мы полагаем, что в четырех рассматриваемых родах имеется 58 видов. Благодаря богатейшим коллекциям Института океанологии АН СССР, присылке материалов из Национального музея США и с кафедры гидробиологии Ленинградского университета¹ мне удалось изучить строение 39 видов; в отношении остальных пришлось ограничиться литературными данными.

Изучаемые роды в значительной степени основаны на особенностях скульптуры покровов тела. Функциональное значение этих признаков до сих пор не выяснено, использование их не всегда приводит к положительным результатам. В частности, этот признак очень трудно использовать для отличия Crangon от Sclerocrangon. Применение другого признака — эндоподита II плеопода самца затруднено потому, что этот признак остается неизвестным для большинства видов. Наконец, для целей систе-

¹ В связи с этим приношу глубокую благодарность д-ру Чейзу и директору Национального музея США Стюарту, а также доценту Ленинградского университета З. И. Кобяковой.

матики используются особенности строения жаберного аппарата. Считается, что у представителей рода *Crangon* есть артробранхий на наружной ногочелюсти, а у *Sclerocrangon* такой жабры нет (Holthuis, 1955). Однако Барнар (К. Н. Barnard, 1950) считает, что у некоторых *Crangon* имеется артробранхий на наружной ногочелюсти. Поэтому возможность применения этого признака требует проверки.

Анализ данных по морфологии, биологии размножения и метаморфозу позволил прийти к заключению, что виды, относимые к *Crangon* и *Sclerocrangon*, в действительности относятся к пяти различным родам. Диагнозы рассматриваемых родов приводятся ниже.

СИСТЕМАТИКА

1. Род *Crangon* Fabricius, 1758. Типовой вид *C. crangon* (Linne, 1798). Эндоподит II плеопода самца вооружен перистыми щетинками по краям и терминально и длиннее *appendix masculina*. Скульптура покровов тела развита слабо. Род состоит из двух подродов.

Подрод *Crangon* s. str. Типовой вид рода *C.* (*C.*) *crangon* (Linne, 1798). Артробранхий на III ногочелюсти в редуцированном состоянии. На медианной линии карапакса 1 шип, дорсальные кили VI абдоминального сегмента едва намечены или отсутствуют.

alaskensis Rathbun, 1902; *almanni* Kinahan, 1864; *septemspinosa* Say, 1818; *alba* Holmes 1900; *crangon* Linne, 1798; *stylirostris* Holmes, 1900; *holmesi* Rathbun, 1902.

Подрод *Neocrangon* subgen. n. Типовой вид *C.* (*N.*) *communis* (Rathbun, 1899). Артробранхий на III ногочелюсти отсутствует. На медианной линии карапакса 1 шип, дорсальные кили VI абдоминального сегмента выражены хорошо, но не достигают заднего края этого сегмента (рис. 1).

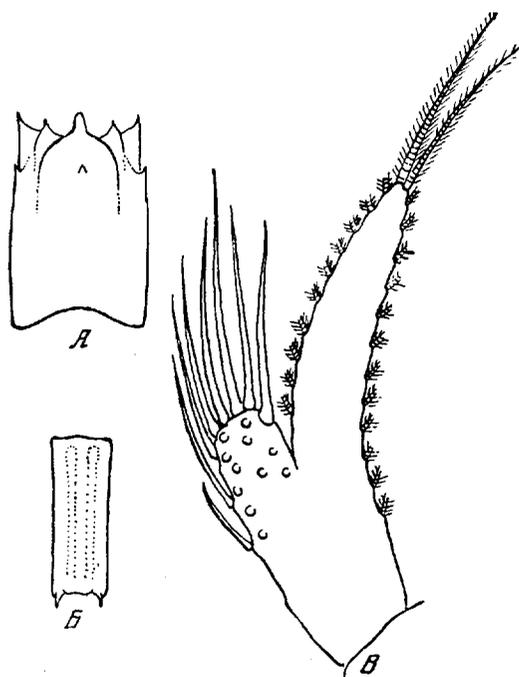


Рис. 1. *Crangon galli* Rathbun
А — карапакс, Б — VI абдоминальный сегмент,
Б' — эндоподит II плеопода самца

abyssorum Rathbun, 1902; ? *geniculata* Yokoya, 1933; *resima* Rathbun, 1902; *communis* Rathbun, 1899; ? *joloensis* de Man, 1929; ? *sagamiense* Balss, 1913; *dalli* Rathbun, 1902; *nigricauda* Stimpson, 1856; ? *zaciae* Chace, 1937; *franciscorum* Stimpson, 1859; *nigromaculata* Lockington, 1877.

2. *Mesocrangon* gen. n. Типовой вид *M. intermedia* (Stimpson, 1860). Эндоподит II плеопода вооружен перистыми щетинками по краям и терминально. Артробранхий на III ногочелюсти отсутствует. На медианной линии карапакса 2 шипа или бугра, на гастральной области латеральный шип. VI абдоминальный сегмент цилиндрической формы, несет 2 отчетливых кили, не достигающих до заднего края этого сегмента. Суборбитальный шип отделен от орбитального края узкой вырезкой (рис. 3).

intermedia Stimpson, 1860; ? *volki* Birstein et Winogradov, 1953; ? *munitella* Walker, 1898.

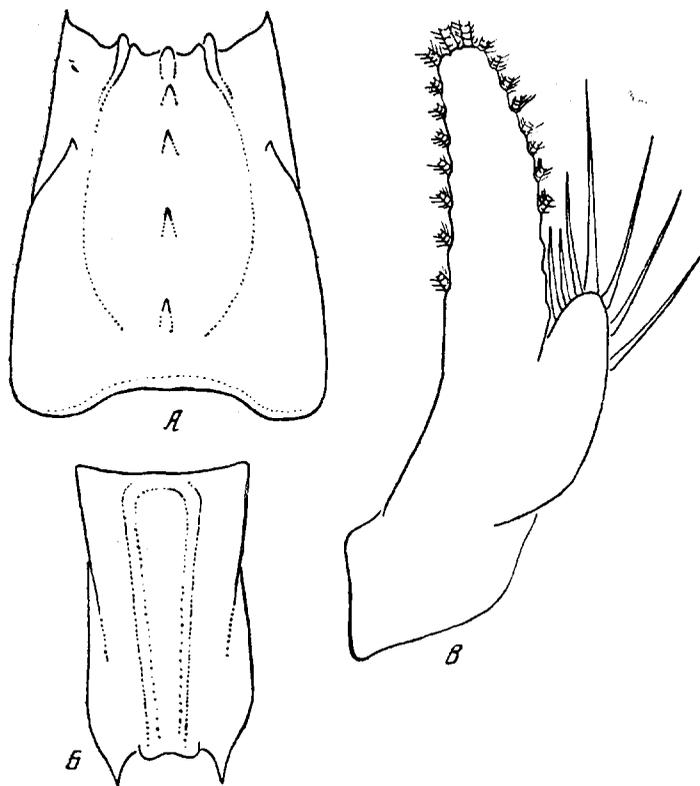


Рис. 2. *Nectocrangon crassa* Rathbun
Обозначения см. на рис. 1

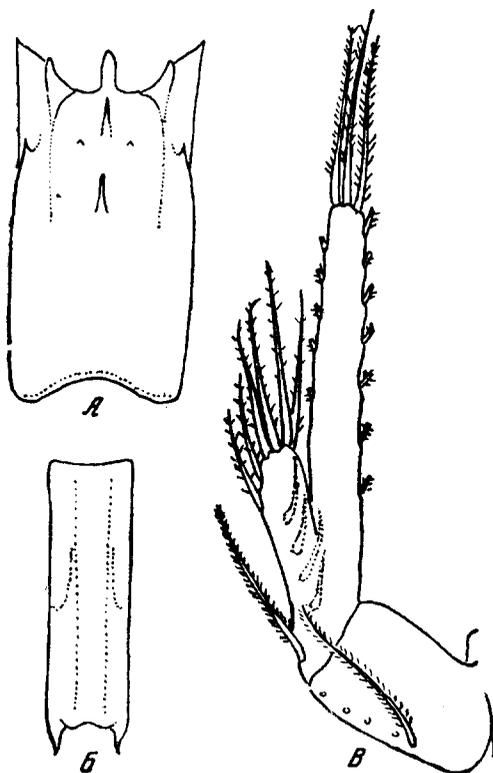


Рис. 3. *Mesocrangon intermedia* (Stimpson)
Обозначения см. на рис. 1

3. *Metacrangon* gen. n. Типовой вид *Met. variabilis* (Rathbun, 1902). Эндоподит II плеопода вооружен перистыми щетинками по краям и терминально. Артробранхий на III ногоchelюсти отсутствует. На медианной линии карапакса 3 шипа, на гастральной области латеральный шип. Дорсальные кили VI абдоминального сегмента отчетливые, но не достигают заднего края сегмента. Задние нижние углы VI абдоминального сегмента образуют направленные в стороны крыловидные лопасти. Передний край карапакса приподнят, суборбитальный шип отделен от орбитального края узкой вырезкой (рис. 4).

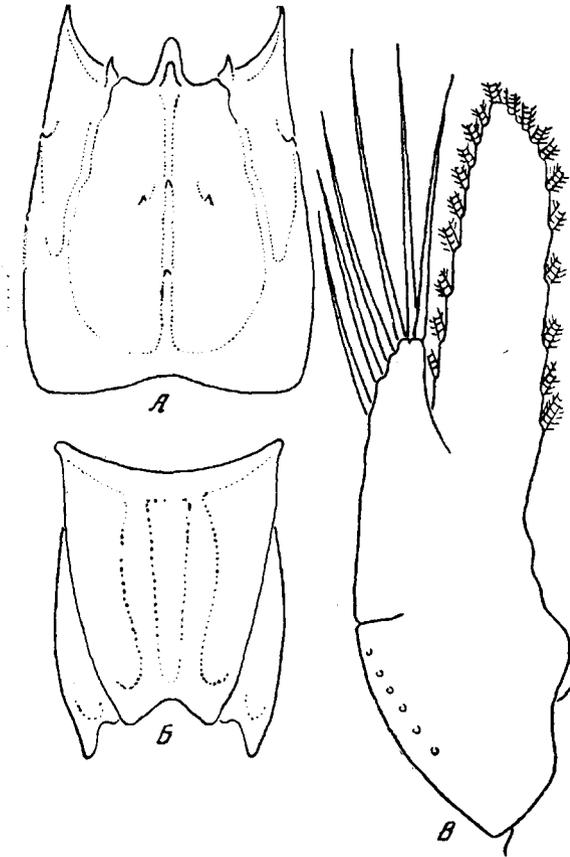


Рис. 4. *Metacrangon robusta* (Kobjakova)
Обозначения см. на рис. 1

хорошо, но не достают до заднего края этого сегмента. Передний край карапакса приподнят, сближенные рострум и орбитальные шипы образуют трубчатое вместилище глаз (рис. 2). Дактилюсы IV—V переоподов сплющены.

alaskensis Kingsley, 1882; *dentata* Rathbun, 1902; *levior* Rathbun, 1902; *californiensis* Rathbun, 1902; *hozawai* Yokoya, 1939; *ovifer* Rathbun, 1902; *crassa* Rathbun, 1899; *lar* Owen, 1839; *sadoensis* Yokoya, 1933; *toyamaensis* Yokoya, 1933.

5. *Rhynocrangon* gen. n. Типовой вид *R. sharpi* (Ortmann, 1895). Эндоподит вооружен лишь 1—2 терминальными щетинками и длиннее *appendix masculina*. Артробранхий на III ногоchelюсти отсутствует. На медианной линии карапакса 3 шипа или низких бугра. Дорсальные кили VI абдоминального сегмента резкие (рис. 5).

alata Rathbun, 1902; *sharpi* Ortmann, 1895.

6. *Sclerocrangon* G. O. Sars, 1883. Типовой вид *S. boreas* Phipps, 1774. Эндоподит сильно редуцирован, *appendix masculina* крупный, вооружен толстыми голыми щетинками. Артробранхий на III ного-

acclivis Rathbun, 1902; *monodon* Birstein et Winog., 1951; *richardsoni* Yaldwyn, 1960; *angusticauda* de Haan, 1849; *hellmarlei* Stebbing, 1914; *munita* Dana, 1852; *robusta* Kobjakova, 1935; *jacqueti* A. M. Edw., 1881; ? *nipponensis* Yokoya, 1933; *spinirostris* Rathbun, 1902; *knoxi* Yaldwyn, 1960; *ochotensis* Kobjakova, 1955; *spinosissima* Rathbun, 1902; *laevis* Yokoya, 1933; *procax* Faxon, 1893; *variabilis* Rathbun, 1902; *lomae* Schmitt, 1921; ? *trigonorostri*s Yokoya, 1933; ? *longirostris* Yokoya, 1933.

4. *Nectocrangon* Brandt, 1837. Типовой вид *N. lar* Owen, 1839. Эндоподит II плеопода самца вооружен перистыми щетинками по краям и терминально и длиннее *appendix masculina*.

Артробранхий на III ногоchelюсти отсутствует. На медианной линии карапакса 2—3 шипа, кили VI абдоминального сегмента развиты

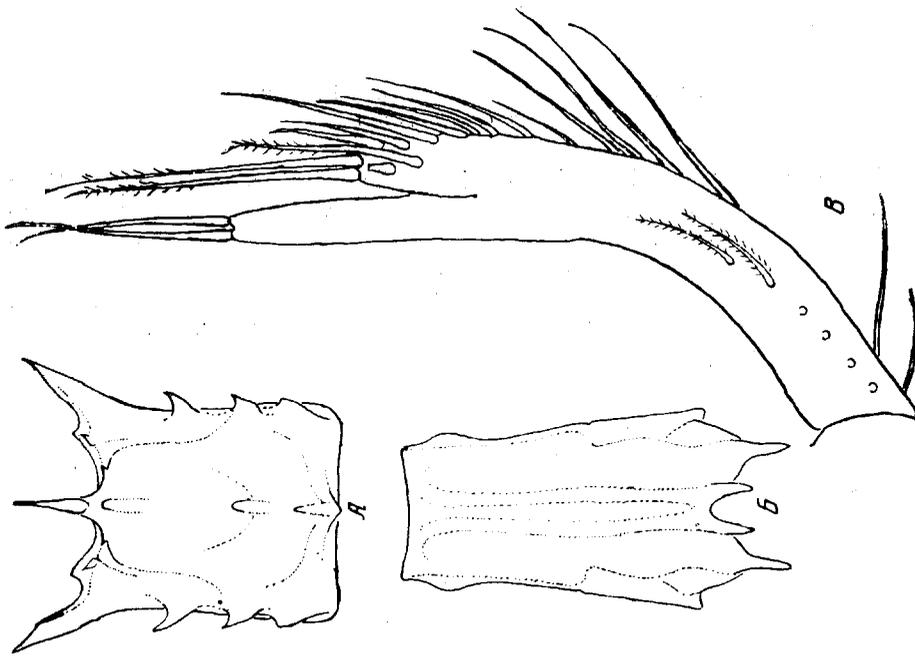


Рис. 5. Rhyposcangon shagri (Ortmann)
Обозначения см. на рис. 1

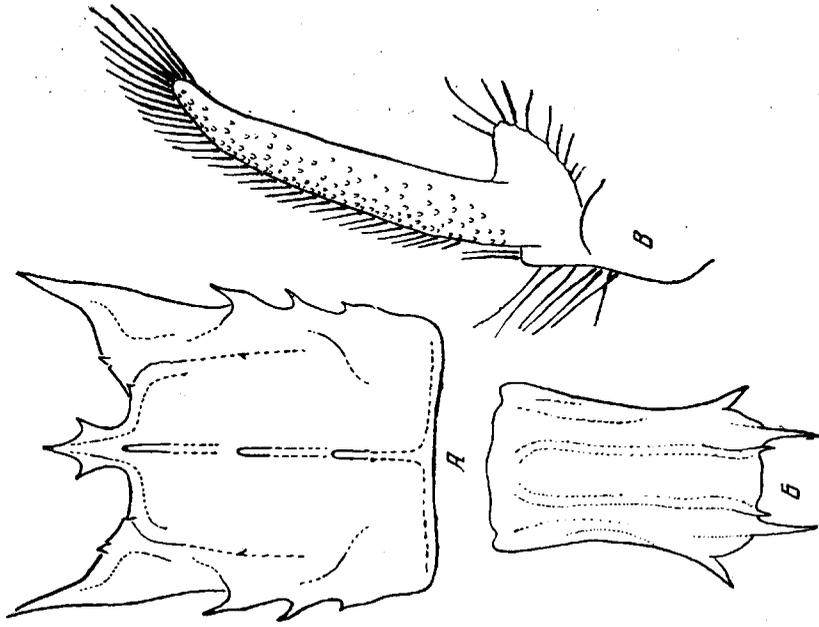


Рис. 6. Scleroscangon dejugini Kobjakova
Обозначения см. на рис. 1

челюсти отсутствует. На медианной линии карапакса не менее 3 шипов. Дорсальные кили VI абдоминального сегмента резкие, заканчиваются остриями, иногда выступающими за задний край сегмента. Нижние задние углы VI абдоминального сегмента образуют широкие, направленные в стороны заостренные крыловидные лопасти (рис. 6).

atrox Faxon, 1893; *derjugini* Kobjakova, 1937; *salebrosa* Owen, 1839; *boreas* Phipps, 1774; *ferox* G. O. Sars, 1877; *zenkevitchi* Birstein et Winogr., 1935.

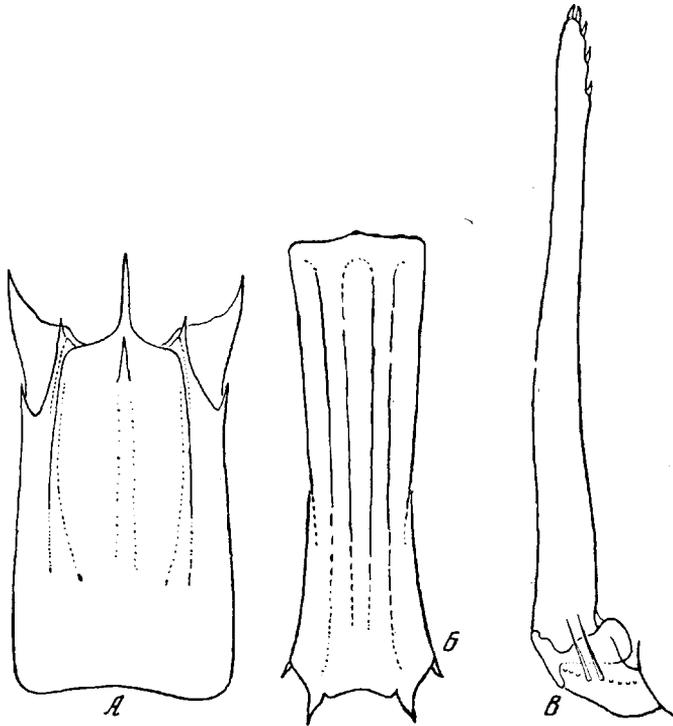


Рис. 7. *Notocrangon antarcticus* (Pfeffer)
Обозначения см. на рис. 1

7. *Notocrangon* Coutiere, 1905. Типовой вид *N. antarcticus* (Pfeffer, 1887). Эндоподит редуцирован полностью, *appendix masculina* тонкий, длинный и несет несколько коротких терминальных шипов. Артробранхий на III ногочелюсти отсутствует. На медианной линии карапакса 1 шип. VI абдоминальный сегмент с резкими дорсальными килиями, достигающими заднего края этого сегмента (рис. 7).

antarcticus Pfeffer, 1887.

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ

Морфологические изменения, происходившие при эволюции рассматриваемых родов, заключались, по-видимому, в следующем:

1) рост *appendix masculina* и редукция эндоподита II плеопода; 2) редукция артробранхий III ногочелюсти; 3) укрепление покровов тела, усиление скульптуры карапакса и абдомена.

Кроме того, есть основания полагать, что в некоторых случаях происходило изменение размеров икринок, вынашиваемых самкой, и изменение размеров тела. Рассмотрим каждое из изменений отдельно.

1. Известно, что изменение относительных размеров отдельных органов обычно объясняется различиями их относительных скоростей филогене-

тического роста (Huxley, 1932; Rensh, 1960). Такой подход представляется оправданным и для нашего исследования, так как изученные креветки заметно различаются по размерам тела. Кроме того, выяснение закономерностей филогенетического роста придатков II плеопода самца дает возможность установить особенности этого признака в разных родах. С этой целью мы изучили филогенетический рост *appendix masculina* и эндоподита II плеопода самца относительно карапакса у видов разных родов. При этом выяснилось, что относительный рост этих придатков различен у разных родов, но не может служить в качестве родового признака. Более определенные результаты были получены при изучении филогенетического роста эндоподита относительно *appendix masculina*. Оказалось, что показатель аллометрического роста b у разных родов в общем находится в обратной зависимости от a (табл. 1). Последняя величина характеризует размеры зачатков. В родах *Sclerocrangon* и *Rhynocrangon*, отличающихся от прочих особым строением II плеопода самца, a меньше 1; в прочих родах, имеющих сходное строение данного органа, — больше 1. Поэтому *Notocrangon*, у которого эндоподит редуцирован полностью, представляется далеко уклонившейся ветвью, не связанной непосредственно с *Crangon*.

Таблица 1

Показатели аллометрического роста придатков II плеопода самца ($y = ax^b$, где y — эндоподит, x — *appendix masculina*)

Роды	Число видов	Число измерений	a	b
<i>Metacrangon</i> gen. n.	8	17	1,05	1,16
<i>Crangon</i> L.	13	31	1,46	1,32
<i>Sclerocrangon</i> G. O. Sars.	5	44	0,45	1,34
<i>Mesocrangon</i> gen. n.	1	9	1,63	0,75
<i>Rhynocrangon</i> gen. n.	2	6	0,10	1,90

2. Эволюционные изменения жаберного аппарата заключались в редукции артробранхия III ногочелюсти. Эта жабра есть только у *Crangon* (*Crangon*) и находится в редуцированном состоянии. Наличие такой жабры следует рассматривать как примитивный признак, и потому подрод *Crangon* сохраняет наиболее примитивное состояние. Утрата этого артробранхия происходит еще в пределах рода *Crangon* (подрод *Neocrangon*); этот процесс, как нам представляется, происходил самостоятельно в каждой из остальных групп.

3. Особенности скульптуры покровов тела отражают характер эволюции родов. Усиление скульптуры происходит в направлении от *Crangon* — *Mesocrangon* к *Sclerocrangon* и *Rhynocrangon*. Виды рода *Sclerocrangon* являются наиболее крупными среди *Crangonidae*, и потому сильное развитие их скульптуры, возможно, объясняется изменением пропорций тела в процессе филогенетического роста. Однако виды *Rhynocrangon*, имеющие наиболее богатую скульптуру, являются вместе с тем самыми мелкими животными, и потому объяснение, предложенное выше для *Sclerocrangon*, в данном случае неприменимо. Подобная же трудность возникает при рассмотрении рода *Metacrangon*, представители которого имеют более богатую скульптуру, чем у *Crangon*, но меньшие размеры тела.

Сильное развитие скульптуры и большие размеры тела составляют особенно наглядную особенность *Sclerocrangon*; это относится и к мелководным и к глубоководным представителям. Увеличение размеров тела стало возможным благодаря укреплению покровов, обеспечившему необходимую механическую прочность. Усиление скульптуры и редукцию эндоподита II плеопода самца следует рассматривать как результат

аллометрического роста. У батинального *S. derjugini* имеется шипик на гастральной области карапакса, такой же, как у *Metacrangon*. Однако сближение на этом основании было бы искусственным. Такой шип, по-видимому, является остатком резкого косого гребня, проходящего у *S. boreas* по гастральной области. Нам представляется, что увеличение размеров явилось важнейшим моментом эволюции этого рода, и это, как будет показано ниже, сказалось на биологии размножения. Можно было бы думать, что эта особенность повлияла и на положение животного в системе пищевых цепей. Однако это не совсем так. Так же как и представители *Crangon* (*crangon*, *almanni*, *abyssorum*, *communis*) и *N. dentata*, представители *Sclerocrangon* (*boreas*, *zenkevitchi*) (Сokolova, 1957; Турпаева, 1948) являются плотоядными животными, питающимися многощетинковыми червями, двусторчатыми моллюсками, бокopлавами и иглокожими. В свою очередь представители *Crangon*, *Nectocrangon* и *Sclerocrangon* упоминаются в качестве объектов питания рыб-бентофагов (Бульчева, 1948; Гордеева, 1954; Логвинович, 1949; Микулич, 1949, 1954; Попова, 1954; Скалкин, 1963). Все же есть основания полагать, что благодаря большим размерам представители *Sclerocrangon* становятся недоступными для некоторых бентофагов. Наконец, можно было бы связать большие размеры видов *Sclerocrangon* с их относительной холодноводностью, как это принимается в общей форме (Скадовский, 1955); однако наиболее крупный *S. salebrosa* является более теплолюбивым, чем прочие представители этой группы.

Нахождение эпифитных организмов, прикрепившихся к верхней стороне тела, позволяет судить об образе жизни некоторых видов. У *S. boreas* мы находили баянусов, *Spirorbis* и мшанок, у *S. zenkevitchi* — гидроидов и фораминифер; у последнего вида эти животные прикрепляются не только к верхней стороне тела, но и к боковым. Трудно предположить, что описываемое явление могло иметь место в том случае, если бы эти животные проводили большую часть жизни, зарывшись в грунт. В особенности это справедливо по отношению к *S. zenkevitchi*. Морфологическая особенность этого вида — очень длинный рострум — также делает маловероятной его способность зарываться в грунт. В абиссали, где обитает данный вид, кормовые объекты более рассеяны и не образуют таких скоплений, как на мелководье. Вследствие этого животное вынуждено совершать более длительные поиски пищи и приобретает способность к более активному передвижению. Такие особенности ставят *S. zenkevitchi* в несколько обособленное положение среди других представителей рода, по-видимому, в большей степени сохраняющих способность закапываться в грунт. Вместе с тем мы наблюдали в аквариуме, что крупный экземпляр *S. boreas* закапывался в грунт, оставляя неприкрытой лишь верхнюю часть тела. Однообразие строения и отсутствие значительных межвидовых различий позволяют полагать, что большинство видов *Crangon* ведет сходный образ жизни и, подобно *S. crangon* и *S. septemspinosa*, может полностью или частично зарываться в грунт. Такой особенности их поведения отвечает сетчатый пестрый рисунок верхней стороны тела, образованный хроматофорами и соответствующий мелкозернистому грунту, в который закапываются эти животные. Сходный рисунок имеется у *S. communis*, *dalli*, *franciscorum*, *stylirostris*, что дает основание предполагать подобный образ жизни и для этих видов. Усиление скульптуры карапакса, наблюдающееся в родах *Nectocrangon* и *Metacrangon*, заключается в том, что передний край карапакса вместе с рострумом и орбитальными шипами приподнят, поверхность гастральной области вследствие этого опущена и образует вдавление. Наиболее полно эти особенности выражены у *Nectocrangon*, представители которого характеризуются трубчатым вместилищем глаз, образованным сближенными и вздернутыми вверх рострумом и орбитальными шипами. Кроме того, для *Nectocrangon* характерны сплюснутые и расширенные пальцы по-

следних переоподов. Оба признака следует рассматривать как адаптации к более совершенному зарыванию в грунт, при котором глаза оставались бы над поверхностью грунта. Прямые наблюдения над поведением этих животных отсутствуют, и потому объяснение целесообразности рассмотренных признаков является предположительным; однако представляется возможным полагать, что в ряду *Metacrangon* — *Nectocrangon* происходила специализация в направлении совершенствования способа закапывания в грунт.

Nectocrangon, несомненно, является наиболее специализированным родом среди исследуемых креветок, и, в отличие от прочих, обладает короткими птеригостомиальными шипами, обращенными вперед и внутрь. Такая особенность может облегчить передвижение животного в грунте и свидетельствует о роющем образе жизни. Судя по особенностям строения карапакса, род *Mesocrangon* также развивался в направлении приспособления к зарыванию в грунт. Гастральная область *M. intermedia* и *volki* вдавлена, орбитальный край карапакса приподнят, и у основания орбитального шипа имеется глубокая вырезка, так характерная для *Nectocrangon*. Приобретая некоторые особые признаки, общие с этим последним, виды рода *Mesocrangon* сохраняют строение VI абдоминального сегмента, свойственное малоспециализированному *Crangon*. По этой причине выведение *Metacrangon* из *Mesocrangon* затруднительно, но формально последнюю можно рассматривать как переходную группу от типичных *Crangon* к типичным *Metacrangon*. По-видимому, было бы более правильным считать, что *Mesocrangon* проходит эволюционное развитие в основном параллельно *Crangon* — *Metacrangon*.

Небольшая своеобразная группа *Rhynocrangon* состоит из наиболее мелких видов и развивалась в сторону усиления скульптуры. Специфическое строение *appendix masculina* позволяет полагать, что эта группа рано обособилась от основного ствола.

По некоторым особенностям строения карапакса *Notocrangon* можно противопоставить всем прочим родам. Прежде всего обращают на себя внимание характерная форма роострума, сжатого в латеральном направлении и вздернутого вверх, а также наличие медианного гребня на спинной поверхности карапакса. Такие признаки характерны для активно плавающих креветок, например *Pandalidae*, *Hippolytidae*, но у подавляющего большинства *Crangonidae*, жизнь которых в основном проходит на грунте, такого гребня на карапаксе не бывает и роострум обычно сжат в дорсо-вентральном положении. Исключение составляет, например, глубоководный *S. abyssorum*, у которого роострум приподнят и сплюснен с боков. Другую особенность представляет строение нижнего переднего угла карапакса, резко отделенного от желудочной и орбитальной областей, чего не наблюдается у представителей всех прочих родов (рис. 7). Характерной является также посадка птеригостомиальных шипов. Роды *Crangon* и *Metacrangon* характеризуются относительно короткими птеригостомиальными шипами, направленными у первого вперед, а у второго — вперед и внутрь. В родах *Sclerocrangon* и *Rhynocrangon*, объединяющих представителей с наиболее развитой скульптурой, эти шипы значительно крупнее и направлены вперед в стороны. *Notocrangon*, по степени развития скульптуры приближающийся к *Crangon*, напоминает *Sclerocrangon* и *Rhynocrangon* по строению птеригостомиального шипа. Функциональное значение этих признаков остается неизвестным, но приходится предполагать, что, сохранив более или менее тот примитивный тип строения карапакса и VI абдоминального сегмента, который характерен для *Crangon*, антарктический род приобрел к тому же некоторые особые черты. Из этих последних строение переднего нижнего угла карапакса не имеет аналогий у других изучаемых видов, а строение роострума и наличие медианного дорсального киля на карапаксе указывает на возможность довольно подвижного образа жизни.

Различия в размерах конечностей являются характерной особенностью большинства Crangonidae, доведенной у *Paracrangon* до полной редукции II переопода. У изучаемых видов II и III пары переоподов находятся в редуцированном состоянии. Кемп (S. W. Kemp, 1916) рассматривал эту особенность как общую для «группы V», содержащей *Crangon s. lato*, *Sclerocrangon s. lato*, *Nectocrangon* и *Prionocrangon*, и таким образом придавал ей значение надродового признака. Мы изучили соотношение между шириной дистальной части меруса II—III переоподов и шириной дистальной части клешни I переопода у 34 видов и не обнаружили существенных различий между родами и отдельными видами. Это соотношение колеблется в пределах от 0,13 до 0,21 внутри каждого рода. По-видимому, нет оснований считать, что здесь происходила значительная редукция этих конечностей. Поэтому мы присоединяемся к мнению Кемпа о том, что редуцированное состояние II и III переоподов является характерным для группы в целом.

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ

Еще Кутье (1917) обратил внимание на сходство строения яйцекладок у *Crangon* и *Sclerocrangon*, выражающееся в значительной толщине кладки в дорсо-вентральном направлении. Представляется, однако, более целесообразным рассмотреть другие признаки. Мы изучили численность яиц в кладках (далее для краткости это условно называется плодовитостью) и размеры икринок 34 форм. Использование этих признаков встречает ряд трудностей. Известно, что плодовитость животных меняется с возрастом; это было показано, например, в отношении *S. crangon* (Havinga, 1929). Следовательно, для того чтобы получить сравнимые данные, следовало бы изучить возрастные изменения плодовитости. Однако в большинстве случаев это оказалось невозможным. Такой источник ошибок представляется наиболее существенным, но не следует преувеличивать его значение. В изучаемых родах самки всегда крупнее самцов², поэтому довольно многочисленные литературные данные о максимальной длине тела разных форм, по всей вероятности, относятся к самкам; исключение могут составить лишь формы, известные по единственному экземпляру. Размеры изученных нами икриносных самок близки к максимальным размерам соответствующих видов, указанным в литературе, и потому наши данные о плодовитости в общем близки к максимально возможному, т. е. сравнимы. Есть основания полагать, что размеры икринок подвержены изменчивости вследствие воздействия каких-либо факторов. Например, у *S. crangon* при длине карапакса 15,4 мм размеры икринки 0,50×0,45 мм; а, по данным Лебур (M. W. Lebour, 1931), — 0,56×0,40 мм; у *S. salebrosa* при длине карапакса 37,0 мм размеры икринки 2,15×2,10 мм, а, по данным Бальса (1914) для особи неизвестного размера, — 1,75×1,75 мм. Можно видеть, что изменения икринок относительно длины тела незначительны. Следует указать еще на один источник ошибок — возможное изменение формы икринки, обычно овальной, при фиксации и под действием механических причин. Размеры первой остаются неизвестными, однако в нашем материале, фиксированном спиртом, эта ошибка будет примерно одна и та же; что касается второй, то ее можно избежать, воспользовавшись средней геометрической большого и малого диаметров.

Наконец, существует еще один источник ошибки — возможность потери большего или меньшего количества икринок при поимке животного

² В литературе, как правило, приводится общая длина тела от конца роострума до конца тельсона. Более точным является измерение от заднего края орбиты до заднего края карапакса, приводимое в нашей работе. У изучаемых форм карапакс составляет около 1/4 общей длины тела, чем мы воспользовались при переводе литературных данных об общей длине в длину карапакса.

Таблица 2

Данные о плодовитости и размерах икринок

Виды	Колич. икринок в кладке	Размеры икринок	Виды	Колич. икринок в кладке	Размеры икринок
<i>Crangon alba</i>	850	0,60×0,53	<i>Nectocrangon dentata</i>	246	2,25×2,25
<i>C. abyssorum</i>	61	0,75×0,60	<i>N. crassa</i>	448	1,50×1,05
<i>C. alaskensis</i>	—	0,75×0,55	<i>N. lar</i>	980	1,40×1,15
<i>C. almanni</i>	—	0,80×0,48	<i>N. ovifer</i>	—	2,00×1,15
<i>C. communis</i>	2200	0,90×0,75	—	—	—
<i>C. crangon</i>	7000	0,50×0,45	<i>Sclerocrangon atrox</i>	—	3,33×2,62
<i>C. dalli</i>	4290	0,50×0,45	<i>S. boreas</i>	448	2,75×2,85
<i>C. franciscorum</i>	3500	0,58×0,48	<i>S. derjugini</i>	143	4,85×5,00
<i>C. nigromaculata</i>	7700	0,40×0,38	<i>S. ferox</i>	133	3,00×2,20
<i>C. nigricauda</i>	6100	0,50×0,40	<i>S. salebrosa</i>	1735	2,15×2,10
<i>C. resima</i>	334	0,68×0,75	<i>S. zenkevitchi</i>	52	3,72×2,00
<i>C. septemspinosa</i>	1680	0,65×0,50	<i>Metacrangon acclivis</i>	5	1,75×1,60
<i>C. stylirostris</i>	4500	0,60×0,53	<i>M. knoxi</i>	45	1,50×1,80
<i>Mesocrangon intermedia</i>	79	1,05×0,70	<i>M. robusta</i>	25	2,01×2,50
<i>M. volki</i>	62	0,65×0,65	<i>M. spinirostris</i>	25	2,00×1,60
<i>Rhinocrangon sharpi</i>	573	1,15×0,95	<i>M. variabilis</i>	29	2,30×2,20
			<i>Notocrangon antarcticus</i>	890	2,00×1,52

или при его хранении. В меньшей степени это относится к видам, составляющим род *Sclerocrangon*, икринок которых прикреплены прочно, и в большей степени — к видам рода *Crangon*. У последних яйца в кладках наиболее многочисленны, и потери лишь в исключительных случаях могут значительно изменить общее их число. У наиболее мелких видов, составляющих группу *Metacrangon*, яйца относительно крупные и обычно немногочисленные. Таким образом, в последнем случае относительное количество потерянных яиц может быть значительным, а плодовитость — заниженной. Учитывая значение указанных источников ошибок, мы подошли к анализу полученных данных с осторожностью и ограничились лишь установлением общих закономерностей. Из последних очевидными представляются следующие.

Наиболее низкая плодовитость свойственна группе *Metacrangon*, представленной самыми мелкими формами с относительно крупными икриночками. Средние по размерам и весьма плодовитые *Crangon* имеют очень мелкие яйца. Род *Sclerocrangon*, состоящий из крупнейших форм, занимает среднее положение в отношении плодовитости, а по относительным размерам икринок схож с *Metacrangon*. В роде *Mesocrangon* плодовитость такая же низкая, как у *Metacrangon*, но относительные размеры яиц примерно такие же, как в роде *Crangon*. Плодовитость родов *Rhinocrangon*, *Notocrangon* и *Nectocrangon* приблизительно та же, что и у *Sclerocrangon*, но по относительным размерам яиц первые три могут быть поставлены между *Sclerocrangon* и *Mesocrangon*.

Абсолютные размеры яиц возрастают в следующем порядке: *Crangon* — *Mesocrangon* — *Rhinocrangon* — *Nectocrangon* — *Metacrangon* — *Notocrangon* — *Sclerocrangon* (табл. 2). Указанным фактам предлагается следующее объяснение. Благодаря большому размеру тела представители *Crangon* и *Sclerocrangon* способны вынашивать значительную по весу кладку; однако в первом роде эта возможность реализуется большим количеством мелких яиц, а во втором — малым количеством крупных. Как известно, в крупных яйцах эмбриональное развитие значительно удлинено. Действительно, у видов рода *Sclerocrangon*, откладывающих очень крупные икриночки, пелагические личинки отсутствуют тогда как в роде *Crangon* с мелкими яйцами имеется пять личиночных стадий. *Notocrangon* и *Nectocrangon*, имеющие более крупные икриночки, чем *Crangon*, и более мелкие, чем *Sclerocrangon*, характеризуются укороченным метаморфозом. По аналогии можно ожидать, что у *Rhyno-*

сrangon, имеющих примерно такие же икринки, также происходит укорочение развития. Виды группы *Metacrangon* вследствие малых размеров могут вынашивать лишь небольшое количество довольно крупных икринок, и в данном случае также вероятно укорочение развития. Несомненно, столь значительные различия в размерах икринок и величина плодовитости имеют целью сохранение численности. В роде *Crangon* это достигается благодаря большой плодовитости, компенсирующей высокую смертность среди планктонных личинок, — смертность, которая, по-видимому, имеет место в родах *Notocrangon* и *Nectocrangon* (возможно, что и у *Rhynocrangon* и *Metacrangon*) — благодаря укорочению онтогенеза, а у *Sclerocrangon* — благодаря заботе о потомстве. Но почему сложились именно такие различия, почему, например, *Sclerocrangon* не вынашивает большого количества мелких яиц, а *Crangon* небольшого количества крупных?

Следует считать, что род *Crangon*, являющийся относительно примитивным, сохраняет исходное состояние; нет оснований полагать, что это вторичное явление. У более мелких форм, естественно, не может быть такой большой кладки, как у *Crangon*, вследствие чего должно было произойти сокращение количества откладываемых яиц, — положение, которое наблюдается в роде *Metacrangon*. Однако сохранение численности посредством высокой плодовитости имеет определенный нижний предел, после которого выживание достаточного количества планктонных личинок становится статистически маловероятным. Мелкие формы, относящиеся к группам *Mesocrangon*, и, возможно, *Rhynocrangon*, по-видимо-

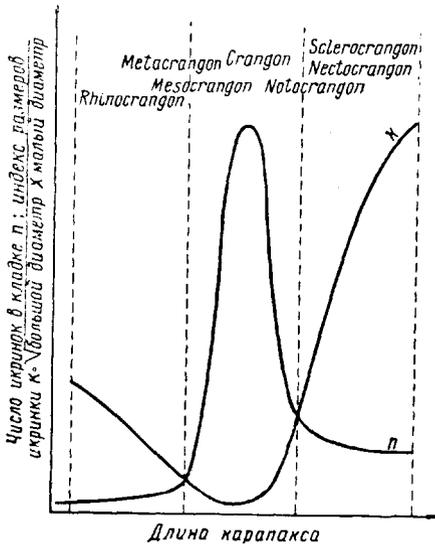


Рис. 8. Соотношение между размерами тела и количеством и размерами икринок в кладке у разных родов *Crangonidae*

му, не в состоянии вынашивать количество икринок выше критического и потому в этих группах эволюция привела к выработке способности откладывать крупные яйца. Благодаря этой способности в обеих группах могло появиться укорочение метаморфоза, что в свою очередь могло обеспечить достаточное выживание молоди. В эволюции *Sclerocrangon*, вероятно, имелась возможность повышения плодовитости благодаря увеличению размеров тела. Но, по-видимому, филогенетический рост, имевший место в данной ветви, происходил таким образом, что рост икринок обгонял рост тела. Отсюда следует, что при филогенетическом росте, в тех конкретных случаях, когда он имеет место, увеличение плодовитости не обязательно достигнет большой величины. Кроме того, и это главное, молодые шримсы, выклеывающиеся из икринок, нуждаются в пространстве под абдо-

мом самки. Даже *Sclerocrangon*, довольно крупные животные, не смогли бы одновременно вынашивать несколько тысяч ювенильных особей.

В обобщенном виде отношения размеров икринок и плодовитости представлены на рис. 8. Такие закономерности носят адаптивный характер и имеют некоторое значение при установлении филогенетических отношений. Прежде всего мы получаем аргумент в пользу представлений о примитивности рода *Crangon* и специализированности прочих родов. Очевидно, среди последних *Sclerocrangon* должен рассматриваться как наиболее специализированная группа.

О ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ МЕТАМОРФОЗА

Данные о личиночном развитии, быть может, вследствие их неполноты, вносят мало существенного в вопрос о филогенетических отношениях изучаемых родов. Пелагические личинки пяти стадий известны у *S. almanni*, *crangon* (Lebour, 1931), *franciscorum*, *nigricauda*, *nigromaculata* (Israel, 1936; Bonnett, 1932) и полностью отсутствуют у *boreas* (Gurney, 1942), *ferox* (Wollebaek, 1909), *zenkevitchi* (Бирштейн и Виноградов, 1953). Считается, что в роде *Nectocrangon* развитие укорочено (Stephenson, 1916). Наши данные подтверждают это: нами была обнаружена самка *N. crassa*, на плеоподах которой прикрепилась личинка поздней стадии с развитыми плеоподами. Для рода *Mesocrangon*, наоборот, следует предполагать полный цикл личиночного развития, так как в кладке самки *M. intermedia* мы нашли личинку зоэа. По всей вероятности, самка была зафиксирована в момент выклева личинок, и сквозь оболочку других икринок этой кладки можно было разглядеть вполне сформированные зоэа. В развитии *Notocrangon*, так же как у арктического *Sabinea septemcarinata*, имеются три личиночные стадии (Gurney, 1942); кроме того, в строении личинок обоих видов наблюдаются черты сходства. В этих фактах Гарней видит аргумент в пользу систематической обособленности *Notocrangon*, с чем следует согласиться; однако было бы неправильно использовать эти факты в качестве аргумента в пользу близости обоих родов. Укорочение онтогенеза, приводящее к живорождению, характерно для многих беспозвоночных Арктики и Антарктики и рассматривается как признак адаптивный, возникающий независимо в разных группах, не связанных между собой родством. Что же касается черт сходства личинок *Sabinea* и *Notocrangon*, то оценка их в настоящее время затруднена, поскольку строение личинок большинства других видов остается неизвестным. Семь личинок *Notocrangon* из нашей коллекции имеют карапакс длиной 3,00—3,35 мм. Экзоподит на I переоподе и щетинки на эндоподите уropодов, анальный шип и расчлененность плеоподов дают основание отнести этих личинок к V стадии, указанной Лебур (M. V. Lebour, 1931) для *Crangon*, т. е. к III стадии *Notocrangon*. Многочисленные личинки, обнаруженные Колменом (W. T. Calman, 1907), находятся, по сообщению этого автора, на IV—V стадиях (т. е. на II—III стадиях *Notocrangon*), и их краткое описание вполне соответствует строению наших личинок. Таким образом, до настоящего времени личинки I—II стадий *Notocrangon* остаются неописанными. В отношении уже известных фактов следует сказать, что в общем личинки *Notocrangon* близки по строению к личинкам *Crangon*, отличаясь от последних только наличием дорсального шипа на карапаксе, латерального на V абдоминальном сегменте и более длинным рострумом (Gurney, 1942). Систематическая важность этих признаков остается пока неизвестной; тем не менее очевидно, что по строению личиночных стадий *Notocrangon* отличается от *Crangon* незначительно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Относительно эволюционных отношений родов *Crangon* и *Sclerocrangon* существуют две противоположные точки зрения. Ортманн (1895) считал, что эволюция проходила в направлении *Sclerocrangon* — *Crangon* и привела к упрощению скульптуры тела. Боррадей (1916) рассматривал *Crangon* как менее специализированную группу, из которой выводится *Sclerocrangon*; этот взгляд нам представляется более обоснованным. Тем не менее некоторые морфологические особенности позволяют считать, что специализация происходит и в роде *Crangon*.

Эволюция родов *Mesocrangon*, *Metacrangon*, *Nectocrangon* проходила по пути совершенствования приспособлений к зарыванию в грунт. Обо-

собрание рода *Sclerocrangon* связано с увеличением размеров тела, но природа этого явления остается неизвестной. Род *Rhynocrangon* показывает яркую конвергенцию в строении скульптуры со *Sclerocrangon*, но не

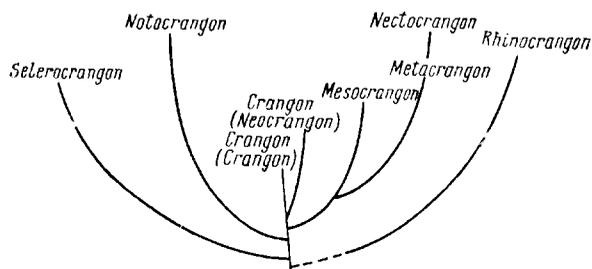


Рис. 9. Схема филогенетических отношений некоторых родов *Crangonidae*

связан с этим родом непосредственно. Род *Notocrangon* сохраняет близость к *Crangon* и приобретает признаки, не имеющие аналогий в других родах. Непосредственный предок *Notocrangon* неизвестен. Предлагаемые представители изображены на рис. 9.

ЛИТЕРАТУРА

- Бирштейн Я. А., Виноградов Л. Г., 1951. Новые и редкие десятиногие ракообразные Охотского моря и Курильских вод, Докл. АН СССР, т. 79, № 2: 357—360.— 1953. Новые данные по фауне десятиногих ракообразных (Decapoda) Берингова моря, Зоол. ж., т. XXXII, вып. 2: 215—228.
- Булычева А. И., 1948. Материалы по питанию камбаловых рыб Восточного Мурмана, I: 261—275.
- Гордеева К. Т., 1954. Питание палтусов в Беринговом море, Изв. Тихоокеанск. ин-та морск. рыбн. х-ва и океаногр., 39: 111—134.
- Кобякова З. И., 1937. Десятиногие раки (Decapoda) Охотского и Японского морей, Уч. зап. Ленингр. ун-та, 15: 93—154.— 1955. Новые виды десятиногих раков (Crustacea, Decapoda) из южной части Курило-Сахалинского района, Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 18: 235—242.
- Логвинович Д. Н., 1949. Питание трески в Охотском море у западных берегов Камчатки, Изв. Тихоокеанск. н.-и. ин-та морск. рыбн. х-ва и океаногр., 29: 139—158.
- Микулич Л. В., 1949. Некоторые данные по питанию минтая, там же: 51—66.— 1954. Питание камбал у берегов Южного Сахалина и южных Курильских островов, там же, 39: 135—235.
- Попова О. И., 1954. Некоторые данные по питанию трески в Ньюфаундлендском районе северо-западной Атлантики, Сов. рыбохоз. исслед. в северо-восточной части Тихого океана, I: 235—253.
- Скадовский С. Н., 1955. Экологическая физиология водных организмов: 1—399.
- Скалкин В. А., 1963. Питание камбал в юго-восточной части Берингова моря, Сов. рыбохоз. исслед. в северо-восточной части Тихого океана, I: 233—238.
- Соколова М. Н., 1957. Питание некоторых плотоядных беспозвоночных глубоководного бентоса дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана, Тр. Ин-та океанол. АН СССР, т. 23: 279—301.
- Турпаева Е. П., 1948. Питание некоторых донных беспозвоночных Баренцева моря, Зоол. ж., т. XXVII, вып. 6: 503—512.
- Baïss H., 1914. Ostasiatische Decapoden. II. Die Natantia und Reptantia, Abh. Bauer. Akad. Wiss. math.-phys. Kl., Bd.-Suppl. 2, Abh. 10: 1—101.
- Barnard K. H., 1950. Descriptive Catalogue of South African, Decapod Crustacea (Crabs and Shrimps), Ann. Soc. African Mus., 38: 1—657.
- Bonnott P., 1932. The California Shrimp industry, Bull. Fish Game Industry, 38: 1—20.
- Borradale L. A., 1916. Crustacea, I. Decapoda, Brit. Ant. («Terra Nova»). Exp. 1910, Nat. Hist. Rep. Zool., 3: 75—126.
- Calman W. T., 1907. Crustacea. I. Decapoda, Nat. Ant. Exp. 1901—1904, Nat. Hist., 2: 1—7.
- Chace F. A. jr., 1937. The Templeton Crocker Expedition. 7. Caridean Decapod Crustacea from the Gulf of California and the West Coast of Lower California, Zoologica, 22: 109—138, New York.
- Coutiere H., 1917. Crustacea Schizopodes et Decapodes, Deux. Exp. Ant. Fr. 1908—1910, Doc. Sci: 1—8.

- Gurney R., 1942. Larvae of Decapod Crustacea: 306.
- Havinga B., 1929. Krebse und Weichtiere. In: «Handbuch der Seefischerei Nordeuropas», 3, 2: 1—75.
- Holthuis L. B., 1955. The Recent Genera of the Caridean and Stenopodicean Shrimps (Class Crustacea, Order Decapoda, Supersection Natantia) with Keys for their Determination, Zool. Verh. uitg. Rijksmus. Natur. hist. Leiden, 26: 157.
- Huxley J. S., 1932. Problems of Relative Growth: 276.
- Israel H. R., 1936. A Contribution Towards the Life Histories of two California Shrimps, *Crago franciscorum* (St.) and *Crago nigricauda* (St.), Fish. Bull. Sacr., 46: 1—28.
- Kemp S. W., 1916. Notes on Crustacea, Decapoda in the Indian Museum. VI. Indian Crangonidae, Rec. Ind. Mus., 12: 355—384.
- Kobjakova S. I., 1935. Beschreibung neuer Dekapoden—Formen aus dem Japanischen Meer, Zool. Anz., 112: 85—92. 4 Abb.
- Lebour M. V., 1954. The Larvae of the Plymouth Caridea. I. The Larvae of Crangonidae. II. The Larvae of Hippolythidae, Proc. Zool. Soc. London.
- De Man J. G., 1920. Families Pasiphaeidae, Styrodactylidae, etc. Siboga Exp., mon 39 a. The Decapoda of the Siboga Exp., pt. 4: 1—318.—1929. On a Small Collection of Decapoda, One of which, a Crangon, Caught by the Danish Pacific Expedition at the Jolo Islands, is New to Science. Paps from Dr. Th. Mortensen's Pacific Expedition 1914—1916. 50. Saertr. Vidensk. Medd. Dansk. naturh. Foren., 87: 105—134.
- Ortmann A. E., 1895. A Study of the Systematic and Geographical Distribution of the Decapod Family Crangonidae Bate, Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.; 173—197.
- Pfeffer G., 1887. Die Krebse von Süd-Georgien nach de Deutschen Station 1882—1883 I. Teil. Mitt. naturhist. Mus. Hamburg, 4: 42—150.
- Rensh B., 1960. Evolution above the species level., XVII: 419.
- Stephensen K., 1916. Zoogeographical Investigation of Certain Fjords in Southern Greenland, with Special Reference to Crustacea, Pycnogonida and Echinodermata, Including a List of Alcyonaria and Pisces, Medd. Grønland, 53: 231—378.
- Wollebäck A., 1906. Le développement du genre Sclerocrangon (G. O. Sars), Aarb. Mus. Bergen, No. II: 1—9.
- Yaldwyn J. C., 1960. Crustacea Decapoda Natantia from the Chatham Rise; A Deep Water Bottom Fauna from New Zealand, N. Z. Dept. Sci. Ind. Res. Bull., 139, Biol. Res. Chatham Isl. 1960. Exp., I: 13—56.
- Yokoya Y., 1933. On the Distribution of Decapod Crustaceans Inhabiting the Continental Shelf around Japan Chiefly Based upon the Materials Collected by SS Soyo-Maru, during the Year 1923—1930, J. Coll Agr. Tokyo. Imp. Univ., 12, I: 226.—1939. Macrura and Anomura of Decapod Crustacea found in the neighbourhood of Onagama, Miyagi. Ken. Sea Rep. Tohoku Univ. (4), 14: 261—289.

**REVISION OF THE GENERA CRANGON FABRICIUS
AND SCLEROCRANGON G. O. SARS
(DECAPODA, CRUSTACEA)**

N. A. ZARENKOV

*Chair of Invertebrate Zoology, Biological-Pedological Faculty
The University of Moscow*

Summary

An analysis of the structure of carapax and abdomen, of the appendages of the II pleopode of males and of the gill apparatus of 58 species showed the necessity to separate three new genera, *Mesocrangon*, *Rhinocrangon* and *Metacrangon*, and of two subgenera, *Crangon* and *Neocrangon* of the genus *Crangon*; this analysis proved the independency of the genera *Notocrangon*, *Sclerocrangon*, *Nectocrangon* and *Crangon*, Comparative-anatomic data and biological facts show that the evolution of some genera consisted in the improvement of the mode of burying into the bottom and was sometimes related to an increase in body size and a change in fecundity, egg size and the character of larval development. *Notocrangon* is a specialized Antarctic genus.

Zarenkov, N. 1965

Bureau of Commercial Fisheries
Office of Foreign Fisheries (Translations)
U. S. Department of the Interior, Room 3343
Washington, D. C. 20289

LIBRARY
Division of Crustacea

FISHERIES RESEARCH BOARD OF CANADA
Translation Series No. 1465

Revision of the genera Crangon fabricius and
Sclerocrangon G.O. Sars (Decapoda, Crustacea)

By N.A. Zarenkov

LIBRARY
Division of Crustacea

ZARENKOV, N.A.

Original title: Reviziya Rodov Crangon fabricius i
Sclerocrangon G.O. Sars (Decapoda, Crustacea).

From: Zoologicheskii Zhurnal (Zoological Journal),
44 (12): 1761-1775, 1965.

Translated by the Translation Bureau (GNK)
Foreign Languages Division
Department of the Secretary of State of Canada

Fisheries Research Board of Canada
Biological Station
Nanaimo, B.C.

1970

43 pages typescript

FOREIGN LANGUAGES
DIVISION



DIVISION DES LANGUES
ÉTRANGÈRES

FRB 1465

TRANSLATED FROM - TRADUCTION DE Russian	INTO - EN English
---	-----------------------------

AUTHOR - AUTEUR
N.A. Zarenkov.

TITLE IN ENGLISH - TITRE ANGLAIS
**Revision of the Genera Crangon Fabricius and Sclerocrangon G.O.Sars (Decapoda, Crustacea).
Title in foreign language (transliterate foreign characters)
Reviziya rodov Crangon Fabricius i Sclerocrangon G.O.Sars (Decapoda, Crustacea).**

REFERENCE IN FOREIGN LANGUAGE (NAME OF BOOK OR PUBLICATION) IN FULL. TRANSLITERATE FOREIGN CHARACTERS.
RÉFÉRENCE EN LANGUE ÉTRANGÈRE (NOM DU LIVRE OU PUBLICATION), AU COMPLET. TRANSCRIRE EN CARACTÈRES PHONÉTIQUES.

Zoologichesky Zhurnal

REFERENCE IN ENGLISH - RÉFÉRENCE EN ANGLAIS
Zoological Journal

PUBLISHER - ÉDITEUR USSR Academy of Sciences	DATE OF PUBLICATION DATE DE PUBLICATION			PAGE NUMBERS IN ORIGINAL NUMÉROS DES PAGES DANS L'ORIGINAL 1761 - 1775
	YEAR ANNÉE 65	VOLUME 44	ISSUE NO. NUMÉRO 12	NUMBER OF TYPED PAGES NOMBRE DE PAGES DACTYLOGRAPHIÉES 43.
PLACE OF PUBLICATION LIEU DE PUBLICATION not indicated				

REQUESTING DEPARTMENT
MINISTÈRE-CLIENT **Fisheries**

TRANSLATION BUREAU NO.
NOTRE DOSSIER N° **5683**

BRANCH OR DIVISION
DIRECTION OU DIVISION **Biological Station, Nanaimo**

TRANSLATOR (INITIALS)
TRADUCTEUR (INITIALES) **GNK**

PERSON REQUESTING
DEMANDÉ PAR **Mr. T.H. Butler**

DATE COMPLETED
ACHEVÉ LE **JUN 10 1970**

YOUR NUMBER
VOTRE DOSSIER N° **769-18-14**

UNEDITED DRAFT TRANSLATION
Only for information
TRADUCTION NON RÉVISÉE
Information seulement

DATE OF REQUEST
DATE DE LA DEMANDE **February 25, 1970.**

FLD 69A

FSD 1445

DEPARTMENT OF THE SECRETARY OF STATE
TRANSLATION BUREAU
FOREIGN LANGUAGES DIVISION



SECRETARIAT D'ÉTAT
BUREAU DES TRADUCTIONS
DIVISION DES LANGUES ÉTRANGÈRES

CLIENT'S NO. N° DU CLIENT	DEPARTMENT MINISTÈRE	DIVISION/BRANCH DIVISION/DIRECTION	CITY VILLE
769-18-14	Fisheries	Fisheries Research Board of Canada	Nanaimo, B. C.
BUREAU NO. N° DU BUREAU	LANGUAGE LANGUE	TRANSLATOR (INITIALS) TRADUCTEUR (INITIALES)	DATE
5683	Russian	G.N.K.	JUN 10 1970

Revision of the Genera Crangon Fabricius and Sclerocrangon
G.O.Sars (Decapoda, Crustacea).

By: N. A. Zarenkov

Department of Zoology of Invertebrates, Faculty of Biology
and Soil Science, Moscow State University

UNEDITED DRAFT TRANSLATION
Only for information
TRADUCTION NON REVISÉE
Information seulement

/From: "Zoologicheskiy Zhurnal" /Zoological Journal/,
1965, volume XLIV, No. 12/.

Introduction

The genera Crangon and Sclerocrangon, to which
the most common representatives of our fauna belong, are
still poorly studied and interrelations are not clear.

The similarity of Sclerocrangon to the Antarctic representative of the family, Notocrangon antarcticus (Pf.) has been established long ago (Coutiere, 1917), but this question requires further clarification, because the relation between Crangon and Sclerocrangon is not determined. We must agree with L. B. Holhuis (1955) that the position of Notocrangon may only be clarified on the basis of a general revision of Crangon and Sclerocrangon, which are closely related to this genus. We believe that Nectocrangon should also be studied; the latter is an original genus and undoubtedly similar to the three mentioned genera.

J. G. de Man (1920) presents a most complete list of species of these genera. Together with the later described species (Bierstein and Vinogradov, 1951, 1953; Kobayakov, 1937, 1955; Chase, 1937; Yokoya, 1933, 1939; Yaldwyn, 1960; de Man, 1929), today we know more than 60 species classified as belonging to genera Crangon, Sclerocrangon, Nectocrangon and Notocrangon. With greater or lesser doubt, we consider four of these species to be synonymous with C. crangon (L.) extensively occurring in European waters. The Japanese S. gasuyeki Yok. is apparently synonymous to S. boreas Phipps; the South-African C. capensis Stimpson has not been preserved, as Dr. Chase (Washington, USA) was so kind to inform us,

therefore, the existence of this species requires confirmation. Thus, we assume that there are 58 species in the four genera in question. Owing to the abundant collections of the Institute of Oceanology of the USSR Academy of Sciences, to the supply of material from the National Museum of the USA and from the Department of Hydrobiology of the Leningrad University*, I succeeded to study the structure of 39 species. In respect to the remaining species I had to limit myself to the use of literature data.

The studied genera are to a considerable degree based upon the peculiarities of the sculpture of body covers. The functional value of these characteristics is still not clarified and their utilization does not always lead to positive results. In particular this feature is very difficult to use in distinguishing Crangon from Sclerocrangon. Utilization of another characteristic, namely of the endopite of II pleopod of a male is difficult, because this feature is unknown in the majority of species. Finally, the peculiarities in the structure of the gill apparatus are used for taxonomical purposes. It is believed

* In this connection I express my sincere gratitude to Dr. Chase and to Mr. Stuart, Director of the National Museum of the USA, as well as to E. I. Kobyakova, Assistant Professor at the Leningrad University.

that representatives of the Crangon species have an arthrobranch on the outer maxilliped, while Sclerocrangon has no such gill (Holthuis, 1955). However, K. H. Barnard (1950) believes that some of the Crangon do have arthrobranch on the outer maxilliped. Therefore, the possibility of using this characteristic requires a revision.

An analysis of data on morphology, on reproduction biology and on metamorphosis allowed us to conclude that species classified as belonging to Crangon and to Sclerocrangon, actually belong to five different genera. Diagnoses of the genera in question are shown below.

Taxonomy

1. Genus Crangon Fabricius, 1758. Type species C. crangon (Linné, 1798). Endopodite of II pleopod of a male is armed with pinnated setae along edges and terminally, and is longer than the appendix masculina. The sculpture of body covers is poorly developed. The genus consists of two subgenera.

Subgenus Crangon s. str. The type species of the genus is C. (C.) crangon (Linné, 1798). Arthrobranch on III maxilliped is in a reduced condition. One spine is located on the medial line of the carapace, the dorsal keels of VI abdominal segment are either scarcely traced or absent.

alaskensis Rathbun, 1902; *almani* Kinahan, 1864;
septemspinosa Say, 1818; *alba* Holmes 1900; *crangon* Linné,
1798; *stylirostris* Holmes, 1900; *holmesi* Rathburn, 1902.

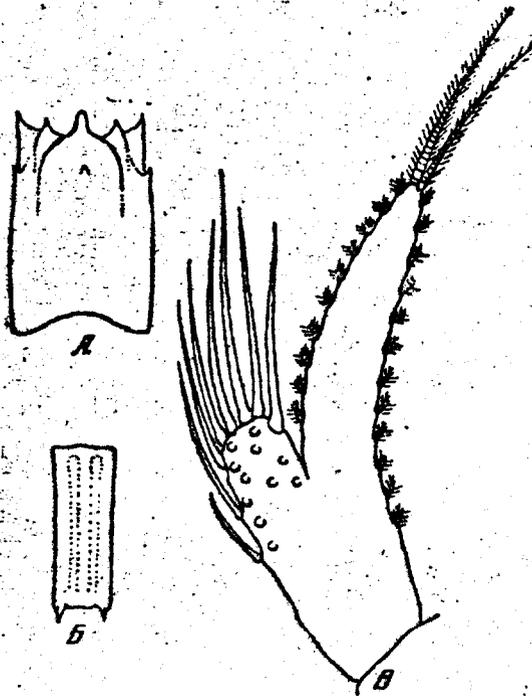


Figure 1. Crangon ralli Rathburn.

A - carapace; B - VI abdominal segment;

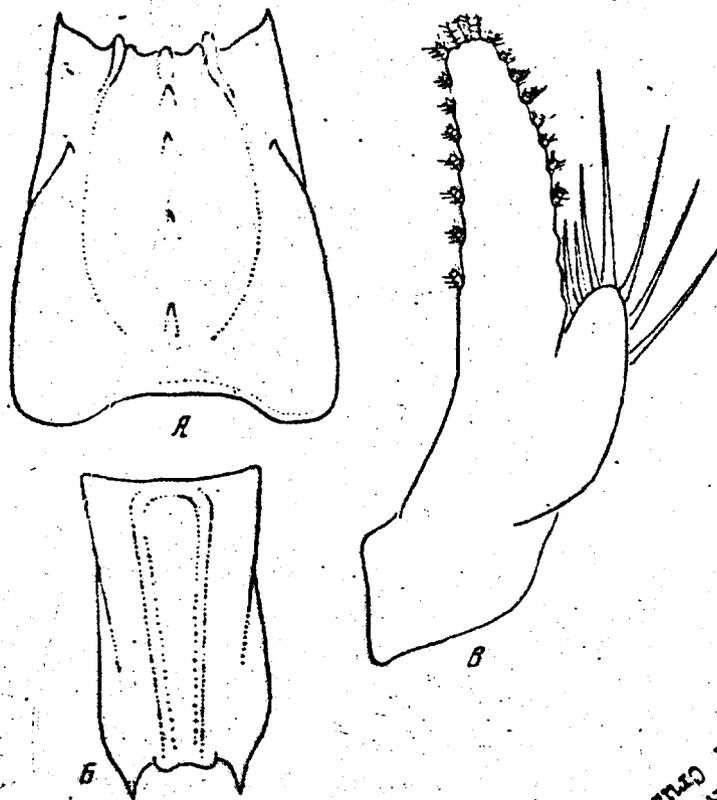
C - endopodite of II pleopod of a male.

Subgenus Neocrangon subgen. n.. Type species is C. (N.) communis (Rathbun, 1899). Arthrobranch on III maxilliped is absent. One spine is located on the medial line of the carapace, dorsal keels of VI abdominal segment are well pronounced, but do not reach the rear edge of this segment (fig. 1).

abyssorum Rathbun, 1902; ? geniculata Yokoya, 1933; resima Rathbun, 1902; communis Rathbun, 1899; ? joloensis de Man, 1929; ? sagamiense Balss, 1913; dalli Rathbun, 1902; nigricauda Stimpson, 1856; ? zacaе Chase, 1937, 1937; franciscorum Stimpson, 1859; nigromaculata Lockington, 1877.

2. Mesocrangon gen. n. Type species is M. intermedia (Stimpson, 1860). Endopodite of II pleopod is armed with pinnated setae along edges and terminally. Arthrobranch on III maxilliped is absent. There are two spines or tubercles on the median line of the carapace, one lateral spine in the gastral area. VI abdominal segment is cylindrical and has 2 distinct keels that do not reach the rear edge of the segment. Suborbital spine is separated from the orbital edge by a narrow cleft (fig. 3).

intermedia Stimpson, 1860; ? volki Birstein et Winogradov, 1953; ? munitella Walker, 1898.



LIBRARY
DIVISION OF CRUSTACEA

Figure 2. Nectocrangon crassa Rathbun.

Same symbols as in figure 1.

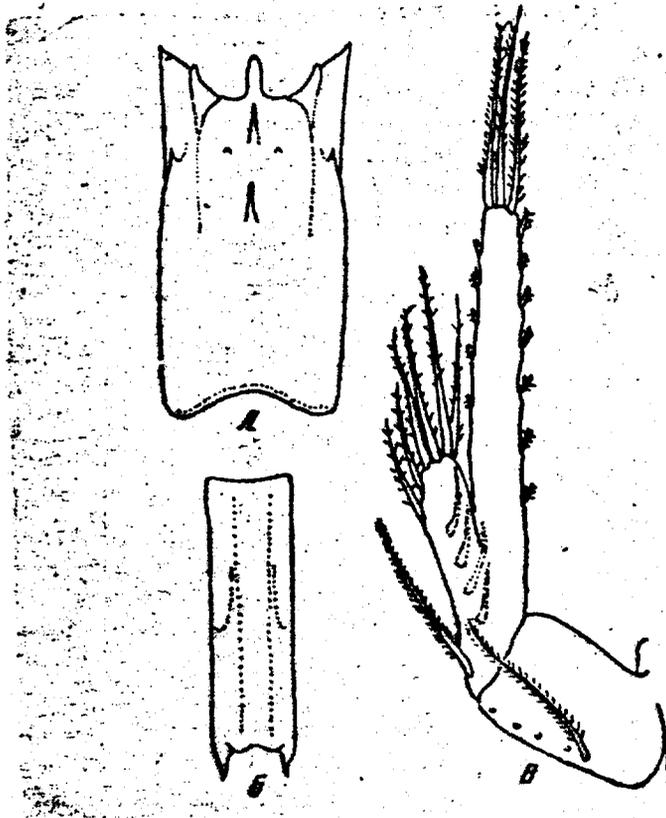
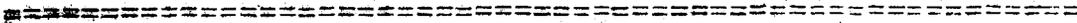


Figure 3. Mesocrangon intermedia (Stimpson).

Same symbols as in figure 1.



3. Metacrangon gen. n. Type species is

Met. variabilis (Rathbun, 1902). Endopodite of II pleopod is armed with pinnated setae along the edges and terminally. The arthrobranch on III maxilliped is absent. There are three spines on the medial line of the carapace and one lateral spine in the gastral area. Dorsal keels of VI abdominal segment are pronounced, but do not reach the rear edge of the segment. The rear lower corners of VI abdominal segment form laterally directed wing-like lobes. The front edge of the carapace is raised, the suborbital spine is separated from the orbital edge of a narrow cleft (fig. 4).

acclivis Rathbun, 1902; monodon Birstein et Winog., 1951; richardsoni Yaldwyn, 1960; angusticauda de Haan, 1849; hellmarlei Stebbing, 1914; munita Dana, 1852; robusta Kobjakova, 1935; jacqueti A. M. Edw., 1881; ? nipponensis Yokoya, 1933; spinirostris Rathbun, 1902; knoxii Yaldwyn, 1960; ochotensis Kobjakova, 1955; spinosissima Rathbun, 1902; laevis Yokoya, 1933; procax Faxon, 1893; variabilis Rathbun, 1902; lomae Schmitt, 1921; ? trigonorostris Yokoya, 1933; ? longirostris Yokoya, 1933.

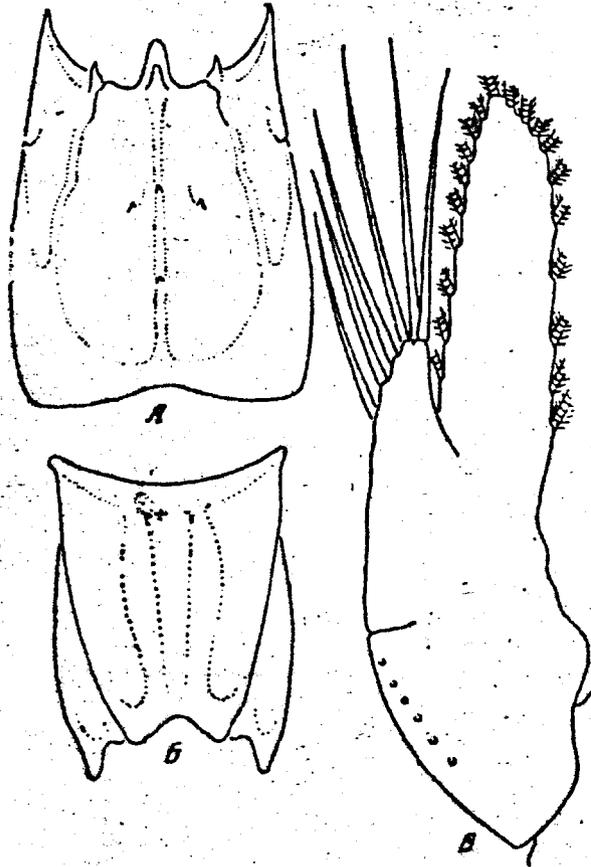
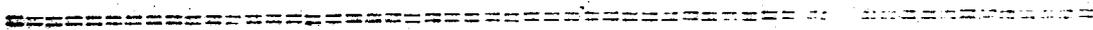


Figure 4. Metacrangon robusta (Kobjakova).

Same symbols as in figure 1.



4. Nectocrangon Brandt, 1837. Type species is N. lar Owen, 1839. Endopodite of II pleopod of a male is armed with pinnate setae along the edges and terminally. This endopodite is longer than appendix masculina.

Arthrobranch on III maxilliped is absent. Two or three spines are located on the median line of the carapace, keels of VI abdominal segment are well developed, but do not reach the rear edge of this segment. The front edge of the carapace is raised; closely arranged rostrum and orbital spines form a tube-like receptacle for eyes (fig. 2). The dactylopodites of IV and V pereopods are flattened.

alaskensis Kingsley, 1882; dentata Rathbun, 1902; levior Rathbun, 1902; californiensis Rathbun, 1902; hozawai Yokoya, 1939; ovifer Rathbun, 1902; crassa Rathbun, 1899; lar Owen, 1839; sadoensis Yokoya, 1933; tovamaensis Yokoya, 1933.

5. Rhynocrangon gen. n. Type species is R. sharpi (Ortmann, 1895). Endopodite is armed only with one or two terminal setae and is longer than appendix masculina.

Arthrobranch is absent on III maxilliped. Three spines or low tubercles are located on the median line. Dorsal keels of VI abdominal segment are pronounced (fig. 5).

alata Rathbun, 1902; *sharpi* Ortmann, 1895.

6. Sclerocrangon G. O. Sars, 1883. Type species is S. boreas Phipps, 1774. Endopodite is highly reduced, appendix masculina is large and armed with thick bare setae. Arthrobranch is absent on III maxilliped. There are at least 3 spines on the median line of the carapace. Dorsal keels of VI abdominal segment are pronounced and pointed; these points sometimes protrude beyond the rear edge of the segment. The lower rear corners of VI abdominal segment form pointed wing-like lobes directed towards the sides (fig. 6).

1766

atrox Faxon, 1893; *derjugini* Kobjakova, 1937; *salebrosa* Owen, 1839; *boreas* Phipps, 1774; *ferox* G. O. Sars, 1877; *zenkevitchi* Birstein et Winogr., 1935.

7. Notocrangon Coutiere, 1905. Type species is N. antarcticus (Pfeffer, 1887). Endopodite is fully reduced, appendix masculina is thin, long and has several short terminal spines. Arthrobranch is absent on III maxilliped. There is one spine on the median line of the carapace. VI abdominal segment has pronounced dorsal keels that reach to the rear edge of the segment (fig. 7).

antarcticus Pfeffer, 1887.

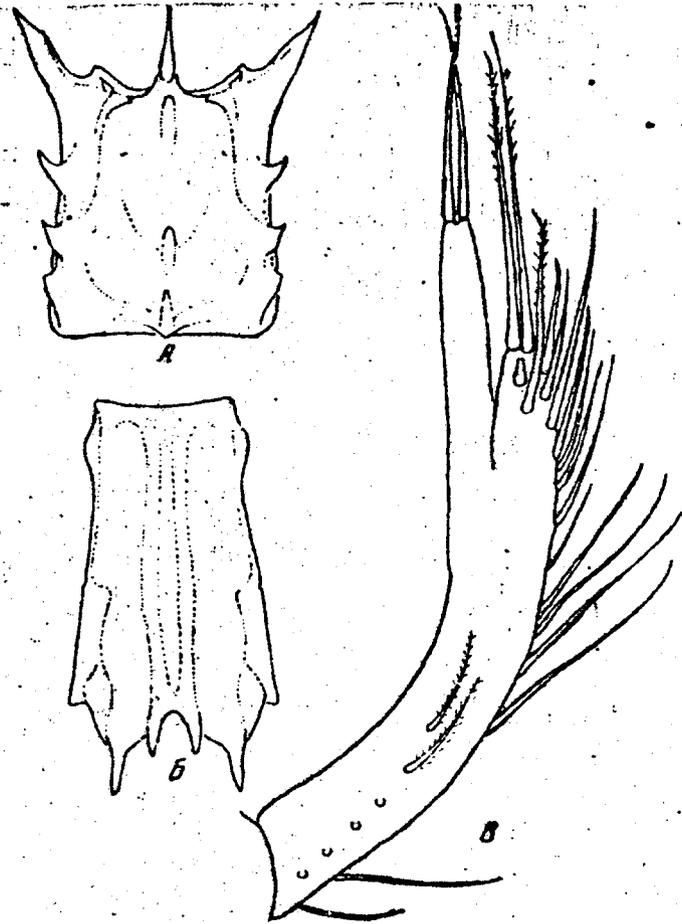


Figure 5. Rhynocranson sharpi (Ortmann).

Symbols see figure 1.

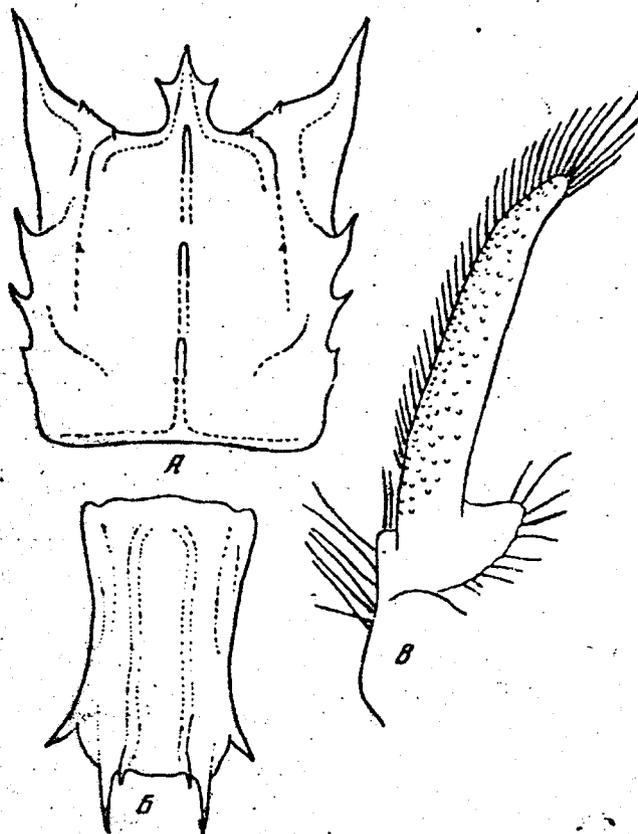


Figure 6. Sclerocranon derjugini Kobjakova.

Symbols see figure 1.

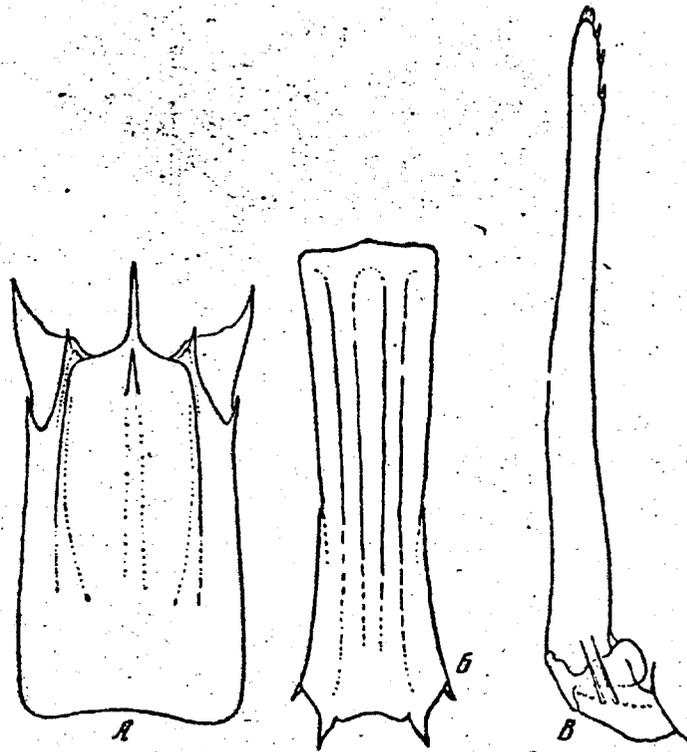


Figure 7. Notocrangon antarcticus (Pfeffer).

Symbols see figure 1.

Certain Forms of Evolution

Morphological changes that took place in the evolution of genera in question consist, probably, in the following:

- 1) growth of appendix masculina and reduction in the size of endopodite of II pleopod ;
- 2) reduction of the arthrobranch of III maxilliped;
- 3) hardening of body covers, increase in the sculpture of carapace and abdomen.

Furthermore, there are grounds to assume that in certain cases a change in the size of eggs carried by a female took place, as well as changes in the body dimensions. Let us discuss each of the changes separately.

1. It is known that changes in the relative dimensions of individual organs are usually explained by differences in their relative rates of phylogenetic growth (Huxley, 1932; Rensh, 1960). Such an approach seems also to be justified in our research, since the studied shrimps differ considerably in respect to their body size. Furthermore, the clarification of the forms of the phylogenetic growth of appendages of II pleopods of a male presents a possibility of determining the

1767

peculiarities of this feature in various genera. For this purpose we have studied the phylogenetic growth of appendix masculina and of endopodite of II pleopod of a male in respect to the carapace in species of various genera.

It was demonstrated here that the relative size of these appendages differs from genus to genus, but cannot serve as a generic characteristic. More definite results were obtained, when we studied the phylogenetic growth of endopodite in respect to appendix masculina. It turned out that the index of the allometrid growth b in various genera is generally in reverse relation to a (table 1). The latter value characterizes the size of embryos. In genera Sclerocrangon and Rhynocrangon, which differ from other genera in a special structure of II pleopod of a male, a is greater than one. Therefore, Notocrangon, whose endopodite is completely reduced, is represented by a widely deviated branch not directly connected to Crangon.

2. Evolutionary changes in the gill apparatus consisted in a reduction of arthrobranch of III maxilliped. This gill appears exclusively in Crangon (Crangon) and occurs in reduced state. Presence of such a gill should be considered as a primitive feature and, therefore, the subgenus Crangon retains the most primitive state. Loss of this arthrobranch takes place already within the confines of the Crangon genus (subgenus Neocrangon); this process, we believe, took place independently in each of the other groups.

Indices of the allometric growth of appendages of II pleopod of a male ($y = ax^b$,
 where x is endopodite and y is appendix masculina)

Genera	Number of species	Number of measurements	'a	b
Metacrangon gen. n.	8	17	1.05	1.16
Crangon L.	13	31	1.46	1.32
Sclerocrangon G. O. Sars	5	44	0.45	1.32
Mesocrangon gen. n.	1	9	1.63	0.75
Rhynocrangon gen. n.	2	6	0.10	1.90

3. Peculiarities of the sculpture of body covers reflect the character of the evolution of genera. Intensification of sculpture takes place in the direction from Crangon and Mesocrangon to Sclerocrangon and Rhynocrangon. The species of the Sclerocrangon genus are the largest ones among the Crangonidae, and therefore, the strong development of their sculpture may possibly be explained by a change in body proportions during the process of phylogenetic growth. However, the Rhynocrangon species, which have the richest sculpture, at the same time are the smallest animals, therefore, the above-suggested assumption in respect to Sclerocrangon, is inapplicable in the present case. Similar difficulty arises when we study the genus Metacrangon, the representatives of this genus have a richer sculpture than Crangon, but smaller body dimensions.

Strong development of sculpture and considerable body dimensions present a particularly illustrative feature of Sclerocrangon; this refers both to the shallow-water and to deep-water representatives. An increase in the body dimensions became possible because of the hardening of covers, a feature ensuring the necessary mechanical strength. Intensification of sculpture and reduction in the endopodite of II pleopod of a male must

be considered as a result of allometric growth. The bathyal S. derjugini has a spine in the gastral area of carapace, same as in Metacrangon. Nevertheless, any grouping together on this basis would be artificial. Apparently, such a spine is a remnant of a pronounced oblique ridge running in S. boreas along the gastral area. We believe that an increase in dimensions is the most important moment in the evolution of this genus, and this, as it will be shown below, had an effect upon reproduction biology. One might also have thought that this characteristic would have effect upon the position of the animal in the food cycle system. However, this is not exactly the case. Representatives of Sclerocrangon (boreas, zenkevitchi) (Sokolova, 1957; Turpayeva, 1948) same as the representatives of Crangon (crangon, almanni, abyssorum, communis) are carnivorous animals feeding upon polychaetous worms, bivalved mollusks, amphipods and echinoderms. The representatives of Crangon, Nectocrangon and Sclerocrangon are, however, mentioned as food objects of benthophagous fish (Bylacheva, 1948; Gordeyeva, 1954; Logvinovich, 1949; Mikulich, 1949, 1954; Popova, 1954; Skalkin, 1963). Nevertheless, there are reasons to believe, that owing to greater dimensions, representatives of Sclerocrangon become inaccessible to certain benthophages. Finally, one could

/1768

evidently maintain the ability to bury themselves into the ground to a greater degree. On the other hand, we observed in an aquarium how a large S. boreas specimen dug itself into the ground leaving uncovered nothing but the upper portion of its body. Similarity in structure and absence of any significant inter-species differences permit us to assume that the majority of the Crangon species lead a similar way of life, and just as C. crangon and C. septemspinosa is able to dig itself into the ground either completely, or partly. To such behavioural feature corresponds a reticulate fine mottled pattern of the upper side of the body formed by the chromatophores and corresponding to the fine-grained ground into which these animals bury themselves. C. communis, dalli, franciscorum and stylirostris have a similar pattern, a fact entitling us to suspect a similar way of life also in respect to these species. Intensification in the carapace sculpture observed in the Nectocrangon and Metacrangon genera consists in an elevation of the front edge of the carapace together with the rostrum and the orbital spines, this results in lowering of the surface of the gastral area and formation of a depression. These characteristics are best pronounced in Nectocrangon, the representatives of this genus being characterized by a tubular receptacle for eyes formed by drawing-together and pulling upwards the rostrum and orbital spines.

Furthermore, flat and widened fingers of the last pereiopods are characteristic of Nectocrangon. Both characteristics should be considered as adaptations to a more perfect burying in the ground during which the eyes should remain above the surface. We have no immediate observations on the behaviour of these animals, therefore, an explanation of the expediency of the discussed characteristics is conjectural. It is, however, possible to assume that in the series Metacrangon - Nectocrangon a specialization took place in the direction of the perfection of the burying method.

/1769

Undoubtedly, Nectocrangon is the most specialized genus among the studied shrimps and unlike other shrimps it has short pterygostomous spines turned frontwards and inwards. This feature may facilitate the animal's locomotion in the ground and indicates a burying way of life. Judging by the peculiarities of the carapace structure, the Mesocrangon genus was also developing in the direction of adaptation to burying in the ground. The gastral area of M. intermedia and volki is depressed, the orbital edge of the carapace is elevated, and at the base of the orbital spine we have a deep notch, which is very characteristic of Nectocrangon.

Acquiring certain special features common to the latter genus, the species of the Mesocrangon genus preserve a structure of VI abdominal segment characteristic of the poorly specialized Crangon. Therefore, a segregation of Metacrangon from Mesocrangon is difficult, but the latter may be considered formally as a transitional group from typical Crangon to typical Metacrangon. Apparently, it would be more correct to believe that Mesocrangon undergoes an evolutionary development that is basically parallel to Crangon → Metacrangon.

A small original group Rhynocrangon consists of smaller species. It developed in the direction of sculpture intensification. A specific structure of appendix masculina permits us to assume that this group segregated from the main trunk at an early stage of development.

In certain structural peculiarities of the carapace, Notocrangon may be contrasted to all the other genera. We note primarily the characteristic shape of rostrum, which is compressed in lateral direction and turned up, as well as the presence of median ridge on the dorsal surface of the carapace. Such features are characteristic of the actively swimming shrimps, for

example, of the Pandalidae or Hippolytidae, but in the overwhelming majority of Crangonidae, who live basically on the ground, this ridge on the carapace is absent and the rostrum is usually compressed in the dorsal-ventral direction. The deep-water C. abyssorum, for example, is an exception, its rostrum is elevated and compressed from sides. Another peculiarity is the structure of the bottom front corner of the carapace, which is pronounced elongated from the ventral and orbital areas, a characteristic not observed in representatives of all the other genera (fig. 7). The position of pterygostomous spines is also characteristic. The genera Crangon and Metacrangon are characterized by relatively short pterygostomous spines, in the former genus they are forward directed, while in the latter one, both forwards and inwards. In Sclerocrangon and Rhynocrangon genera, uniting representatives with the most developed sculpture, these spines are considerably larger and are directed forwards and to the sides. Notocrangon approaches Crangon in the development degree of sculpture, it resembles Sclerocrangon and Rhynocrangon in its structure of the pterygostomous spine. The functional importance of these features remains unknown, but one must assume, that having preserved the more or less primitive type of the carapace structure and of the

structure of VI abdominal segment, which is characteristic of Crangon, the Antarctic genus has acquired certain peculiar features. Among the latter the structure of the bottom front corner of the carapace has no analogies in other studied species, while the structure of rostrum and the presence of a median dorsal keel on the carapace indicate possibility of a rather mobile way of life.

/1770

Differences in the dimensions of appendages are a characteristic peculiarity in the majority of Crangonidae, a phenomenon which in Paracrangon is brought to complete reduction of II pereopods. In the studied species II and III pairs of pereopods are in reduced condition. S. W. Kemp (1916) considered this characteristic to be common to "group V", which includes Crangon s. lato, Sclerocrangon s. lato, Nectocrangon and Prionocrangon, thus giving this characteristic the rank of a suprageneric feature. We have studied the relation between the width of the distal portion of merus of II and III pereopods and the width of the distal part of the claw of I pereopod in 34 species and have not detected any significant differences between genera and individual species. This ratio fluctuates from 0.13 to 0.21 within each genus. Apparently there is no reason to believe that a considerable reduction of these appendages took place here. Therefore, we agree with Kemp that the reduced state of II and III pereopods is characteristic of this group as a whole.

Peculiarities in the Reproduction Biology

Already Coutiere (1917) noted the structural resemblance of egg-clutches in Crangon and Sclerocrangon expressed in a considerable thickness of the clutch in the dorsal-ventral direction. It is, however, more expedient to study other features. We have studied the number of eggs in clutches (in the future, for the sake of brevity, this will conditionally be called "fecundity") and the dimensions of eggs in 34 forms. Utilization of these characteristics is faced with a number of difficulties. It is known that the fecundity changes in animals with age; this has been proven, for example, in the case of C. crangon (Havinga, 1929). Consequently, in order to obtain the compared data, one should study the age changes in fecundity. However, in the majority of instances this turned out to be impossible. Such a source of errors appears to be the most important one, but its importance should, however, not be overestimated. In the studied genera females are always larger than males^{*}, therefore, the

* In literature, as a rule, the total body length is indicated from the tip of rostrum to the end of telson. More accurate are the measurements from the rear edge of orbit to the rear edge of carapace shown in our work. In the studied forms the carapace constitutes one quarter of the total body length, a fact which we utilized in the conversion of published data on the total length into the length of carapace.

rather numerous published data on the maximum body length in various forms, most probably, are referred to females; only forms known in one single individual may constitute an exception. Dimensions of egg-bearing females studied by us are close to the maximum dimensions of corresponding species indicated in the literature, therefore, our data on the fecundity generally are close to the maximum possible ones, i.e., they are comparable. There are reasons to believe that the egg size is subject to changes because of the effect of certain factors. For example, C. crangon with a carapace length of 15.4 millimetres has eggs 0.50 x 0.45 millimetre in size, while according to M. W. Lebour's data (1931) they are 0.56 x 0.40 millimetre; with carapace length of 37.0 millimetres, S. salebrosa has eggs of the following dimension: 2.15 x 2.10 millimetres, while according to Bals' data (1914), in an individual of unknown size, they are 1.75 x 1.75 millimetres. One may see that fluctuations in eggs in respect to body length are insignificant. Another source of error should be pointed out, namely, the possible change in the egg shape, which is usually ovate, during the fixation process and under effect of mechanical causes. The dimensions of the first cause remain unknown, however, in our material, which is fixated by means of alcohol, this error will remain