

Fortschritte der Geologie und Palaeontologie

herausgegeben

von **Professor Dr. W. Soergel**, Breslau

Band VIII Heft 26

Vergleichende Stammesgeschichte

Grundlagen, Methoden, Probleme
unter besonderer Berücksichtigung der höheren Krebse

VON

K. Beurlen

Mit 82 Textfiguren

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Schöneberger Ufer 12 a

1930

Geol. R. R.

D550.8

Page

26

Alle Rechte,
insbesondere das Recht der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten

Copyright, 1930, by Gebrüder Borntraeger in Berlin

DEC 18 1950

Dem Andenken O. Jaekels gewidmet

Motto:

„Die größten Schwierigkeiten der Forschung liegen
nicht in den Tatsachen, sondern in unsern Vorurteilen“.

O. Jaekel

Inhalt

	Seite
Einleitung	317
I. Teil. Systematik und Stammesgeschichte der Dekapoden	320
A. Das System	320
Ordnung Dekapoda	320
Unterordnung Trichelida	320
Unterordnung Anomocarida	327
Unterordnung Palinura	334
Unterordnung Heterura	343
Anmerkungen	366
B. Begründung des Systems	376
1. Unterordnung Trichelida	376
2. Unterordnung Anomocarida	383
3. Unterordnung Palinura	393
4. Unterordnung Heterura	399
5. Beziehungen zwischen den vier Unterordnungen	416
C. Stammesgeschichte der Dekapoden	425
D. Herkunft der Dekapoden	430
1. Vergleich der Dekapoden mit den übrigen Thoracostrakenordnungen	431
A. Rumpfgliederung und Cephalothorax	431
B. Extremitäten	434
C. Respirationsorgane	438
D. Zusammenfassung	439
2. Beziehungen zwischen Schizopoden, Dichelopoden und Dekapoden auf Grund der fossilen Reste	439
3. Herkunft der Pygocephalomorphen	448
4. Stellung der Cumaceen, Stomatopoden und Syncariden	454
5. Zusammenfassung. System der Thoracostraken	459
Literatur	460
II. Teil. Vergleichend stammesgeschichtliche Analyse	465
A. Der Ablauf der Entwicklung in Einzelfällen	465
1. Die Crustaceen	465
2. Die Vertebraten	481
Anmerkungen	500
B. Vergleich der einzelnen Entwicklungsabläufe	505
1. Vergleich des Entwicklungsablaufs von Crustaceen und Vertebraten	505
2. Diskussion der Möglichkeit einer Verallgemeinerung	508
A. Die Entfaltung der Arthropoden	509
B. Die Entfaltung der Mollusken	511

	Seite
C. Die Entwicklung der Lamellibranchier	516
D. Die Entwicklung der Cephalopoden	523
E. Zusammenfassung	531
Anmerkungen	532
III. Teil. Theoretische Diskussion der Ergebnisse	534
A. Explosive Entwicklung	534
1. Sprunghafte Typenneubildung	534
2. Inadaptive Typenneubildung	539
3. Funktion, Form, Anpassung	541
Literatur	545
B. Orthogenese	546
1. Begriff und Bedeutung der Orthogenese. Historisches	546
2. Der Zwangsablauf orthogenetischer Entwicklung	549
3. Progressive Reduktion der Variabilität	551
4. Irreversibilität	553
Literatur	556
C. Ontogenie und Phylogenie	558
1. Historisch kritische Vorbemerkungen	558
2. Metakinese und das Problem der sprunghaften Typenneubildung während der Phase der explosiven Entwicklung	563
3. Palingenese und das Problem der orthogenetischen Weiterbildung	571
4. Zusammenfassung	577
Literatur	579
Autorenregister	581
Register der Gattungen	583

Einleitung

Als unter dem Einfluß DARWINS der Entwicklungsgedanke in der wissenschaftlichen Biologie greifbare Gestalt gewann, wurde er zunächst nur unter dem einen Gesichtspunkt gesehen, der sich am besten durch den Ausdruck: „Die Entstehung der Arten“ charakterisieren läßt. Die Fragestellung war in erster Linie eine historische nach der Entstehung der einzelnen Arten, Gattungen, Familien, der Ordnungen und Klassen auseinander. Erst in zweiter Linie und begrifflich eng damit verquickt, war die Fragestellung eine kausale, nach den Ursachen der Entwicklung und Entfaltung des Tierreichs. Schon HÄCKEL führte daneben — in Anlehnung an H. MÜLLER, K. E. v. BAER u. a. — eine zweite Betrachtungsweise ein: die ontogenetische. Freilich auch diese Seite der Entwicklungstheorie wurde nicht begrifflich gesondert und für sich betrachtet, sondern gleich eng mit der phylogenetischen Betrachtungsweise verquickt und durch die Formulierung des biogenetischen Grundgesetzes auch kausal verknüpft.

Dagegen machte sich in der Folgezeit eine Reaktion geltend: stammesgeschichtliche Spekulationen wurden aus der Entwicklungstheorie mehr und mehr ausgeschaltet; dafür wuchs die ontogenetische Forschungsrichtung teils als Entwicklungslehre, teils als Vererbungslehre zu zwei selbständigen Disziplinen heran. Die Fragestellung war nicht mehr auf den tatsächlichen historischen Ablauf der Entfaltung des Tier- und Pflanzenreichs gerichtet, sondern allein nach der experimentell beobachtbaren Entwicklung des Einzelindividuums; durch Beeinflussung der Ontogenie, die Reaktion des werdenden Individuums auf die verschiedensten Reize wurde versucht, die Gesetzmäßigkeit und den Sinn organischer Formbildung zu erkennen, die Ursachen klarzulegen, die eine Formwandlung, d. h. eine Weiterentwicklung veranlassen konnten. Aufgaben und Grenzen dieser Forschungsrichtung sind in sehr klarer und programmatischer Weise insbesondere durch O. HERTWIG formuliert worden.

Historisch-stammesgeschichtliche Forschung blieb der Systematik und Anatomie vorbehalten; sie hat besonders durch die Palaeontologie mächtigen Antrieb erfahren. Leider blieb aber viel-

fach die historische Fragestellung nach dem tatsächlichen Ablauf der Entwicklung und die kausale nach ihrer Ursächlichkeit und Bedingtheit begrifflich nur ungenügend getrennt, indem die historische Feststellung unter bestimmten Voraussetzungen über die Ursachen betrachtet wurde. So ist es auch verständlich, daß nur selten versucht wurde, den Ablauf der Entwicklung in einer größeren Tiergruppe rein morphologisch-historisch zu verfolgen, wie dies z. B. KOKEN bei den Gastropoden in vorbildlicher Weise getan hatte.

Was demgegenüber notwendig erscheint, ist das, was Verfasser „Vergleichende Stammesgeschichte“ nennen möchte: Über die Vergleiche zwischen einzelnen Episoden und Geschehnissen der Entwicklung gewissermaßen — Feststellung der Irreversibilität, der Größensteigerung, von Konvergenzen usf. — müssen wir hinauskommen zu einer vergleichenden Morphologie des Gesamtablaufes der Entwicklung einzelner größerer Gruppen. Wie man sich in der Systematik nicht damit begnügen darf, nur einzelne Wachstumsstadien in Vergleich zu setzen und dem System zugrunde zu legen, sondern versuchen muß, die ganzen Individualzyklen — vom Ei bis zum Tod — (HARMS) zu vergleichen, so muß hier versucht werden, die Entwicklung der größeren Gruppen von ihrem ersten Auftreten an über ihre Entfaltung hinaus bis zu ihrem allmählichen Erlöschen, gewissermaßen die Entwicklungszyklen, in Vergleich zu setzen. Ist das Bild, die Art und Weise der Entfaltung einer Tiergruppe in allen Stadien des Aufblühens und Verschwindens stets das gleiche? Die allgemeinen Grundsätze stammesgeschichtlich palaeontologischer Forschung, so die Annahme stetiger, langsamer Entwicklung, setzen das unbewußt voraus. Oder lassen sich in einem derartigen Ablauf verschiedene Perioden erkennen? Erkenntnistheoretisch ist dies höchst wahrscheinlich; schon die Tatsache des Auftretens neuer Gruppen, des Erlöschens anderer, alter deutet darauf hin. Und schließlich, wenn eine solche Periodizität besteht, ist diese in allen Gruppen dieselbe, bestehen hier Gesetzmäßigkeiten? Läßt sich unabhängig von der speziell betrachteten Gruppe ein typischer Ablauf der Entwicklung herauschälen, wie wir die Entwicklung des Individuums unabhängig vom Einzelfall in die Stadien Jugend, Reife, Alter teilen können.

Die Frage nach den Ursachen und der Bedingtheit der Entwicklung bleibt dabei zunächst ganz außer acht. Die Aufgabe ist eine rein morphologisch historische. Erst in zweiter Linie und

auf dieser Basis ist die Frage nach den Ursachen zu stellen, dann aber nicht allein auf Grund der stammesgeschichtlich-palaeontologischen Feststellungen, sondern auf Grund einer Synthese mit den Ergebnissen der Entwicklungs- und Vererbungslehre.

Plan und Aufbau der Darstellung im folgenden ergibt sich aus diesen methodischen Vorbemerkungen von selbst. Auf die Schilderung des historischen Ablaufs der Entwicklung in einzelnen Tiergruppen — die Dekapoden, aus deren eingehendem Studium der Verfasser die Grundlagen erhielt, werden als methodisches Beispiel ausführlicher behandelt und vorangestellt — muß ein Vergleich der verschiedenen Abläufe folgen, aus dem schließlich der Grundtypus eines Entwicklungszyklus zu abstrahieren ist.

Was damit gegeben wird, soll keine abschließende Darstellung sein, sondern eine Anregung; und was Verfasser ihr wünscht, ist Kritik, verbessernde, erweiternde, vertiefende Kritik. Verfasser glaubt auch nicht etwas absolut Neues zu bringen; er ist sich klar darüber, daß manche Ansätze in dieser Richtung schon gemacht sind, und dankbar erkennt er den Boden, auf dem diese Gedankengänge erwachsen sind, die vielen Anregungen, die er teils mündlich, vor allem von seinem Lehrer, Professor HENNIG, teils aus den Arbeiten von ABEL, DACQUÉ, JAEKEL, POMPECKJ, STEINMANN und vieler anderer erhielt.

Noch einige sachliche Bemerkungen sind anzufügen. Der Rahmen vorliegender Arbeit verbot es, auf Einzelheiten einzugehen. Es konnten vielfach nur Andeutungen gegeben werden. Trotzdem hofft Verfasser, daß es ihm gelungen ist, seine Ansichten auch da genügend zu begründen, wo sie den gewöhnlichen Annahmen widersprechen. Literaturverzeichnisse sind jeweils, da es sich um sehr verschiedenartige Stoffe handelt, den einzelnen Kapiteln beigegeben. Der Mangel eines einheitlichen Literaturverzeichnisses, der dadurch entsteht, ist durch ein Autorenregister ausgeglichen. Um einen Überblick über den behandelten Stoff zu vermitteln, ist auch ein Register der Gattungen angefügt. Die Literaturangaben konnten, da es sich ja um keine Lehrbuchdarstellung handelt, auf das Notwendigste beschränkt werden, indem durchweg nur Arbeiten von prinzipieller Bedeutung, vor allem neueren Datums, aufgenommen wurden. Von den angeführten Arbeiten aus wird eine Vervollständigung der Literatur jederzeit möglich sein.

I. Teil

Systematik und Stammesgeschichte der Dekapoden**A. Das System**

In verschiedenen Arbeiten habe ich versucht, das bisher allein auf dem rezenten Material aufgebaute System der Dekapoden durch Auswertung des fossilen Materials zu revidieren. Die dabei gewonnenen Gesichtspunkte wurden freilich jeweils nur an einzelnen Gruppen näher verfolgt und von derartigen Spezialfällen aus diskutiert. Das bedingte naturgemäß Einseitigkeiten und manche zu weitgehenden Verallgemeinerungen, die aber schließlich, um durchzudringen, gewagt werden mußten. Es erwuchs aber hieraus die Notwendigkeit, nachdem nunmehr ein gewisser Abschluß erreicht ist, unter gleichmäßiger systematischer Berücksichtigung sämtlicher Dekapodengruppen — und zwar des fossilen und rezenten Materials — eine klare Zusammenfassung zu versuchen. Eine solche war um so eher möglich, als gerade in den letzten Jahren von verschiedenen Seiten wichtige Einzeluntersuchungen veröffentlicht wurden, so die gründliche Untersuchung ASSMANNs über die Dekapoden des Muschelkalks, die Arbeiten VAN STRAELENS, GLAESSNERS und anderer. Freilich bestehen immer noch wesentliche Lücken, so sind die Dekapoden der Kreide größtenteils immer noch ungenügend bekannt. Für das Gesamtbild sind diese Lücken in den meisten Fällen von untergeordneter Bedeutung. So kann im folgenden, als Grundlage der Stammesgeschichte der Dekapoden, ein revidiertes System gegeben werden.

Ordnung *Decapoda* LATREILLE

Diagnose nach BALSS 1927.

Eucaride Malacostracen, mit meist kräftig entwickeltem Karapax, der i. a. mit sämtlichen Thorakalsegmenten fest verwachsen ist. Die drei ersten Thorakopodenpaare stehen als Maxillipeden im Dienste der Nahrungsaufnahme, so daß nur die fünf letzten Thorakopoden als Pereiopoden der Ortsbewegung dienen. Das erste Pereiopodenpaar ist meist besonders stark entwickelt und mit einer Schere versehen. Der Exopodit an den Pereiopoden ist beim erwachsenen Tier in der Regel verloren, wird aber während der Larvenentwicklung meist noch angelegt (Mysisstadium). Das Abdomen spielt bei den primitiveren Formen bei der Fortbewegung noch eine Rolle, wird aber bei den höher entwickelten Formen unter den Karapax eingeschlagen und dient nur noch zum Schutz der Geschlechtsgänge und der Eier.

1. Unterordnung *Trichelida*

Makrure Formen mit stets gut entwickeltem Abdomen. Karapax lateral zusammengedrückt oder zylindrisch, mit kräftigem Rostrum. Entweder alle Pereiopoden oder nur die vier hinteren siebengliederig.

Stets die drei vorderen Paare mit Schere, wobei der bewegliche Scherenfinger innen steht. Pleopoden gut entwickelt, aber ohne Stylamblys. Stiel der Antennen stets mit Skaphocerit. Mandibel ungeteilt. Erster Maxillipede ohne Eucyphidenanhang. Dritter Maxillipede beinförmig, meist siebengliederig. Pleure des zweiten Abdominalsegments nicht nennenswert verbreitert. Kiemen Trichobranchien oder Dendrobranchien.

Die Ontogenie ist vollständig (*Penaeidea*) oder abgekürzt. Ein normales Mysisstadium — nur selten stark känogenetisch abgewandelt (*Sergestidae*) — mit einer Ausnahme (*Potamobiidae*) stets vorhanden.

I. Abteilung *Nectochelida*

Natante Formen mit lateral zusammengedrücktem Karapax und dünnem Panzer. Rostrum stets kräftig. Antennulen mit langem Stiel. Antennen mit kurzem Stiel und großer ovaler Deckschuppe. Dritter Maxillarfuß siebengliedrig, beinförmig.

I. Tribus *Penaeidea* BATE¹⁾

Die Scheren an den drei vorderen Pereiopodenpaaren gleichartig entwickelt. Erstes Abdominalsegment so lang oder länger als das zweite. Endopodit des ersten Pleopoden zum Petasma umgebildet. Kiemen sind Dendrobranchien. Keine Brutpflege.

Ontogenie sehr vollständig (freies Naupliusstadium vorhanden); dieses fehlt allerdings den Sergestiden. Die frühen Stadien der letzteren mit abnormer Bestachelung (Schwebeformen!).

Familie *Penacidae* BATE. Scheren an den drei vorderen Pereiopodenpaaren gut entwickelt. Viertes und fünftes Pereiopodenpaar gut ausgebildet. Kiemen zahlreich; einige Pereiopoden mit Epipoditen.

Die rezenten *Penacidae* werden — in erster Linie nach der Ausbildung und Anzahl der Kiemen — in die drei Unterfamilien *Aristeinae* ALCOCK, *Penacinae* ALCOCK und *Sicyoninae* ORTMANN eingeteilt.

Fossil sind folgende Gattungen bekannt:

Antrimpos MÜNSTER²⁾, aus dem Buntsandstein (*A. atavus* BILL), aus den Raibler Schichten (n. briefl. Angabe GLAESSNERS), aus dem Lias (WOODWARD), dem Malm (MÜNSTER, OPPEL, BALSS) und der Kreide (SCHLÜTER, DAMES).

Aeger MÜNSTER, aus dem Muschelkalk (ASSMANN), den Raibler Schichten und dem oberen Malm.

Bombur MÜNSTER³⁾ aus den Raibler Schichten und dem oberen Malm.

Rhodanicaris VAN STRAELEN, aus dem Callovien.

Nur aus dem oberen Malm sind folgende Gattungen bekannt:

Bylgia MÜNSTER, *Acanthochirus* OPPEL, *Dusa* MÜNSTER, *Drobna* MÜNSTER, *Rauna* MÜNSTER.

Eine Zureihung dieser fossilen Formen zu den einzelnen Unterfamilien ist nicht sicher möglich, da ja in fossilem Zustand die Kiemen nicht bekannt sind. Nach der Ausbildung und Ähnlichkeit

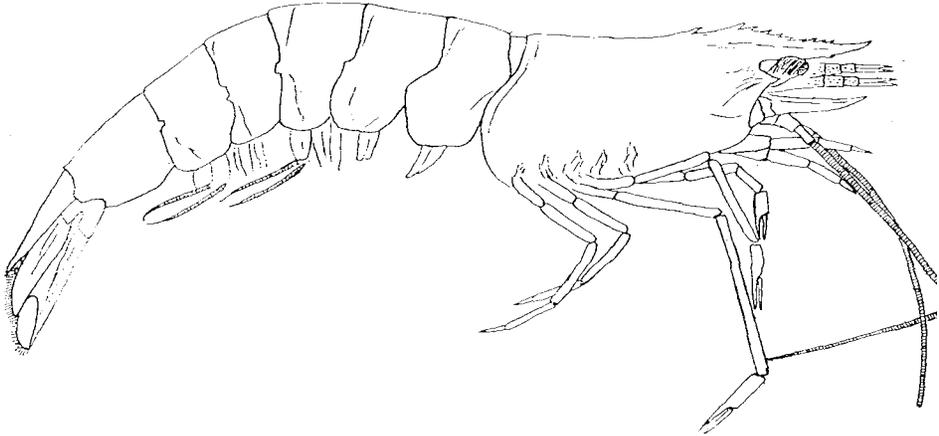


Fig. 1. *Antrimpos speciosus* MÜNST. Oberer Malm (n. OPPEL).

im Kephalothorax dürften *Aeger* den Aristeinen, *Antrimpos* und *Dusa* den Penaeinen, *Drobna* und *Bylgia* den Sicyoninen angehören. Es scheint sonach, als ob die Trennung in die einzelnen Unterfamilien schon im Jura stattgefunden hätte.

Familie *Sergestidae* DANA. Karapax sehr dünn. Die beiden hinteren Pereiopodenpaare sind reduziert, ebenso sind die Scheren an den drei vorderen Pereiopodenpaaren rückgebildet. Rostrum klein. Podobranchien und Epipoditen fehlen. Kiemen reduziert.

Fossile Formen sind entsprechend der sehr schwachen Entwicklung des Panzers offenbar nicht erhalten geblieben. Vielleicht sind die Sergestiden auch erst als Anpassung an Tiefseelebensbedingungen entstanden und aus diesem Grund — fossile Tiefseeablagerungen sind ja sehr selten — fossil nicht bekannt.

2. Tribus *Stenopidea* BATE⁴⁾

Karapax und Abdomen wie bei den *Penaeidea*. Aber Uropoden im Gegensatz zu diesen ohne Diäresis. Die drei ersten Pereiopodenpaare mit Scheren, von denen das dritte Paar stets am kräftigsten ist. Zweiter Maxillipede stets mit normalen Endgliedern. Petasma fehlt stets. Die Kiemen sind Trichobranchien. Die Kiemen-

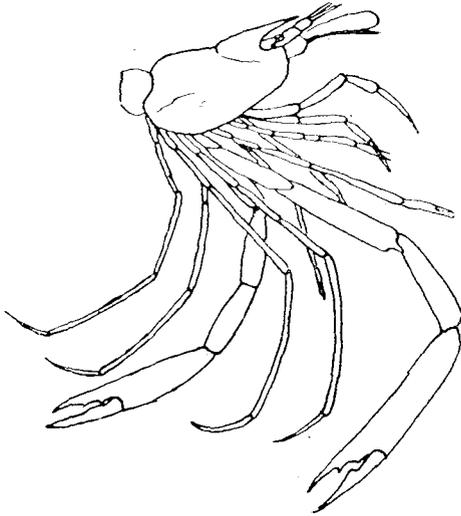


Fig. 2. Karapax mit Pereiopoden von *Stenopus* (die Größe des dritten Scherenfußes im Gegensatz zu den beiden vorderen zeigend). Rezent. (n. ORTMANN).

formel ist sehr primitiv: Epipoditen sind bis zum vierten Pereiopoden vorhanden; Arthrobranchien vom zweiten Maxillipeden bis zum vierten Pereiopoden; Pleurobranchien vom dritten Maxillipeden bis zum fünften Pereiopoden.

Ontogenie: Auf dem ersten Larvenstadium sind schon die drei Maxillarfüße und das erste Pereiopodenpaar als Schwimmbeine vorhanden. Die Uropoden bilden sich erst auf dem vierten Stadium, das Telson gliedert sich erst auf dem sechsten Stadium ab. Die beiden letzten Pereiopoden erscheinen auf dem siebenten (letzten) Larvenstadium und bilden keine Exopoditen mehr. Uropoden, Telson und die beiden hinteren Pereiopodenpaare werden sonach verspätet angelegt.

Die einzige, hierher gehörige Familie der *Stenopidae* BATE ist, nachdem BALSS im Gegensatz zu ORTMANN zeigen konnte, daß *Aeger* ein Penaeide ist, fossil unbekannt.

3. Tribus *Uncinoidea*⁵⁾

Karapax und Kiemen unbekannt. Scheren sehr charakteristisch gestaltet; erstes Paar am größten. Erstes Abdominalsegment wesentlich kleiner als das zweite, dessen Pleure verbreitert ist. Uropoden ohne Diäresis.

Die einzige, hierher gehörige Familie ist monotypisch: Familie *Uncinidae* BEURLEN mit der einen auf den oberen Lias beschränkten Gattung *Uncina* QUENSTEDT.

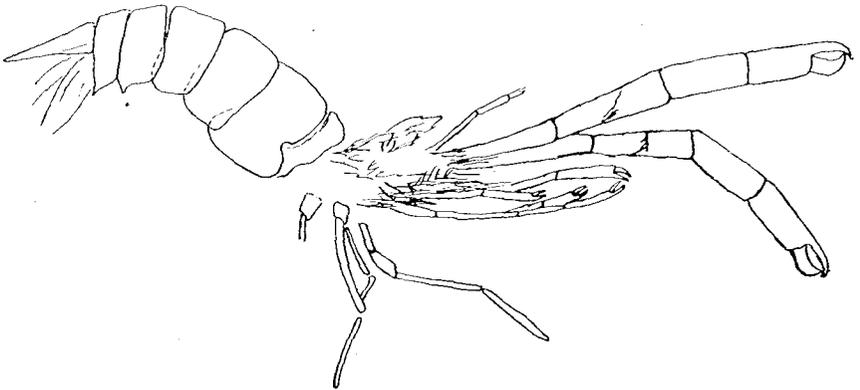


Fig. 3. *Uncina posidoniae* QUENST. Posidonienschiefer, Holzmaden.

2. Abteilung *Proherpochelida*

Da in diese Abteilung nur ein Tribus zu stellen ist, fällt die Diagnose der Abteilung mit der des Tribus zusammen.

Tribus *Paranephropsidea* BEURLEN⁶⁾ (*Erymaidea*)

Karapax zylindrisch, selten schwach dorsoventral abgeplattet, mit einfach dreieckigem oder gezähntem Rostrum. Nackenfurche kräftig, bis zum Seitenrand reichend. Dahinter zwei weitere, dieser \pm parallel verlaufende Rückenfurchen. In der Medianlinie des Karapax stets eine Naht; vor der Nackenfurche vielfach ein isoliertes Schaltstückchen. Abdomen von mittlerer Länge. Uropoden stets mit Diäresis. Geißeln der Antennulen kurz. Stiel der äußeren Antennen frei, fünfgliedrig, mit schmaler, spitzer Schuppe; Geißeln lang. Dritter Maxillarfuß beinförmig, groß. Von den drei Scherenpaaren ist das vordere gewöhnlich größer und verschiedenartig differenziert. Beweglicher Scherenfinger auf der Innenseite.

Die Ontogenie ist, da es sich durchweg um ausgestorbene Formen handelt, nicht bekannt.

Familie *Erymaidae* VAN SLRAELEN. Schaltstückchen vorhanden oder fehlend. Karapax stets zylindrisch oder schwach lateral zusammengedrückt. Nackenfurche und die beiden Rückenfurchen, wie auch das kahnförmige Feld stets deutlich. Scheren *Homarus*-ähnlich.

1. Unterfamilie *Clytiopsinae* BEURLEN. Schaltstückchen fehlt. Vorderes Scherenpaar nicht größer als die beiden hinteren und ohne besondere Differenzierung.

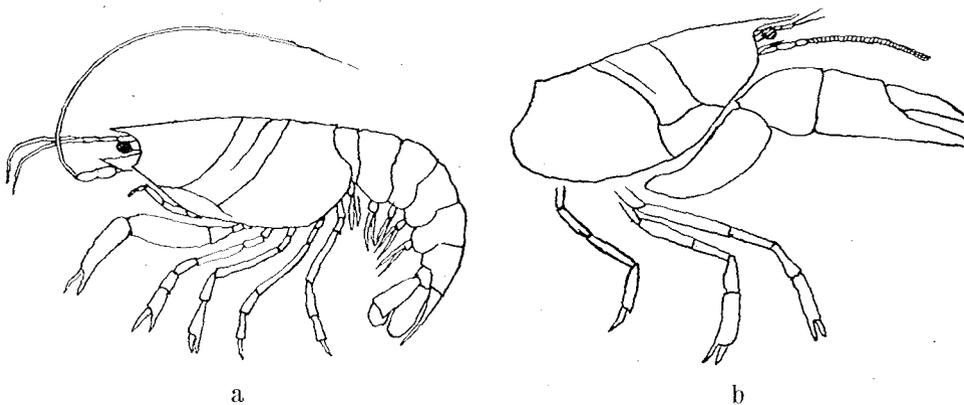


Fig. 4. *Paranephropsidea*. a *Clytiopsis* BILL, oberer Buntsandstein (n. BILL); b *Enoploctytia*, Oberkreide.

Gattung *Clytiopsis* BILL aus dem Buntsandstein. Panzer wenig dick und schwach skulptiert.
 Gattung *Pseudopemphic* WÜST aus dem Muschelkalk. Panzer kräftig und sehr kräftig skulptiert.

2. Unterfamilie *Erymainae* BEURLEN. Schaltstückchen deutlich vorhanden. Das vordere Scherenpaar wesentlich größer als die beiden hinteren, im einzelnen sehr verschiedenartig differenziert.

Gattung *Eryma* H. V. MEYER, em. BEURL., im ganzen Jura verbreitet.

Gattung *Clytia* H. V. MEYER, em. BEURL., ebenso.

Gattung *Erymastacus* BEURL., ebenso.

Gattung *Stenodactylina* BEURL., Lias. Nur die eigenartig gebauten Scheren bekannt.

Gattung *Palaeastacus* BELL, Ob. Jura. Scheren von *Erymastacus* ähnlichem Habitus, unsicherer systematischer Stellung.

Gattung *Enoploctytia* MC COY, Cenoman bis Senon; an die Gattung *Eryma* (Gruppe d. *Eryma Perroni*) anschließend.

Gattung *Phlyctisoma* BELL, Cenoman.

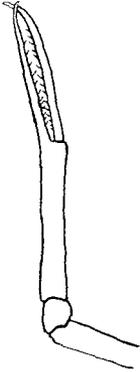


Fig. 5. *Paranephropsidae*, *Stenochiridae*. Schere von *Stenochirus*. Ob. Malm.

Familie *Stenochiridae* n. fam. Karapax breit zylindrisch oder dorsoventral abgeplattet. Karapaxgliederung wie bei *Erymaidae*. Scheren von Eryoniden ähnlichem Habitus, aber der bewegliche Finger stets auf der Innenseite.

Gattung *Stenochirus* OPPEL, Dogger bis ob. Malm., Karapax stark depressiform.

Die beiden Gattungen *Lissocardia* H. v. MEYER und *Piratella* ASSMANN, beide aus dem germanischen Muschelkalk, besitzen gleiche Karapaxgliederung und Verzierung, sowie gleichen Scherentypus wie *Stenochirus* und gehören vermutlich — sie sind noch recht ungenügend bekannt — der gleichen Familie an. Durch den mehr zylindrischen Kephalothorax schließen sie an *Pseudopemphix* (*Clytiopsinae*) an.

3. Abteilung *Herpochelida*

Auch hierher nur ein Tribus, mit dem die Diagnose zusammenfällt.

Tribus *Nephropsidea* ALCOCK⁷⁾ (= *Astacura* BORRADAILE)

Körper gerundet, zylindrisch, mit gut entwickeltem Abdomen. Rostrum gut entwickelt, dreieckig, glatt oder meist gezähnt. Cephalothorax nicht mit dem Epistom verbunden. Äußere Antennen mit langen Geißeln, und freiem, fünfgliedrigem Stiel, sowie Skaphocerit. Dritter Maxillarfuß beinförmig sechsgliedrig. Erstes Pereiopodenpaar sechs-, die übrigen siebengliedrig. Das erste Scherenpaar größer und kräftiger als die übrigen. Diäresis vorhanden. Kiemen sind Trichobranchien.

Die stark abgekürzte Ontogenie beginnt bei den *Nephropsidae* mit einer wohl entwickelten Mysisslarve, als erstem, freiem Stadium, bei der schon sämtliche Maxillipeden und Pereiopoden vorhanden sind, alle jedoch mit Exopodit. Pleopoden und Uropoden erscheinen erst auf den folgenden Stadien. Die Süßwasserformen schlüpfen sogar erst auf dem Dekapodidstadium aus.

Familie *Nephropsidae* STEBBING. Podobranchien nicht mit den Epipoditen verwachsen. Stets vier Pleurobranchien vorhanden. Letztes Thorakalsegment unbeweglich mit den vorhergehenden verwachsen. Sexualanhänge sind beim Männchen vorhanden. Durchweg marine Formen.

Die rezenten Gattungen *Homarus* und *Nephrops* u. a. in der Flachsee weit verbreitet. *Thaumastocheles* und *Nephropsis* in der Tiefsee.

Fossile Formen vom Oberjura an:

Gattung *Magila* MÜNSTER⁹⁾ Oberjura, vielleicht schon im Dogger.

Gattung *Pseudastacus* OPPEL. Oberjura bis obere Kreide.

Gattung *Nymphaeops* SCHLÜTER. Obere Kreide.

Gattung *Ischnodactylus* PELSENER. Obere Kreide (Maestricht).

Außerdem gehört hierher die in zahlreichen Arten aus der unteren und oberen Kreide, sowie dem Tertiär beschriebene sehr heterogene

Sammalgattung *Hoploparia* BELL⁹⁾, die vermutlich in eine Reihe von Gattungen aufzulösen ist, deren Arten z. T. wohl auch der Gattung *Homarus* oder *Nephrops* angehören, wie ja z. B. PELSENER *Hoploparia* überhaupt mit *Homarus* vereinigen wollte. Ferner sind aus Kreide und Tertiär zahlreiche, meist ungenau bekannte, aber sicher zu den Nephropsiden gehörige Arten als „*Astacus*“ oder „*Homarus*“ oder „*Nephrops*“ beschrieben worden.

Die beiden Familien *Potamobiidae* HUXLEY und *Parastacidae* HUXLEY unterscheiden sich von den Nephropsiden dadurch, daß das letzte Thorakalsegment frei beweglich ist, unter sich vor allem durch die Ausbildung der Kiemen. Beide Familien sind Süßwasserbewohner. Die Potamobiiden vom Neokom an bekannt.

2. Unterordnung *Anomocarida*¹⁰⁾

Karapax zylindrisch, langgestreckt, ohne Seitenkante; nur selten verkürzt, depressiform und mit Seitenkante. Abdomen gut entwickelt oder umgebildet, selten unter das Sternum eingeschlagen. Das dritte Pereiopodenpaar besitzt nie eine Schere. Das erste oder die beiden ersten Paare mit einer Schere oder subchelat. Stiel der äußeren Antennen frei, meist mit Skaphocerit. Stylamblys vorhanden oder seltener reduziert. Rostrum meist gut entwickelt, seltener rückgebildet.

Die in dieser Unterordnung zusammenzufassenden Formen sind infolge sehr verschiedenartiger Umbildung sehr heterogen, so daß eine einheitliche Diagnose kaum möglich ist.

Die Ontogenie ist bei den primitiveren Gruppen noch recht vollständig, bei den stärker differenzierten Gruppen etwas abgekürzt. Im letzteren Fall werden an den Pereiopoden keine Exopoditen mehr angelegt, das Mysisstadium also unterdrückt.

I. Abteilung *Nectocarida*

Diagnose fällt zusammen mit der des einzigen

Tribus *Eucyphidea* ORTMANN¹¹⁾ (= *Caridea* DANA)

Das dritte Pereiopodenpaar besitzt nie eine Schere. Das erste und zweite Pereiopodenpaar mit im einzelnen sehr verschiedenartig gestalteten Scheren oder nur subchelat. Exopodit des ersten Maxillarfußes mit Eucyphidenanhang. Dritter Maxillarfuß infolge von Verwachsungen vier- bis sechsgliedrig, nie siebengliedrig. Pleopoden mit Stylamblys. Sexualanhänge beim Männchen fehlend. Karapax zylindrisch oder lateral zusammengedrückt, mit kräftigem Rostrum. Abdomen lang und gut entwickelt. Pleure des zweiten Abdominalsegments breit, den Hinterrand des ersten und den Vorderrand des dritten Segments überdeckend. Die Kiemen sind Phyllobranchien. Weibchen mit Brutpflege.

Die Ontogenie ist + vollständig. Das erste freie Stadium ist die Protozöa oder die Zoöa. Ein normales Mysisstadium wird stets durchlaufen. Charakteristisch ist, daß in den Larvenstadien eine dorsale Bedornung des Abdomens stets fehlt (im Gegensatz zu den *Trichelida*). Eine sehr vollständige Entwicklung machen die *Palaemonoida* durch.

Eine ungemein formenreiche Gruppe, die in eine Reihe verschiedener Subtribus gegliedert wird. Die Unterscheidung der Subtribus basiert in erster Linie auf der Ausbildung der Mundgliedmaßen und der Kiemen, Merkmale, die fossil i. a. nicht kontrollierbar sind. Von Bedeutung ist auch die Ausbildung der Pereiopoden, vor allem der beiden vorderen Scherenfüße.

Den drei Subtribus

Pasiphaeoida BORRADAILE

Stylodactyloida BORRADAILE

Hoplophoroida BORRADAILE

ist gemeinsam das Vorhandensein von Exopoditen auf den Pereiopoden im erwachsenen Zustand, ferner der stets ungegliederte Karpus der Pereiopoden und das Vorhandensein gut entwickelter Scheren an den beiden vorderen Pereiopoden. Die Unterschiede liegen vor allem in der Ausbildung der Mundgliedmaßen.

An fossilen Formen ist nur eine Gattung bekannt, die sicher Exopoditen an den Pereiopoden besaß:

Udorella OPPEL.

VAN STRAELEN hat für diese Gattung eine besondere Familie (*Udorellidae*) ausgeschieden. Da sämtliche Pereiopoden kurz und sehr gleichartig ausgebildet sind, ohne Scheren, aber alle subchelat, paßt die Familie in keines der drei erwähnten Subtribus. Vermutlich liegt der Repräsentant eines selbständigen primitiven, ausgestorbenen Subtribus vor. Vorkommen im Oberjura.

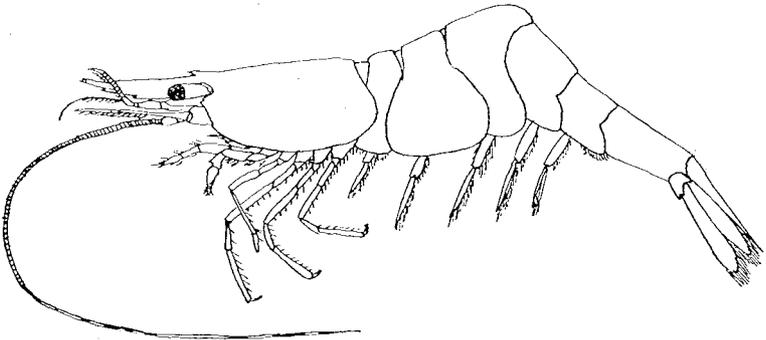


Fig. 6. *Eucyphidea, Palaemonoidea. Hippolyte varians* LEACH; rezent (n. BALSS).

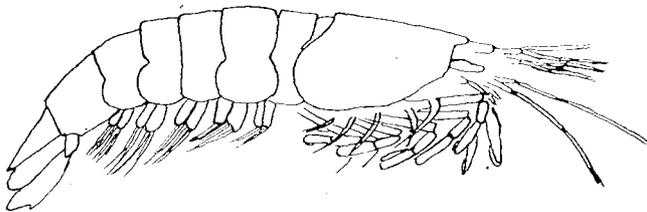


Fig. 7. *Eucyphidea, Udorellidea. Udorella agassizii* OPPEL, ob. Malm (n. BALSS).

Die vier übrigen Subtribus, die hierher gehören,

Pandaloida BORRADAILE

Psalidopoida BORRADAILE

Palaemonoidea BORRADAILE

Crangonoidea BORRADAILE

besitzen im erwachsenen Zustand nie Exopoditen auf den Pereiopoden. Der Karpus der Pereiopoden ist stets ungegliedert bei den *Psalidopoida*, während derselbe — wenigstens an den Scherenfüßen — bei den drei übrigen Subtribus oft gegliedert ist. Die Entwicklung der Scheren an den beiden vorderen Pereiopoden ist sehr verschiedenartig. Vielfach sind sie ganz oder an einem der beiden vorderen Pereiopodenpaare rückgebildet, oder auch nur subchelat (*Crangonoidea*).

Die beiden aus dem Oberjura bekannten Gattungen *Hefriga* MÜNSTER und *Blaculla* MÜNSTER gehören höchstwahrscheinlich den Palaemonoiden an, während die ebenfalls oberjurassische Gattung *Udora* MÜNSTER nur ungenügend bekannt und in ihrer Stellung demnach sehr unsicher ist.

Eine Reihe weiterer fossiler Formen aus der Kreide (vor allem durch SCHLÜTER beschrieben) und dem Tertiär (H. v. MEYER), die sicher zu den Eucyphiden gehören, sind zu schlecht erhalten, als daß sich über ihre systematische Stellung Sicheres aussagen ließe.

Bemerkenswert ist, daß die Eucyphiden im Gegensatz zu den Penaeiden sich nur bis zum Oberjura zurückverfolgen lassen, sowie daß die Palaemonoiden die einzige Gruppe darstellen, die eindeutig bis zum Oberjura zurückgehen.

2. Abteilung *Herpocarida*

Körper zylindrisch, selten dorsoventral abgeplattet, mit meist langem, aber \pm rückgebildetem Abdomen. Panzer meist weichhäutig. Antennen mit fünfgliedrigem, freiem Stiel und meist mit Skaphocerit. Dritter Maxillipede beinförmig, sechs- oder siebengliedrig. Pereiopoden sechsgliedrig. Die Endglieder der beiden ersten Pereiopodenaare sehr verschiedengestaltig. Stylamblys vorhanden oder reduziert. Kiemen Trichobranchien oder Phyllobranchien.

1. Tribus *Thalassinidea* DANA¹²⁾

Karapax weichhäutig, meist mit *linea thalassinica*. Abdomen lang, erstes Abdominalsegment wesentlich schwächer als das zweite. Pleuren der Abdominalsegmente \pm reduziert. Frontalteile des Panzers nicht mit dem Epistom verbunden. Antennenstiel mit oder ohne Skaphocerit. Dritter Maxillipede sechsgliedrig; distale Glieder mitunter verbreitert. Das erste oder die beiden vorderen Pereiopodenaare mit Scheren oder auch nur subchelat. Fünftes Thorakalsegment beweglich. Stylamblys meist vorhanden, vielfach auch reduziert. Uropoden mit oder ohne Diäresis. Kiemen sind Trichobranchien.

Die Ontogenie ist verschieden stark abgekürzt, am stärksten bei den Axiiiden, die nur zwei larvale Stadien durchlaufen, während in den übrigen Familien fünf oder sechs vorhanden sind. Mysislarve stets vorhanden; bei den Axiiiden beginnt die freie Entwicklung auf diesem Stadium, während sonst die Zoëa das erste freie Stadium

ist. Bezeichnend ist, daß an dem letzten, oder auch den beiden letzten Pereiopodenpaaren kein Exopodit mehr angelegt wird. Abtrennung der Uropoden und des Telsons erfolgt gewöhnlich erst verspätet.

Familie *Axiidae* BATE. Rostrum gut entwickelt, flach dreieckig. Karapax ohne *linea thalassinica*. Geißeln der Antennulen gut entwickelt. Antennenschuppe als beweglicher Anhang zwischen dem zweiten und dritten Stielglied. Erstes Pereiopodenpaar mit

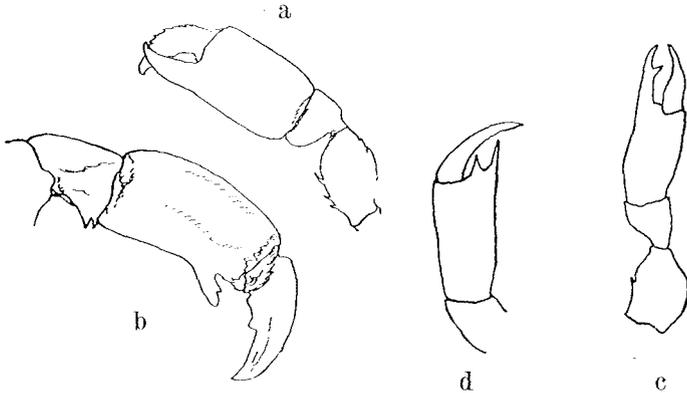


Fig. 8. Thalassinidenscheren: a *Axius*, rezent; b *Gebia*, rezent; c *Callianassa*, rezent; d *Etallonia*, ob. Malm.

großen unsymmetrischen, zweites mit kleinen symmetrischen Scheren. Abdominalpleuren gut entwickelt. Stylamblys vorhanden. Diäresis vorhanden oder fehlend.

An fossilen Formen gehören hierher:

Gattung *Protaxius* BEURLEN¹³⁾ aus dem Jura und *Etallonia* OPPEL¹⁴⁾ aus dem Oberjura.

Ungenügend bekannt, daher nicht sicher einzureihen ist

Gebia clypeata CART., vermutlich zu *Protaxius*, vielleicht zu *Mecochirus* gehörig¹⁵⁾.

Gebia dura MOER. Vermutlich Repräsentant eines selbständigen Genus den Axiiden angehörend. Malm.

Familie *Laomediidae* BORRADAILE. Rostrum gut entwickelt. *Linea thalassinica* vorhanden. Geißeln der Antennulen kurz. Antennenschuppe fehlt. Erstes Pereiopodenpaar mit großen symmetrischen Scheren, zweites einfach oder subchelat. Abdominalpleuren gut entwickelt. Stylamblys fehlt. Diäresis vorhanden.

Scheren vom Typus der Laomediiden bis jetzt nicht bekannt. Möglicherweise sind solche Scheren als zu Nephropsiden gehörig beschrieben worden, da die Scheren in mancher Hinsicht an diese Familie erinnern.

Familie *Thalassinidae* DANA. Rostrum gut entwickelt. Linea thalassinica vorhanden. Antennenschuppe fehlt. Erstes und zweites Pereiopodenpaar subchelat. Abdominalpleuren klein. Drittes, viertes und fünftes Pleopodenpaar mit Stylamblys. Diäresis fehlt.

Fossile Vertreter sind unbekannt. Rezent nur eine Gattung.

Familie *Axianassidae* SCHMIDT. Rostrum schwach entwickelt. Linea thalassinica vorhanden. Erstes Pereiopodenpaar mit unsymmetrischen Scheren, fünftes Paar subchelat, die übrigen mit einfachen Klauen. Abdominalpleuren reduziert. Stylamblys fehlt, ebenso Diäresis.

Nur eine lebende Gattung, fossile Formen unbekannt.

Familie *Callianassidae* BATE. Rostrum gut entwickelt oder klein. Linea thalassinica vorhanden. Antennenschuppe reduziert. Erstes Pereiopodenpaar mit Scheren oder subchelat. Zweites Pereiopodenpaar mit normaler Schere oder einfacher Klaue. Abdominalpleuren reduziert oder ganz fehlend. Mit oder ohne Stylamblys, ohne Diäresis.

Protocallianassinae n. subfam. Pleuren des ersten Abdominalsegments fehlend, an den folgenden Abdominalsegmenten mäßig entwickelt. Erstes Scherenpaar gut entwickelt, groß, unsymmetrisch.

Ausgestorbene Unterfamilie; hierher

Gattung *Protocallianassa* n. gen.¹⁸⁾. Obere Kreide.

Upogebiinae BORRADAILE und *Callianassinae* BORRADAILE sind beide durch vollständiges Fehlen der Abdominalpleuren charakterisiert. Die Unterschiede bestehen in dem breiten (*Upogebiinae*), bzw. kleinen (*Callianassinae*) Rostrum sowie dem symmetrischen bzw. unsymmetrischen ersten Pereiopodenpaar.

Zahlreiche fossile Scherenreste aus dem Tertiär, zum großen Teil auch aus der Kreide sind durchweg als *Callianassa*-Scheren beschrieben. Sie gehören zweifellos nicht alle dieser Gattung an; ja, nach der Ausbildung der Scheren zu schließen, dürften unter diesen beide Unterfamilien (*Upogebiinae* und *Callianassinae*) vertreten sein.

2. Tribus *Paguridea* HENDERSON

Kephalothorax meist weichhäutig in verschiedene, gegeneinander bewegliche Platten geteilt, entweder gerundet ohne Seitenkanten oder seltener mit Seitenkanten; dann krabbenähnlich und fest. Abdomen meist unsymmetrisch, weich, mitunter unter das Sternum geschlagen. Kephalothorax nicht mit dem Epistom verbunden. Antennenstiel mit stachelförmiger Schuppe. Äußerer Maxillarfuß siebengliedrig, beinförmig. Erstes Pereiopodenpaar mit

kräftigen, stark unsymmetrischen Scheren. Das fünfte oder auch das vierte und fünfte Pereiopodenpaar klein, reduziert, subchelat oder mit einfacher Klaue. Uropoden vorhanden oder fehlend. Kiemen Trichobranchien oder häufiger Phyllobranchien. Sexualanhänge in beiden Geschlechtern fehlend. Genitalöffnungen koxal gelegen.

Die Ontogenie ist stark abgekürzt, normalerweise ungefähr vier larvale Stadien. Ein Mysisstadium wird unterdrückt, indem an den Pereiopoden nie mehr Exopoditen zur Anlage kommen (Metazoöa). An den drei Maxillipeden treten noch Exopoditen auf. Der Metazoöa folgt ein dem Megalopastadium der Brachyuren entsprechendes, als Glaukothoë bezeichnetes Dekapodidstadium.

Die Familie *Pomatochelidae* STEBB. (= *Pylochelidae* BATE) zeichnet sich durch ein normal symmetrisches Abdomen aus, dessen Terga noch verkalkt sind und an dem noch sämtliche Pleopoden zur Entwicklung kommen. Sie sind in der Gegenwart auf die Tiefsee beschränkt und verkriechen sich in Dentalienschaften und ähnlichem. Demgegenüber ist bei den *Paguridae* DANA der hintere Abschnitt des Karapax weich, ebenso sind die Terga der Abdominalsegmente nicht mehr verkalkt, das Abdomen selber ist stark asymmetrisch. Die Pleopoden kommen meist nur noch auf der einen Seite zur Entwicklung. Die Kiemen sind bei der ersten Familie stets Trichobranchien, in der zweiten meist Phyllo-, nur noch selten Trichobranchien.

Die Scheren, die bei der Weichhäutigkeit des Karapax und des Abdomens allein erhaltungsfähig sind, sind in beiden Familien sehr ähnlich, so daß eine Unterscheidung auf Grund dieser nicht möglich ist. Die Beschränkung der Pomatocheliden auf die Tiefsee und ihre primitivere Organisation (Trichobranchien, symmetrisches Abdomen) deutet auf ein relativ hohes Alter. Da außerdem das Vorkommen in der Tiefsee zweifellos durch sekundäre Einwanderung in größere Tiefen bedingt ist (cf. *Eryonidea*, *Galatheidea*, viele Brachyuren), dürften die jurassischen Funde vielleicht zweckmäßiger den Pomatocheliden als den Paguriden zugeteilt werden. Es handelt sich dabei um folgende, allerdings nur aus Scheren bekannte Gattungen, wobei aber der ganze Scherenhabitus eindeutig auf *Paguridea* hinweist: Gattung *Goniochirus* ETALLON und *Palaeopagurus* VAN STRAELEN aus dem Lias bis Malm. Gattung *Orhomalus* ETALLON aus dem Dogger bis Malm. Gattung *Pustulina* QUENSTEDT aus dem Malm¹⁸⁾.

Aus der Kreide sind nur unsichere Reste bekanntgeworden, während aus dem Tertiär die lebenden Gattungen *Flupagurus*, *Paguristes*, *Pagurus*, *Dardanus* und *Petrochirus* beschrieben werden.

Die Familie *Coenobitidae* DANA steht den Paguriden sehr nahe, lebt aber terrestrisch. Fossile Reste unbekannt.

Die beiden Familien *Lomisidae* BOUVIER und *Lithodidae* BOUVIER zeichnen sich durch ein fest unter das Sternum geschlagenes Abdomen und dadurch bedingten Krabbenhabitus aus. Trotzdem der Karapaxpanzer bei beiden recht kräftig ist, sind fossile Formen unbekannt. Es dürfte sich erst um jüngere Gruppen dabei handeln.

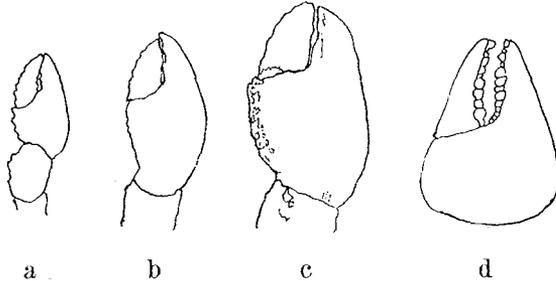


Fig. 9. Paguridenscheren: a *Paguristes*, rezent; b *Parapagurus*, rezent, c *Eupagurus*, rezent; d *Orhomalus Deslongchampsii* Hée, Lusitanien (n. VAN STRAELEN).

3. Unterordnung *Palinura* n. subordo

Karapax zylindrisch langgestreckt, häufiger jedoch dorsoventral abgeplattet, dann mit scharfem Seitenrand. Abdomen stets kräftig entwickelt, so lang oder länger als der Karapax. Stiel der äußeren Antennen fünfgliedrig, frei oder teilweise verwachsen. Skaphozerit vorhanden oder fehlend. Dritte Maxillarfüße kräftig beinförmig, siebengliedrig, seltener mit verbreiterten Gliedern. Pereiopoden sechs- oder siebengliedrig, meist alle mit einfacher Klaue endigend, nur das fünfte Paar häufig subchelat. Wo auch die vorderen Pereiopoden Scheren tragen, befindet sich der Daktylus auf der Außenseite. Pleopoden mit Stylamblys. — Ein eigentliches Rostrum fehlt entweder ganz oder ist — in wenigen Fällen — nur schwach entwickelt. Im Normalfall ist der Stirnrand breit, quer abgestutzt.

Die Unterordnung der *Palinura* ist eine deutlich und klar umschriebene Gruppe. Ihre Selbständigkeit zeigt sich auch in ihrer Ontogenie, soweit sie bei den rezenten Formen bekannt ist. Die erste freie Larve ist stets eine Mysislarve, aber mit starken kainogenetischen Abwandlungen gegenüber dem Normalfall (*Eryoneicus*, *Phyllosoma*).

I. Abteilung *Glypheidea* (nov.)¹⁹⁾

Karapax zylindrisch, schwach dorsoventral abgeplattet, bei höher differenzierten Formen mitunter schwach lateral zusammengedrückt. Antennenstiel frei, fünfgliedrig, mit breit blattförmiger oder dornförmiger oder ohne Deckschuppe. Die vorderen Pereiopoden stets in einfachen Klauen endigend, die hinteren mitunter subchelat. Karapax deutlich gegliedert, stets durch eine kräftige Nackenfurche, meist noch durch zwei Rückenfurchen. Uropoden und Telson vollkommen verkalkt, mit oder ohne Diäresis. Schwaches gerundetes oder zugespitztes Rostrum vorhanden.

Die Ontogenie dieser vollkommen erloschenen Abteilung ist unbekannt.

Tribus *Pemphicoida* (nov.)²⁰⁾

Karapax zylindrisch bis schwach depressiform, ohne Seitenrand, mit breitem gerundetem Rostrum. Panzerung kräftig. Oberfläche stark skulptiert. Oberflächengliederung sehr differenziert. Die Orbita ist schmal, oben durch den Seitenrand des Rostrums, unten durch einen Suborbitaldorn geschützt. Antennulen mit kurzen Geißeln und kurzen zylindrischen Stielgliedern. Äußere Antennen mit langen kräftigen Geißeln; Stiel fünfgliedrig, mit zylindrischen, dicken, kurzen Stielgliedern und breit blattförmiger Deckschuppe. Dritter Maxillarfuß groß, beinförmig. Pereiopoden mit einfachen Klauen, zweites und drittes Paar vielfach subchelat. Erstes Pereiopodenpaar sechsgliedrig. Abdomen kräftig. Telson breit, gerundet quadratisch. Uropoden oval, mit Diäresis.

Hierher nur eine Familie

Pemphicidae VAN STRAEL.

von der nur eine Gattung (*Pemphix* H. v. MEYER) mit wenigen Arten aus dem germanischen Muschelkalk bekannt geworden ist.

Tribus *Glypheoida* VAN STRAELEN

Karapax zylindroidisch oder schwach lateral zusammengedrückt. Dreieckiges Rostrum vorhanden. Panzer fest oder auch ziemlich dünn. Nackenfurche stets kräftig, dahinter zwei parallele, \pm kräftige Rückenfurchen. Geißeln der Antennulen kurz oder mäßig lang. Geißeln der Antennen lang, ebenso der fünfgliedrige Stiel, dessen Glieder zylindrisch sind. Deckschuppe schmal dornförmig oder fehlend. Dritter Kieferfuß kräftig, beinförmig. Pereiopoden durch-

weg mit Klauen; erstes Paar stets wesentlich kräftiger als die übrigen. Abdomen lang. Uropoden mit oder ohne Diäresis.

Fam. *Glypheidae* WINCKLER. Karapax zylindrisch, kräftig bepanzert. Nackenfurche und Rückenfurche deutlich. Vor der Nackenfurche verschiedene — meist drei jederseits — Längskanten. Stiel der Antennen mit dornförmiger, schmaler, vielfach ziemlich

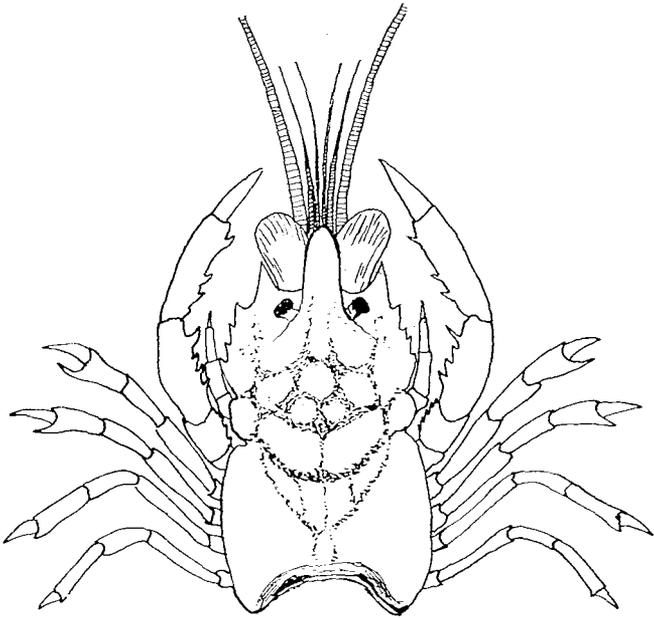


Fig. 10. *Glypheidea*, *Pemphicoida*. Karapax von *Pemphix Sueurii*, ob. Muschelkalk (n. ASSMANN).

langer Deckschuppe. Augen, soweit bekannt, langgestielt. Erster Pereiopode sehr kräftig, aber nie besonders verlängert. Uropoden stets mit Diäresis.

Die Hauptentfaltung der Familie fällt in den Jura. Es sind folgende Gattungen bekannt:

Gattung *Litogaster* H. V. MEYER em. WÜST.²¹⁾ Verschiedene Arten aus dem germanischen Muschelkalk. Eine von ETALLON beschriebene Art aus dem Buntsandstein konnte bis jetzt nicht bestätigt werden.

Gattung *Aspidogaster* ASSMANN²²⁾, german. Muschelkalk.

Glypheidarum n. gen. (?) *tantalus* WÖHRMANN sp., Raibler Schichten.

Gattung *Glyphea* H. V. MEYER em. BEURL. Im ganzen Jura verbreitet. Nach der Skulptur empfiehlt es sich, zwei Untergattungen zu unterscheiden:

Untergatt. *Glyphea* n. subg., mit einfachen Höckern.

Untergatt. *Squamosoglyphea* n. subg.²³⁾, Höcker schuppenförmig.

Gattung *Glypheopsis* BEURLEN, Jura, vermutlich bis ins Senon reichend.

Gattung *Trachysoma* BELL, London clay, *Glypheopsis* sehr nahestehend.

Gattung *Paraglyphea* BEURLEN, im ganzen Jura verbreitet.

Gattung *Pseudoglyphea* OPPEL em. BEURLEN²⁴⁾, Lias und Dogger.

Fam. *Mecochiridae* VAN STRAELLEN. Karapax zylindrisch oder schwach lateral zusammengedrückt. Panzer mäßig kräftig bis dünn. Nackenfurche kräftig, nach vorn verschoben, Rückenfurchen sehr schwach. Geißeln der Antennulen kurz, Geißeln der Antennen lang. Antennenstiel zylindrisch, lang, ohne Deckschuppe. Augensteriele kurz. Pereiopoden mit einfacher Klaue; erstes Paar stark verlängert. Uropoden mit oder ohne Diäresis.

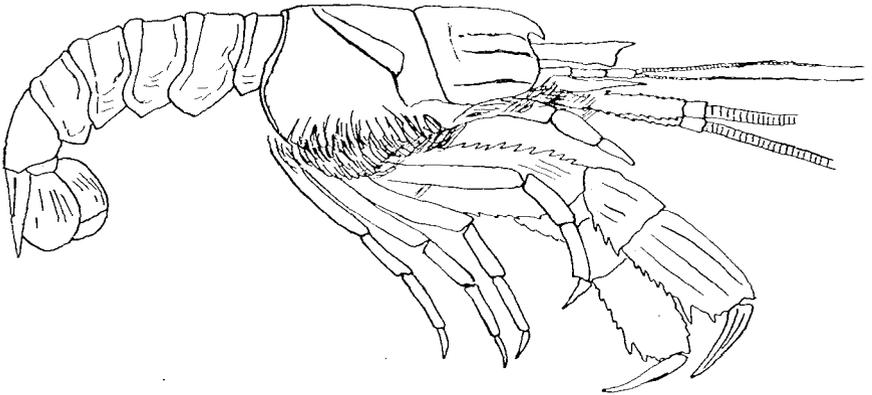


Fig. 11. *Glypheidea*, *Glypheidae*. *Glyphea pseudoscyllarus* SCHLOTH., ob.†Malm (n. OPPEL).

Hauptentfaltung im Jura. Es sind folgende Gattungen bekannt:

Gattung *Scapheus* WOODWARD aus dem Lias.

Gattung *Eumorphia* H. V. MEYER nov. em.²⁵⁾, Lias bis unterer Malm.

Gattung *Selenisca* H. V. MEYER²⁶⁾, Malm.

Gattung *Mecochirus* GERMAR, verbreitet im ganzen Jura.

Gattung *Meyeria* MC COY, untere Kreide.

(?) Gattung *Praeatya* WOODWARD aus dem englischen Lias ist sehr ungenügend bekannt, dürfte aber hierher gehören.

2. Abteilung *Eryonidea* DE HAAN²⁷⁾

Karapax breit, dorsoventral abgeplattet, mit scharfem, meist gezähntem Seitenrand. Eigentliches Rostrum nicht vorhanden; Stirnrand breit, rechteckig abgestutzt, meist glatt, gerade oder konkav. Antennulen mit dreigliedrigem normalem Stiel, manchmal mit Stylozerit. Äußere Antennen mit kurzer oder verlängerter Geißel,

freiem fünfgliedrigem Stiel und schwacher Deckschuppe. Augen entweder wohl entwickelt, dann meist mit kurzem und reduziertem Stiel, oder aber rückgebildet zu funktionslosen Rudimenten. Seiten des Karapax nach unten umgeschlagen und fest mit der Pterygostomialregion verwachsen. Dritter Maxillarfuß fünfgliedrig ohne Exopodit; entweder einfach beinförmig oder mit verbreiterten Basalgliedern. Pereiopoden alle siebengliedrig. Die vier vorderen oder alle fünf Paare mit charakteristisch gestalteten Scheren, deren Dactylus stets auf der Außenseite sitzt. Abdomen lang, ebenfalls dorsoventral abgeplattet; Abdominalsegmente mit Mittelkante.

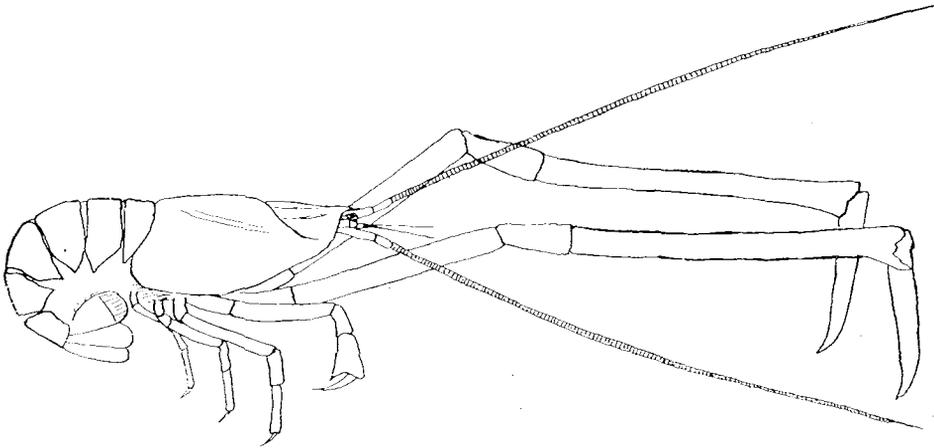


Fig. 12. *Glypheidea, Mecochiridae. Mecochirus longimanus* SCHLOTH., ob. Malm (n. OPPEL).

Telson und Uropoden vollkommen verkalkt. Telson schmal, spitz, dreieckig oder gerundet. Uropoden mit oder ohne Diäresis.

Ontogenie der wenigen rezenten Vertreter dieser Abteilung sehr charakteristisch. Larve als *Eryoneicus* beschrieben. Das erste freie Stadium ist eine Mysislarve, bei der die beiden hinteren Maxillipeden einen kräftig entwickelten Exopoditen besitzen; die zwei vorderen Pereiopodenpaare sind ebenfalls schon wohl entwickelt und tragen einen Exopoditen. Die hinteren Pereiopoden sind erst als kleine Stummel angelegt. Schon auf dem folgenden zweiten Stadium verschwinden die Exopoditen auf den Maxillipeden und den beiden vorderen Pereiopoden. Die drei hinteren Pereiopoden legen überhaupt keinen Exopoditen mehr an. Die Larve besitzt stets einen dick kugelig geblähten, charakteristischen Cephalothorax mit eigenartiger Bestachelung.

Familie *Tetrachelidae* n. fam. Karapax gerundet rechteckig, mäßig stark verbreitert. Regionengliederung stark differenziert. Augen wohl entwickelt, nach vorn gerichtet, in schwachen

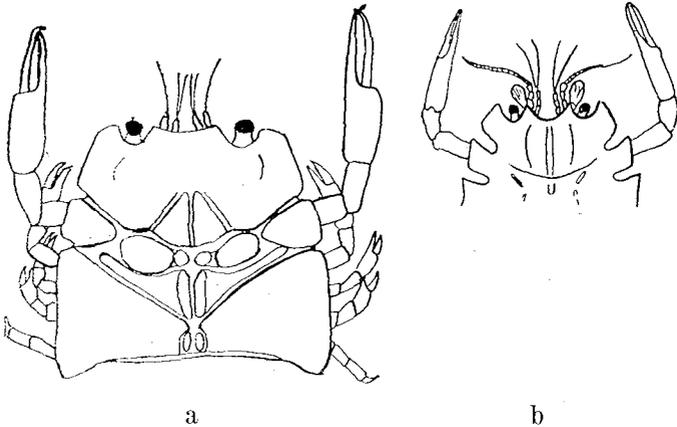


Fig. 13. *Eryonidea*. a Karapax von *Tetrachela*, Raibler Schichten (n. GLAESSNER); b Karapax von *Coleia barrovensis* MCCOY, Lias (n. WOODWARD).

Ausschnitten des Vorderrandes, seitlich des breiten Stirnrandes. Antennengeißeln kurz. Dritter Maxillarfuß mit verbreitertem Ischium. Telson breit gerundet; Diäresis vorhanden.

Hierher nur eine Gattung:

Tetrachela REUSS, aus den Raibler Schichten.

Familie *Coleiidae* VAN STRAELEN. Karapax breit, oval rechteckig. Rostralrand breit, in der Mitte konkav eingebuchtet. Seitlich desselben mäßig tiefe Einbuchtungen, in denen die wohl entwickelten, kurzgestielten Augen sitzen. Oberfläche des Karapax mit drei Längskanten und einer kräftigen Nackenfurche. Antennengeißeln kurz. Dritter Maxillarfuß verbreitert. Erster Pereiopode nicht wesentlich länger als die übrigen. Vier Scherenpaare vorhanden. Telson dreieckig zugespitzt. Uropoden mit Diäresis.

Hierher gehören

Gattung *Coleia* BRODERIP, aus dem Lias.

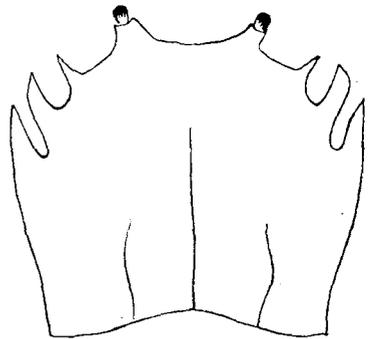


Fig. 14. *Eryonidea*. Karapax von *Eryon arctiformis* SCHLOTH., ob. Malm.

Gattung *Hellerocaris* VAN STRAELEN, aus dem oberen Dogger.

Gattung *Tropifer* GOULD, aus dem Rhät, gehört aller Wahrscheinlichkeit nach hierher; Stellung unsicher.

Familie *Eryonidae* DANA n. em. Karapax breit oval bis annähernd kreisrund. Ohne Längskanten, mit schwacher Nackenfurche oder Nackenfurche fehlend. Augen gut entwickelt, gestielt beweglich oder auf sehr kurzem Stiel. Nicht nach vorn gerichtet, wie bei den übrigen Familien, sondern nach der Seite. Augenstiel seitlich der Basis der äußeren Antennen ansetzend. Antennen-geißeln kurz. Dritter Maxillarfuß mit verbreitertem Ischium. Seitenrand des Karapax scharf, ausgelappt. Vier Pereiopodenpaare mit Scheren; vorderes Paar wesentlich verlängert. Telson dreieckig zugespitzt oder rechteckig abgestutzt. Uropoden ohne Diäresis.

Hierher gehören folgende Gattungen:

Gattung *Proeryon* BEURLEN, ob. Lias.

Gattung *Eryon* DESMAREST, ob. Dogger bis ob. Malm.

Gattung *Cyclocaris* n. gen.²⁸⁾, ob. Malm.

Gattung *Knebelia* VAN STRAELEN, ob. Malm.

Familie *Polychelidae* n. fam. Karapax rechteckig, nur mäßig breit. Rostralrand konkav. Seitlich desselben tiefe runde, nach vorn gerichtete Augenausschnitte, wie bei den Coleiiden. Augen jedoch nur rudimentär oder ganz rückgebildet. Antennen-geißeln lang. Dritter Maxillarfuß einfach beinförmig ohne verbreitertes Ischium. Vier, vielfach fünf Pereiopoden mit Scheren. Erstes Paar stark verlängert. Telson schmal, zugespitzt, dreieckig oder rechteckig abgestutzt. Uropoden ohne Diäresis.

Die Polycheliden sind die einzige Familie, die auch rezente Vertreter aufweist; dieselben jedoch auf die Tiefsee beschränkt. Hierher gehören außer den beiden lebenden Gattungen *Polycheles* (= *Pentacheles*) und *Willemoesia* folgende fossile Gattungen:

Gattung *Palaeopentacheles* V. KNEBEL, ob. Malm.

Gattung *Palaeopolycheles* V. KNEBEL, ob. Malm.

Gattung *Willemoesiocaris* VAN STRAELEN, ob. Dogger.

3. Abteilung *Scyllaridea* STEBBING²⁹⁾ (= *Loricata* HELLER)

Karapax zylindrisch oder dorsoventral abgeplattet, ohne oder mit Seitenrand. Erstes Stielglied der äußeren Antennen mit dem Epistom verwachsen. Skaphozerit fehlt. Dritter Maxillarfuß beinförmig, ohne verbreiterte Glieder, mit Exopodit. Segment der inneren Antennen und Epistom teilweise mit dem Karapax verwachsen. Pereiopoden durchweg sechsgliedrig, stets mit einfacher

Klaue. Nur das fünfte Pereiopodenpaar beim Männchen vielfach subchelat. Telson breit, gerundet quadratisch. Telson und Uropoden in einen proximalen verkalkten und einen distalen weichhäutigen Abschnitt geteilt. Die Kiemen sind Trichobranchien.

Die Ontogenie ist sehr charakteristisch. Das erste freie Larvenstadium ist die Mysislarve, die jedoch als *Phyllosoma* stark

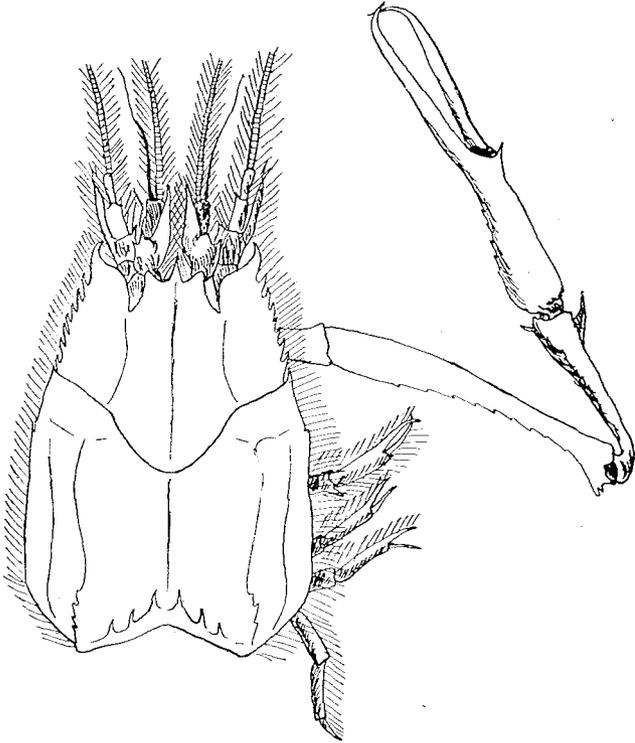


Fig. 15. *Eryonidea*. Karapax von *Polycheles typhlops* HELLER, rezent (n. BALSS).

känogenetisch abgewandelt ist. Der Übergang aus dem Mysis- ins Dekapodidstadium ist vermutlich sprunghaft.

Familie *Palinuridae* GRAY. Der Karapax ist zylindrisch, ohne scharfen Seitenrand. Pleuren stark eingebogen. Augen in kleiner oder in nur unvollkommener Orbita gelegen, die durch Verwachsung des Cephalothorax mit dem Segment der inneren Antennen gebildet wird. Äußere Antennen mit langer Geißel. Stielglieder kräftig, zylindrisch, bedornt. Antennulen mit kurzen Geißeln, aber sehr langen zylindrischen Stielgliedern.

Hierher gehören an fossilen Formen:

Gattung *Palinurina* MÜNSTER, vom Lias und Malm bekannt. Hier mag bemerkt werden, daß auch die typische *Phyllosoma*-Larve aus dem oberen Malm schon bekannt ist.

Gattung *Podocratus* GEINITZ, aus dem Senon Mitteleuropas. (Einige Formen aus der Oberkreide Nordamerikas wurden von ORTMANN und WOODWARD als *Linuparus* bestimmt, aber von RATHBUN mit *Podocratus* vereinigt. Neben weitgehenden Ähnlichkeiten bestehen aber doch gewisse Unterschiede; so sind die Abdominalpleuren der amerikanischen Formen einfach dreieckig, bei *Podocratus* aber gerundet viereckig und mehrspitzig. Ferner ist der Stiel der äußeren Antennen dünner als bei *Podocratus*. Generische Trennung der amerikanischen Formen von *Podocratus* dürfte sonach wohl geboten sein.)

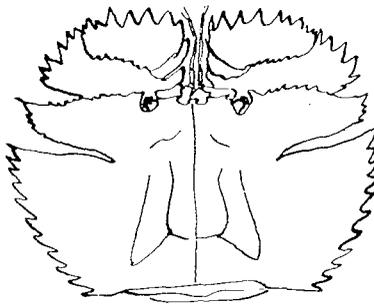


Fig. 16. *Scyllaridea*. Karapax von *Ibbacus*, rezent.

Gattung *Eurycarpus* SCHLÜTER, aus dem Senon Westfalens, nur ganz ungenügend bekannt.

Gattung *Thenops* BELL, aus dem London clay.

Gattung *Archaeocarabus* MCCOY, ungenügend bekannt, aber wohl hierher gehörig. Aus dem London clay.

Ein sehr unvollständig bekanntes Stück aus dem Obersenon wurde durch SCHLÜTER als *Palinurus* (?) beschrieben.

Familie *Cancerinidae* n. fam. Karapax zylindrisch oder depressiform, breit. Nackenfurche stark nach hinten ausgebuchtet. Rostralrand von mittlerer Breite, ungefähr ein Drittel der Cephalothoraxbreite. Innere Antennen kurz, dünn. Äußere Antennen mit kurzen dicken zylindrischen Stielgliedern und kurzer nur weniggliedriger, keulenförmiger Geißel.

Hierher nur eine Gattung aus dem oberen Jura:

Gattung *Cancerinos* MÜNSTER³⁰⁾.

Familie *Scyllaridae* GRAY. Karapax flach, depressiform, mit scharfer, meist gezählter Seitenkante. Augen in Augenhöhlen gelegen, die vom Stirnrand des Karapax gebildet werden. Äußere

Antennen kurz. Stielglieder verbreitert, flach, blattförmig; Geißel ungegliedert, in ein breites, flaches, schuppenförmiges Glied umgewandelt.

Fossil nur eine hierhergehörige Gattung bekannt:

Gattung *Scyllaridia* BELL, aus dem London clay.

4. Unterordnung *Heterura* nov.

Karapax mehr oder weniger verkürzt, breit, dorsoventral abgeplattet, seltener kugelig. Mit meist deutlich entwickeltem Seitenrand. Abdomen mehr oder weniger stark reduziert, symmetrisch, abgeflacht und mehr oder weniger vollständig unter den Karapax eingeschlagen. Sternum breit entwickelt. Uropoden vorhanden oder reduziert, meist ganz fehlend. Erstes Pereiopodenpaar stets mit Scheren, zweites und drittes Paar stets scherenlos, dagegen vielfach das fünfte oder auch das vierte und fünfte Paar subchelat und in besonderer Weise differenziert. Die Kiemen sind Phyllobranchien, nur in seltenen Fällen sind noch Trichobranchien vorhanden.

Die Ontogenie ist in der ganzen, sehr formenreichen Gruppe sehr charakteristisch. Das erste freie Stadium ist die *Zoëa* mit nur zwei gut entwickelten Maxillipeden, deren Exopodite kräftig sind und zum Schwimmen dienen. Die dritten Maxillipeden und die Pereiopoden erscheinen erst auf den folgenden Stadien. In diesen frühen Entwicklungsstadien ist der Karapax mit langen Schwebestacheln verziert, die jedoch in den beiden hierhergehörigen Abteilungen verschieden ausgebildet und angeordnet sind. Bezeichnend ist, daß ein Mysisstadium nie auftritt, d. h. mit einer Ausnahme (Gattung *Dromia*) werden an den Pereiopoden nie mehr Exopoditen angelegt. Das Mysisstadium ist demnach durch die *Metazoëa* ersetzt. Bei der Abteilung der Brachyuren folgt der *Metazoëa* das für diese Gruppe charakteristische *Megalopa*-Stadium, in dem die Pereiopoden schon die Ausbildung des erwachsenen Tieres zeigen, aber auf der anderen Seite noch ein makrurenartiges ausgestrecktes Abdomen mit gut entwickelten Pleopoden vorhanden ist. Die *Megalopa*-Larve schwimmt noch frei herum. Der *Megalopa* folgt das Brachyurenstadium mit eingeklapptem Abdomen.

Die *Heterura* sind die formenreichste Dekapodengruppe, die offensichtlich in der Gegenwart auch noch die größte Plastizität und Entwicklungsfähigkeit besitzt. Die Aufteilung in zwei Abteilungen (*Anomura* und *Brachyura*) ergibt sich von selbst.

I. Abteilung *Anomura* s. str. (BOUVIER)

Karapax stets mit Seitenkante. Abdomen nur unvollständig unter das Sternum geschlagen. Uropoden stets vorhanden. Epistom nicht mit dem Karapax verbunden. Fünftes Pereiopodenpaar klein und umgebildet.

Tribus *Galatheidea* HENDERSON³¹⁾

Körper symmetrisch, dorsoventral abgeplattet, mit gut entwickeltem Abdomen und meist breitem Schwanzfächer. Cephalothorax meist mit gut entwickeltem Rostrum. Antennenstiel vier- oder fünfgliedrig, mit oder ohne Schuppe. Dritter Maxillarfuß siebengliedrig, beinförmig oder mit verbreiterten Gliedern. Pereiopoden sechsgliedrig. Fünftes Pereiopodenpaar subchelat. Kiemen meist Phyllobranchien, selten Trichobranchien.

Familie *Aegleidae* DANA. Kiemen Trichobranchien. Antennenstiel fünfgliedrig, ohne Schuppe. Rostrum dreieckig, glatt, mit Mittelkante. Nur eine Gattung im Süßwasser von Südamerika. Fossil unbekannt.

Familie *Chirostylidae* ORTMANN. Phyllobranchien. Die Arthrobranchien auf die Seiten des Karapax heraufgerückt. Antennenstiel fünfgliedrig mit dornförmiger Schuppe. Pleopoden z. T. reduziert. Rostrum dreieckig glatt oder dornförmig, ohne Mittelkante. Meist in der Tiefsee.

Familie *Galatheidae* DANA. Rostrum gut entwickelt, dreieckig oder dornförmig, glatt oder mit gezähntem Rand. Kiemen sind Phyllobranchien. Die Arthrobranchien in normaler Stellung. Antennenstiel viergliedrig, mit rudimentärer Schuppe oder Schuppe fehlend. Litoral und Tiefsee.

Unterfamilie *Galatheinae* ORTMANN, mit gut entwickelten Augen. Hierher die Gattung *Galathea* FABR., die vom Dan an bekannt ist.

Gattung *Palaeomunida* LÖR., steht *Galathea* sehr nahe, vielleicht sogar identisch. Aus dem Eozän.

Gattung *Protomunida* n. gen.³²⁾, aus dem Dan und Paleozän.

Unterfamilie *Munidopsinae* ORTMANN, mit reduzierten Augen; an die Tiefsee angepaßt. Den Munidopsinen stehen sehr nahe die Gattungen

Galatheites BALSS (= *Gastrosacus* H. V. MEYER),

Palaeomunidopsis VAN STRAELEN,

Munithaites LÖRENTHEY,

sämtlich aus dem Jura stammend. Doch dürften hier die Augen noch wohl entwickelt gewesen sein, so daß eine unmittelbare Zureihung zu den *Munidopsinae* nicht zweckmäßig erscheint. Diese Gattungen wären daher in einer dritten Unterfamilie, *Galatheitinae* n. subfam., zu vereinigen. Die Galatheitinen zeigen auch nahe Beziehungen zu den Chirostyloiden.

Familie *Porcellanidae* HENDERSON. Rostrum breit und kurz, oft fehlend. Kiemen sind Phyllobranchien. Abdomen brachyurenähnlich eingeschlagen.

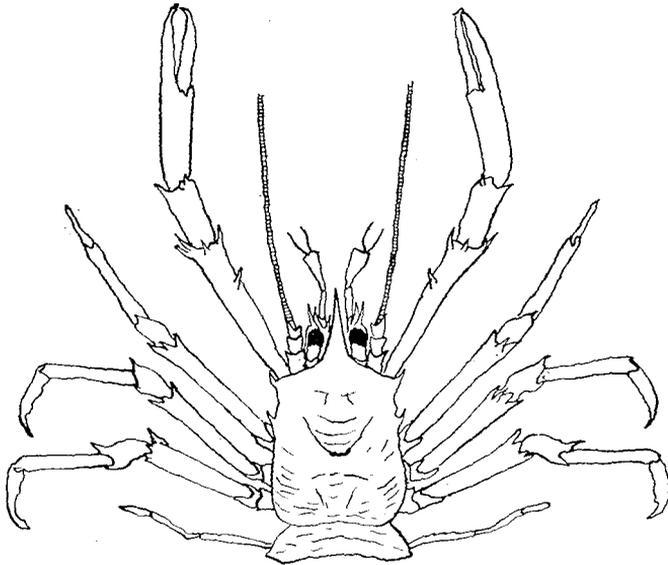


Fig. 17. *Galathea Munidopsis Chuni* DOFLEIN, rezent. Habitusbild des Karapax (die reiche Behaarung ist weggelassen) (n. DOFLEIN u. BALSS).

Aus der oberen Kreide hat MILNE EDWARDS 1882 einen Dekapoden beschrieben — aber nicht abgebildet —, der sehr gut erhalten, einwandfrei der Gattung *Porcellana* zuzurechnen sei (*P. antiqua* M. EDW.). Weitere fossile Funde sind nicht bekannt geworden.

Tribus *Hippidea* DE HAAN³³⁾

Körper gerundet, mit unter das Sternum geschlagenem Abdomen. Cephalothorax mit Seitenkante. Äußere Antennen mit fünfgliedrigem Stiel, selten mit Schuppe. Dritter Maxillarfuß bein förmig oder verbreitert als Deckel. Pereiopoden sechsgliedrig. Nur das erste Paar mit Scheren oder auch ohne solche. Fünftes

Pereiopodenpaar klein reduziert, in der Kiemenhöhle liegend. Kiemen sind Phyllobranchien. Uropoden vorhanden, aber keine Schwanzfächer bildend.

Nur zwei Familien: *Albuneidae* STIMPSON, mit Scheren an den ersten Pereiopoden, abgeplattetem Karapax und schmalem drittem Maxillarfuß. Die lebende Gattung *Blepharipoda* RANDALL beschreibt RATHBUN aus dem Oligozän.

Hippidae STIMPSON. Ohne Scheren an den ersten Pereiopoden. Karapax gerundet, mit seitlichen Verbreiterungen, die die hinteren Pereiopoden von oben bedecken. Merus des dritten Maxillarfüßes verbreitert. Fossil unbekannt.

2. Abteilung *Brachyura* BORRADAILE

Karapax stets mit Seitenkante, meist verkürzt und verbreitert. Abdomen meist vollkommen unter das Sternum geschlagen, einzelne Abdominalsegmente vielfach miteinander verwachsen. Uropoden stets fehlend. Karapax mit dem Epistom an den beiden Seiten, meist auch vorn in der Mitte verwachsen.

1. Tribus *Dromiomorpha* nov.

Karapax meist breit und gerundet, seltener zylindrisch. Rostrum schwach, dreieckig, einspitzig oder dreispitzig, seltener auch mehrspitzig, aber selten mit Medianeinschnitt, der es in zwei Hälften teilt. Augenhöhlen meist unvollständig, nur selten gut entwickelt. Die innere Orbitalspalte bleibt jedoch meist offen. Geschlechtsöffnungen in beiden Geschlechtern koxal oder beim Weibchen sternal und beim Männchen koxal, nur selten in beiden Geschlechtern sternal.

Die in dieser Abteilung zusammengefaßten Gruppen sind sehr vielgestaltig, so daß eine einheitliche Diagnose kaum möglich ist. Ihre Zusammenfassung war zweckmäßig, da all die verschiedenen Formen durch Übergangsformen miteinander aufs engste verknüpft sind, so daß in den *Dromiomorpha* im hier gegebenen Sinn stammesgeschichtlich eine wohlumgrenzte Einheit vorliegt, während in der früheren Zusammenfassung der höheren Brachyuren als Cyklometopen und Katametopen und ebenso in der moderneren Zusammenfassung als *Brachygnatha* eigentlich nur die gleichen Entwicklungsstadien zusammengeschlossen wurden.

1. Subtribus *Dromiacea* DE HAAN³⁴⁾

Körper zylindrisch oder meist verbreitert und abgeplattet; dann mit Krabbenhabitus. Stirn dreieckig, ein- oder dreispitzig, vielfach zweispitzig. Epistom (mit einer Ausnahme) median mit der Stirn verbunden; ausnahmslos ist es mit den Pterygostomialregionen verwachsen. Epistom breit abgestutzt, Mundfeld quadratisch. Dritter Maxillarfuß beinförmig, oft auch proximal verbreitert. Pereiopoden durchweg sechsgliedrig, erstes Paar mit Scheren; letztes, vielfach die beiden letzten Paare subchelat, umgebildet und dorsal verschoben. Äußere Antennen mit viergliedrigem Stiel, ohne Deckschuppe. — Abdomen unvollständig und locker oder auch fest unter das Sternum geschlagen. Sternum meist schmal. Uropoden rudimentär oder ganz fehlend. — Geschlechtsöffnungen in beiden Geschlechtern koxal. Die Kiemen sind Trichobranchien, meist jedoch Phyllobranchien.

Familie *Homolodromiidae* ALCOCK. Karapax länger als breit, zylindrisch; ohne scharfen Seitenrand. Orbiten fehlen, höchstens schwache Orbitalrinnen seitlich des Rostrums entwickelt. Dritte Maxillarfüße beinförmig, nicht verbreitert. Die Kiemen sind meist Trichobranchien. Epipoditen auf den ersten drei Pereiopoden stets vorhanden.

In der Gegenwart gehören nur zwei Gattungen hierher, die auf die Tiefsee (*Homolodromia* MILNE EDWARDS) oder die tiefere Flachsee (*Dricranodromia* M. EDW.) beschränkt sind. Fossil seit dem Jura bekannt. Hierher gehören:

Gattung *Pithonoton* H. V. MEYER, aus dem Jura.

Gattung *Mesodromilites* WOODWARD, aus dem englischen Gault.

Gattung *Plagiophthalmus* BELL, aus dem Cenoman und dem Dan (England, Schweden).

Familie *Prosoptonidae* H. V. MEYER. Karapax zylindrisch, länger als breit, ohne scharfen Seitenrand oder verkürzt und verbreitert, z. T. mit Seitenrand. Größte Breite im hinteren Drittel gelegen. Cervikalfurche stets kräftig. Orbiten fehlen; dagegen sind stets langgestreckte Orbitalrinnen vorhanden, die darauf hindeuten, daß die Augenstiele durchweg sehr lang waren. Letztes Pereiopodenpaar nicht dorsal verschoben.

Die Prosoptoniden sind auf Jura und Kreide beschränkt und durch folgende Gattungen bis jetzt bekannt geworden:

Gattung *Prosopton* H. V. MEYER, Jura, Unterkreide.

Gattung *Protocarcinus* WOODWARD, Jura, vor allem Dogger.

Gattung *Charassocarcinus* VAN STRAELEN, nur im Lias verbreitet.

Die Gattungen *Lecythocaris* H. V. MEYER, *Oxythyreus* REUSS, *Nodoprosopton* BEURLEN,

Coelopus ETALLON, durchweg nur aus dem Malm bekannt³⁶⁾.

Gattung *Mithracites* GOULD, aus dem englischen Gault.

Familie *Dynomenidae* ORTMANN. Karapax verbreitert, von Krabbenhabitus. Rostrum dreieckig kurz, einspitzig. Orbiten vorhanden, aber unvollständig. Nur ein Fußpaar, das letzte, dorsal verschoben und subchelat. Die Kiemen sind Trichobranchien, meist Phyllobranchien.

In der Gegenwart nur durch zwei Gattungen (*Dynomene* LATREILLE und *Acanthodromia* M. EDW.) vertreten. Hauptverbreitung in der Kreide. Hierher gehören: Gattung *Cyclothyreus* REMEŠ, aus dem Oberjura⁹⁵.

Gattung *Etyus* MANTELL und *Xanthosia* BELL, aus dem Gault.

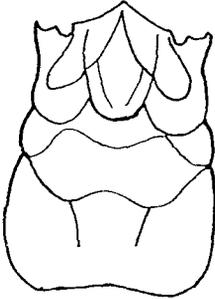


Fig. 18. *Dromiacea*. Karapax von *Charassocarcinus*, Lias (n. VAN STRAELEN).

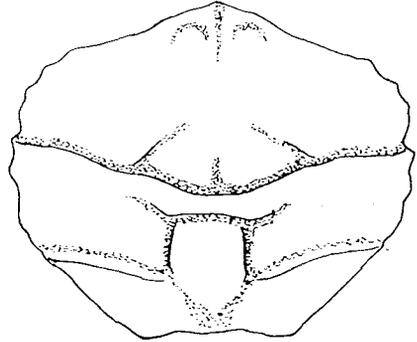


Fig. 19. *Dromiacea*. Karapax von *Dromiopsis* (*Dynomenidae*). Ob. Kreide.

Gattung *Trachynotus* BELL, *Cyphonotus* CARTER-BELL, *Diulax* BELL, aus dem Cenoman und *Gryptocarcinus* F. ROEMER, aus der Oberkreide (vielleicht bis ins Tertiär reichend).

Gattung *Dromiopsis* REUSS, aus dem Senon und Dan.

Gattung *Cyamocarcinus* BITTNER und *Pseudodromilites* BEURLÉN, aus dem Eozän.

Unsicher in ihrer Stellung, aber vermutlich hierher gehörig sind *Polycnemidium* REUSS (Turon) und *Binkhorstia* NOETLING (Maastricht).

Familie *Dromiidae* ALCOCK. Rostrum dreieckig, mit zwei Nebenspitzen, so daß das Rostrum dreispitzig ist; mitunter wird es durch Reduktion der Mittelspitze auch zweisepitzig. Karapax mit Krabbenhabitus. Scharfer Seitenrand vorhanden. Uropoden beim Männchen noch entwickelt. Die beiden hinteren Pereiopodenpaare klein und dorsal verschoben.

Hauptentfaltung in der Gegenwart. Die zahlreichen lebenden Gattungen sind vorwiegend litoral. *Dromia* reicht bis ins Eozän zurück. Fossil ist bekannt die

Gattung *Noellingia* BEURL., aus dem Eozän.

Gattung *Dromilites* MILNE EDWARDS, aus dem London clay, gehört entweder hierher oder zu den Homodromiiden.

Familie *Homolidae* HENDERSON. Eigentliche Orbiten fehlen; dagegen sind Orbitalrinnen vorhanden. Cephalothorax langgestreckt, ohne scharfe Seitenkante, zylindrisch. Nur das letzte Pereiopodenpaar ist verkleinert und dorsal gerückt. Uropoden fehlen. Kiemen sind Phyllobranchien. — Die zahlreichen rezenten Formen sind vor allem Bewohner der tieferen Regionen.

Fossil sind bekannt:

Gattung *Gastrodorus* V. MEYER, aus dem Malm.

Gattung *Homolopsis* BELL, vom Gault bis ins Dan verbreitet.

Gattung *Hoplitocarcinus* BEURLEN, aus dem Senon.

Gattung *Palehomola* RATHBUN, aus dem Oligozän.

2. Subtribus *Oxyrrhyncha* LATREILLE³⁶⁾

Karapax rundlich eiförmig, oder langgestreckt, nach vorn verschmälert, infolgedessen meist von ungefähr dreieckiger Gestalt (Dreieckskrabben). Rostrum meist in zwei lange Spitzen auslaufend. Epistom gegen das Mundfeld scharf abgegrenzt. Orbiten ganz fehlend oder nur unvollständig, durch Verwachsung von Supraokulardornen gebildet. Augen meist ziemlich lang gestielt. Pereiopoden meist lang und schlank („Seespinnen“). Antennulen longitudinal eingefaltet. Männliche Geschlechtsöffnungen meist koxal gelegen.

Familie *Hymenosomidae* STIMPSON. Karapax flach und dünn. Orbiten nicht entwickelt. Zweites Stielglied der äußeren Antennen mit dem Epistom, aber nie mit der Stirn verwachsen. Männliche Geschlechtsöffnungen sternal.

Nur wenige rezente Gattungen, fossil ganz unbekannt.

Familie *Maiidae* ALCOCK³⁷⁾. Karapax gewöhnlich kräftig gewölbt, nie stark abgeflacht. Seitenkante meist nicht entwickelt. Karapax nach vorn sich verschmälernd. Die Rostraldornen oft stark verlängert. Orbiten fehlend oder nur unvollständig entwickelt; mitunter durch kräftige und lange Supraokulardornen vertreten. Zweites Stielglied der äußeren Antennen mit dem Epistom, meist auch mit der Stirn verwachsen. Männliche Geschlechtsöffnungen koxal gelegen.

Die sehr formenreiche Familie wird vor allem nach der Ausbildung der Orbiten in Unterfamilien eingeteilt. Die rezenten Gattungen sind hauptsächlich Stillwasserbewohner des tieferen Litorals, gehen aber auch in große Tiefen hinab.

Unterfamilie *Micromaiinae* n. subfam. Das zweite Stielglied der äußeren Antennen vollkommen frei, weder mit Epistom

noch mit der Stirn verwachsen. Karapax mit dem Typus der Maiiden. Die Orbiten erinnern vor allem an die Inachinen.

Hierher gehört:

Gattung *Micromaia* BITTNER, aus dem Eozän und Unteroligozän.

Gattung *Mithracia* BELL, aus dem London clay, ist möglicherweise mit *Micromaia* identisch.

Gattung *Pisomaia* LÖRENTHEY, aus dem Obereozän, dürfte ebenfalls hierher gehören, ist aber noch sehr ungenügend bekannt³⁹⁾.

Unterfamilie *Inachinae* ALCOCK. Augen langgestielt; Orbiten fehlen ganz.

Unterfamilie *Acanthonychinae* ALCOCK. Augenstiel verkürzt. Orbita fehlt; Auge durch einen Supraokulardorn geschützt. Hierher dürfte die

Gattung *Periacanthus* BITTNER aus dem Eozän³⁹⁾ gehören.

Unterfamilie *Pisinae* ALCOCK. Ausgehöhlter Postorbitalzahn und Supraorbitaldorn vorhanden. Die Gattung *Hyas* LEACH ist vom Miozän an bekannt.

Unterfamilie *Maiinae* ALCOCK. Unvollständige Orbita vorhanden. Die Gattung *Maiia* LAM. ist vom Miozän an bekannt. Gattung *Micromithrax* NOETTLING, aus dem Miozän. Eine Entscheidung über die Zugehörigkeit zu der einen oder anderen Unterfamilie nicht möglich.

Familie *Parthenopidae* ALCOCK. Stirn schmal und dreieckig oder zweispitzig. Karapax dreieckig oder pentagonal. Seitenrand nicht zugespitzt. Orbita vorhanden. Basalglied der äußeren Antennen frei, nicht verwachsen, zylindrisch, meist in die innere Orbitalpalte eingeklemmt. Scherenfuß — im Gegensatz zu den Maiiden — wesentlich größer als die übrigen Pereiopoden und ziemlich steif. Männliche Geschlechtsöffnungen koxal.

Von den beiden Unterfamilien *Parthenopinae* MIERS und *Eumedoninae* MIERS ist nur die erstere fossil vertreten, und zwar vom Eozän an:

Gattung *Phrynoslambrus* BITTNER im Eozän.

Die Gattung *Mesorhoea* STIMPSON soll vom Miozän an auftreten. Verschiedene „*Lambrus*“-Arten aus dem Eozän und Miozän gehören sicher hierher, doch ist die Gattungszugehörigkeit durchaus unsicher.

3. Subtribus *Ocypodoida* (nov.)⁴⁰⁾

Karapax breit, viereckig oder abgerundet, mehr oder weniger gewölbt bis flach. Stirn schmal und vorragend, nur selten mäßig verbreitert. Orbiten fehlen, dafür sind lange Orbitalrinnen seitlich der schmalen Stirn vorhanden, so daß ein breiter Vorder-

rand abgeschieden wird. Die Augenstiele meist stark verlängert; die Augen gewöhnlich groß entwickelt. Äußere Antennen meist sehr klein. Antennulen gewöhnlich ohne besondere Antennulargruben, meist parallel zueinander, nur selten quergestellt, stets sehr klein. Sternum sehr breit. Geschlechtsöffnungen in beiden Geschlechtern sternal gelegen.

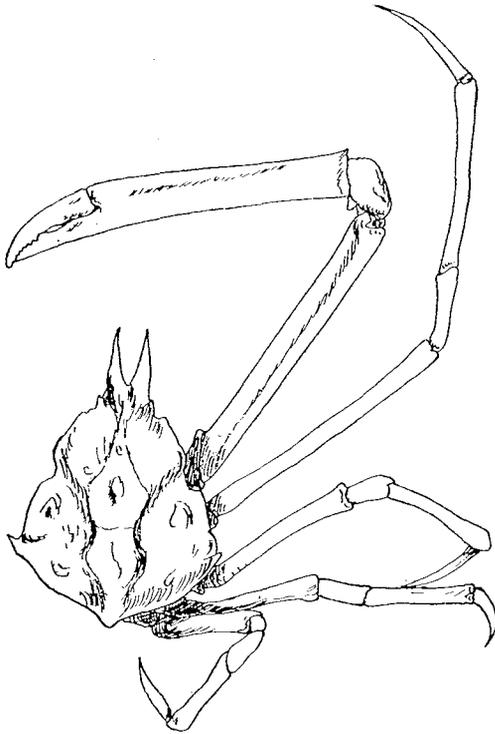


Fig. 20. *Ocyrrhyncha Scyramathia Hertwigi* DOFLEIN, Habitusbild, rezent.
(n. DOFLEIN).

Familie *Retroplumidae* GILL. Karapax flach, gerundet viereckig. Stirn sehr schmal, frei über das Interantennarseptum vorragend. Stiele der Antennulen groß, nicht in Antennulargruben eingefaltet. Orbiten und Orbitalrinnen fehlen. Augen langgestielt, aber reduziert. Epistom fehlt. Äußere Antennen mäßig lang. Sternum breit. Männliche Geschlechtsöffnung koxal mündend, aber in einem Gang bis auf das Sternum verlagert. Dritter Maxillarfuß schmal, beinförmig. Fünfter Pereiopode reduziert, subdorsal.

Die einzige rezente Gattung (*Retropluma* GILL) kommt nur in der Tiefsee (Indischer Ozean) vor. Fossil:

Gattung *Archaeopus* RATHBUN, obere Kreide von Nordamerika⁴¹).

Familie *Mictyridae* DANA. Karapax kugelig. Stirn schmal, abwärts gebogen. Antennulen senkrecht zueinander gestellt, nicht quer eingefaltet. Orbiten fehlen. Äußere Maxillarfüße breit, blattförmig. Atemöffnungen am Hinterrand des Karapax.

Hierher nur eine, in der Ebbezone des Indischen Ozeans lebende Gattung *Mictyris* LATREILLE; fossil unbekannt.

Familie *Ocypodidae* ORTMANN. Karapax viereckig oder gerundet viereckig, nur mäßig gewölbt. Stirn sehr schmal oder mäßig breit, vorragend. Orbitalrinnen sehr lang und gut umgrenzt. Supraorbitalrand stets ohne Einschnitte. Antennulargrube vorhanden; aber Antennulen sehr klein, meist parallel zueinander gerichtet, nur selten quergestellt. Antennen sehr stark reduziert. Augensiel meist stark verlängert. Äußerer Maxillarfuß sehr verbreitert.

Drei Unterfamilien (*Ocypodinae* MIERS, *Scopimerinae* KEMP, *Macrophthalminae* DANA) werden unterschieden, die alle in der Ebbezone der tropischen Meere, vor allem in der indopazifischen Region, leben. Fossil als reine Strandbewohner und als an die Ebbezone extrem angepaßt ziemlich selten.

Fossil sind bekannt:

Gattung *Goniocypoda* WOODWARD aus dem Eozän, vermutlich zu den *Ocypodinae* gehörig.

Gattung *Macrophthalmus* LATREILLE (in der Gegenwart auf den indischen Ozean beschränkt), vom Miozän an, und zwar in Südeuropa bekannt.

Außerdem Gattung *Lörentheya* BEURLEN aus dem Mitteleozän und *Ocypodidae* n. gen. (*Goniocypoda sulcata* CARTER) aus dem Neokom.

4. Subtribus *Cancriformia* GLAESSNER⁴²)

Karapax langgestreckt oval oder meistens rundlich bis stark verbreitert und queroval. Stirn meist schmal, dreieckig, unpaar gezähnt, wobei in der Regel ein kräftiger Mittelzahn und zwei schwächere Nebenzähne vorhanden sind. Mitunter ist die Stirn auch verbreitert und gezähnt. Orbiten meist wohl entwickelt, aber Supraorbitalrand stets mit zwei Fissuren, die die Entstehung desselben aus drei Einzelloben deutlich erkennen lassen. Seitenrand meist zugespitzt. Vorderseitenrand gezähnt und meistens vom Hinterseitenrand deutlich getrennt. Vorderrand des Endostoms

wenig scharf. Antennulen longitudinal gestellt oder schräg eingefaltet. Männliche Geschlechtsöffnungen koxal gelegen.

Familie *Corystidae* DANA. Karapax länglich oval, nicht verbreitert. Seitenrand unscharf. Epistom gegen das Mundfeld unscharf begrenzt. Augenhöhlen unvollkommen (aus unvollkommen verschmolzenen Supraokularloben gebildet). Antennulen längsgerichtet. Stiel der Antennen frei.

Die in der Gegenwart nicht sehr formenreich entwickelte Familie ist fossil nicht sicher nachgewiesen. Vielleicht gehören die beiden miozänen Gattungen *Andorina* LÖRENTHEY und *Microcorystes* LÖRENTHEY hierher.

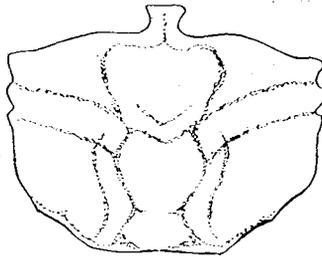


Fig. 21. *Ocyppodoidea*. Karapax von *Macrophthalmus*, rezent.

Familie *Atelecyclidae* ORTMANN. Karapax rundlich, aber nicht wesentlich verbreitert. Seitenränder gut entwickelt; Vorderseitenrand gezähnt aber nicht scharf vom Hinterseitenrand getrennt und die Vorderseitenrandbezaugung vielfach auf den Hinterseitenrand übergreifend. Stirn schmal und kurz, einfach dreieckig oder unpaar gezähnt. Antennulen longitudinal. Antennen in der inneren Orbitalpalte stehend, mit zylindrischen Stielgliedern, von denen das zweite die Stirn erreicht. Antennengeißeln können fehlen. Epistom nicht scharf gegen das Endostom abgegrenzt. —

Von den beiden Unterfamilien, *Acanthocyclinae* ALCOCK und *Thiinae* ALCOCK sind fossile Vertreter unbekannt, während die *Atelecyclinae* ALCOCK mit *Avitehmessus* RATHBUN aus der oberen Kreide bekannt sind; *Atelecyclus* M. EDW. selber reicht bis ins Miozän zurück.

Familie *Lobocarcinidae* n. fam. Stirn mäßig breit, paarig gezähnt (4—6 Zähne). Supraorbitalrand aus drei unvollständig verschmolzenen Supraokularloben gebildet. Antennulen schräg eingefaltet. Stielglieder der Antennen zylindrisch. Karapax stark verbreitert; Vorderseitenrand stark zerlappt und gerundet in den Hinterseitenrand übergehend. Hinterrand seitlich in eigenartigen Auswüchsen endigend.

Hierher gehört nur die eigenartige, aber charakteristische Gattung *Lobocarcinus* REUSS aus dem Eozän⁴³).

Familie *Canceridae* ORTMANN. Rostrum kurz, unpaarig gezähnt, gewöhnlich fünf Zähne, von denen der mittlere am weitesten nach vorn reicht. Antennulen longitudinal oder schwach schräg eingefaltet. Basalglied der Antennen groß, meist fest mit der Stirn verbunden. Geißeln kurz. Karapax stark verbreitert. Vorderseitenrand lobuliert und deutlich vom Hinterseitenrand getrennt.

Die Gattung *Cancer* LEACH tritt vom Miozän an häufiger auf.

Gattung *Branchiolambrus* RATHBUN aus dem Miozän.

2. Tribus *Xanthimorpha* (nov.)⁴⁴ (= *Brachygnatha* BORRAD. partim, *Brachyrhyncha* BORRAD. partim)

Karapax nur selten rundlich, meist queroval verbreitert oder viereckig. Ein eigentliches Rostrum fehlt; der Rostralrand ist verbreitert und durch einen Medianeinschnitt in zwei Hälften geteilt, glattrandig oder gezähnt, aber Zähne fast stets in gerader Anzahl vorhanden. Orbita stets gut entwickelt. Supraorbitalrand vielfach noch mit zwei Fissuren. Seitenrand scharf, Vorder- und Hinterseitenrand meist deutlich voneinander getrennt; Vorderseitenrand meist gezähnt. Mesogastralregion trapezoidisch, mit einem schmalen medianen Fortsatz zwischen die Protogastralregionen verlängert, während bei den *Dromiomorpha* die Mesogastralregion einheitlich pentagonal ist. Geißeln der Antennulen und Antennen klein. Antennulen schräg, meist quer eingefaltet. Stiel der äußeren Antennen zylindrisch, meist in der inneren Orbitalspalte stehend. Männliche Geschlechtsöffnungen koxal oder sternal gelegen.

1. Subtribus *Portunoidea* (nov.)⁴⁵

Rostrum stets gezähnt, im einzelnen verschieden breit. Epistom und Endostom wenig scharf voneinander getrennt. Letztes Pereiopodenpaar mit zu Schwimmlatten verbreiterten Endgliedern („Schwimmkrabben“).

Familie *Carcineretidae* (nov.)⁴⁶. Karapax trapezoidisch, Vorder- und Hinterseitenrand nicht voneinander getrennt, Vorderseitenrand nicht gezähnt. Supraorbitalrand lang ausgezogen.

Hierher nur eine Gattung *Carcineretes* WITHERS aus der Oberkreide.

Familie *Portunidae* DANA. Karapax länglich oval oder quer verbreitert. Vorder- und Hinterseitenrand deutlich vonein-

ander getrennt, Vorderseitenrand charakteristisch gezähnt. Antennenstiel zylindrisch meist in der inneren Orbitalspalte stehend.

Unterfamilie *Psammocarcininae* n. subfam. Karapax rundlich oder mäßig verbreitert. Vorderseitenrand mit vier bis

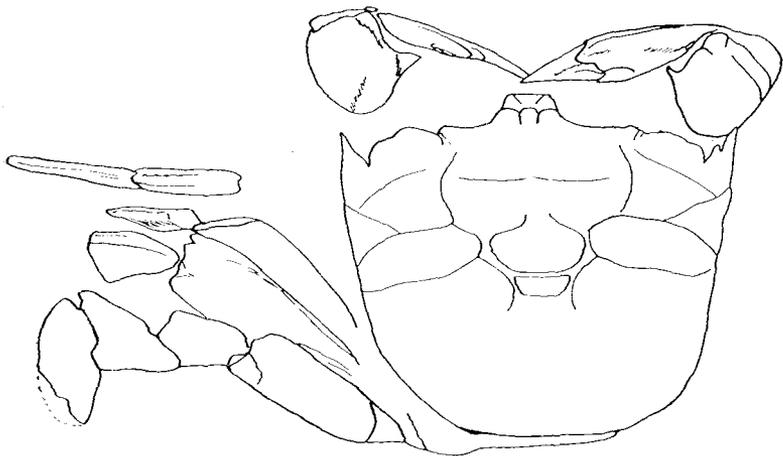


Fig. 22. *Portunoidea. Carcineretes*, ob. Kreide (n. WITHERS).

fünf Seitenzähnen, von denen der hinterste stark verlängert ist. Auf das Alttertiär beschränkt.

Hierher gehören *Psammocarcinus* M. EDWARDS aus dem Eozän und Oligozän, und *Rhachiosoma* WOODWARD und *Enoplonotus* M. EDWARDS aus dem Eozän.

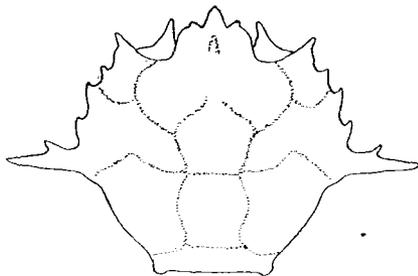


Fig. 23. *Portunoidea. Psammocarcinus*, Karapax, Obereozän (n. MILNE EDWARDS).

Unterfamilie *Carcininae* ALCOCK. Vorderseitenrand mit vier bis fünf Zähnen. Karapax länglich oval oder rundlich. Daktylus des letzten Pereiopoden lanzettförmig, nicht wesentlich verbreitert. Die Gattung *Carcinus* ist vom Eozän an, *Portumnus* LEACH vom Miozän an nachgewiesen.

Unterfamilie *Portuninae* ALCOCK. Vorderseitenrand mit fünf Zähnen; Karapax nur gering verbreitert. Daktylus der letzten Pereiopoden zu einer Schwimmplatte verbreitert. — Von den hierher gehörigen Gattungen ist allein *Portunus* bis ins Oligozän zurück nachgewiesen. Sonstige fossile Formen unbekannt. Auch in der Gegenwart besteht keine allzu große Formenfülle.

Unterfamilie *Lupinae* ALCOCK. Karapax meist stark verbreitert. Mehr als fünf (sechs bis neun) Seitenrandzähne an dem vom Hinterseitenrand sehr scharf geschiedenen Vorderseiten-

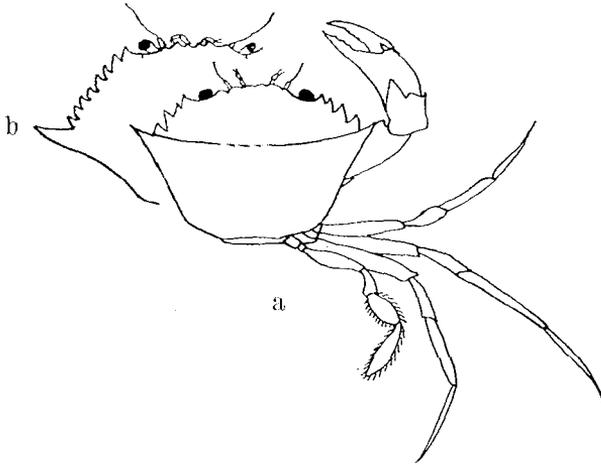


Fig. 24. *Portunoidea*. a *Portunus longipes* RISSO, Habitusbild; b *Neptunus hastatus* LINNÉ, Umriss des Karapax, rezent (n. PESTA).

rand. Antennulen quer eingefaltet. Letzte Pereiopoden mit Schwimmplatte. Scherenfüße charakteristisch mit Längskanten, länger als die übrigen Pereiopoden. Basalglied der Antennen mit einem in der inneren Orbitalspalte stehenden Fortsatz, der die Antenne von der Orbita ausschließt.

Die in der Gegenwart sehr formenreich entwickelte Unterfamilie ist auch fossil häufig, und zwar vom Eozän ab: Die Gattung *Scylla* DE HAAN ist aus Eozän und Miozän, sodann subfossil nachgewiesen; *Neptunus* ist im jüngeren Tertiär sehr häufig, während im älteren Tertiär diese Gattung durch den etwas primitiveren *Colneptunus* LÖRENTHEY vertreten wird, der sehr häufig ist. — Aus dem Eozän bis zum Miozän ist bekannt die Gattung *Necronectes* A. MILNE EDWARDS⁴⁷).

2. Subtribus *Xanthoidea* (nov.)

Karapax meist quereval verbreitert oder viereckig. Vorderseitenrand meist vom Hinterseitenrand getrennt und gezähnt. Der

Rostralrand ist mehr oder weniger breit, stets durch einen Median-einschnitt zweigeteilt, meist glatt, seltener mit vier Zähnen versehen. Orbita stets gut entwickelt, aber vielfach noch mit zwei Fissuren. Geißeln der Antennen und der Antennulen stets klein. Antennulen mitunter schräg, meist quer eingefaltet. Stiel der äußeren Antennen zylindrisch, meist in der inneren Orbitalspalte stehend, nicht mit dem Epistom oder dem Karapax verwachsen. Keine Schwimmfüße vorhanden. Männliche Geschlechtsöffnungen koxal, häufiger sternal gelegen.

Familie *Xanthidae* ALCOCK. Stirnrand bogenförmig oder quer abgestutzt, mitunter gezähnt. Antennulen schräg oder quer eingefaltet. Antennen kurz, Stielglieder zylindrisch oder wenig verbreitert, oft die innere Orbitalspalte ausfüllend. Karapax rundlich, meist quer oval, seltener viereckig. Epistom gegen Endostom scharf abgegrenzt. Orbiten gut ausgebildet. Augenstiele kurz. Augen in den Orbiten liegend. Männliche Geschlechtsöffnungen koxal (nur selten sternal).

Die Angehörigen dieser Familie sind in der Hauptsache Flachwasserformen der wärmeren Meere, und zwar speziell Riffbewohner. Die ungeheuer formenreiche Familie wird in eine Reihe von Unterfamilien eingeteilt, die meist auch fossil bekannt sind. Das Haupteinteilungsprinzip ist dabei das Verhalten der Stielglieder der äußeren Antennen.

Unterfamilie *Menippinae* ORTMANN. Karapax rundlich oder mäßig verbreitert. Vorderseitenrand mitunter noch nicht scharf gegen den Hinterseitenrand abgegrenzt. Stirnrand mäßig breit. Antennen kurz; zweites Stielglied nicht verbreitert. Gaumenleisten schwächer oder stärker entwickelt. Von den heute lebenden Gattungen ist *Panopeus* H. MILNE EDWARDS seit dem Dan, *Lophopanopeus* RATHBUN seit dem Oligozän, *Menippe* DE HAAN seit dem Eozän, *Pilumnus* LEACH seit dem Miozän bekannt. Außerdem kennen wir folgende nur fossile Gattungen:

Cyclocorystes BELL (= *Necrozis* MILNE EDWARDS) *Hepaticus* BITTNER, *Eumorphactaea* BITTNER, *Martinocarcinus* JOH. BÖHM, *Lambropsis* LÖRENTHEY? *Syphax* MILNE EDWARDS — sämtliche aus dem Eozän.

Gattung *Carpiliopsis* FISCHER-BENZON aus dem Dan gehört wohl auch hierher.

Unterfamilie *Xanthinae* ORTMANN. Körper rundlich, häufiger queroval verbreitert. Stirn mäßig breit, glatt oder mit vier schwachen Zähnen. Zweites Stielglied der äußeren Antennen den Stirnrand erreichend. Gaumenleisten fehlen.

Aus der Kreide sind folgende Gattungen bekannt:

(?) *Actaeopsis* CARTER, aus dem Gault.

Calozanthus A. MILNE EDWARDS, aus dem Cenoman.

Creticarcinus WITHERS und *Thelecarcinus* BÖHM, aus dem Senon.

Titanocarcinus MILNE EDWARDS, aus dem Senon bis Miozän.

Außerdem sind folgende Tertiärgattungen bekannt:

Xanthopsis MC COY (Palaeozän/Eozän), *Harpactocarcinus* DESMAREST (Eozän), *Phlyctenodes* MILNE EDWARDS (Eozän/Oligozän), *Neptocarcinus* LÖRENTHEY (Eozän), *Lobonotus* MILNE EDWARDS (Miozän).

Die rezenten Gattungen *Daira* DE HAAN⁴⁸⁾ und *Atergatis* DE HAAN treten vom Eozän an auf.

Unterfamilie *Carpilinae* ORTMANN. Wie die Xanthinen, aber das zweite Stielglied der äußeren Antennen dringt in die

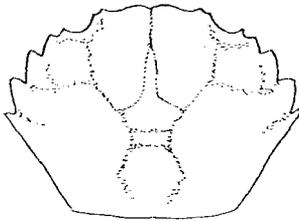


Fig. 25. *Xanthoidea*, *Xanthidae*.
Karapax von *Panopeus*, rezent.

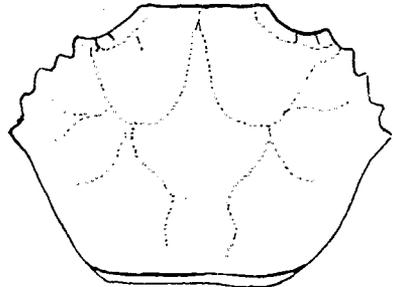


Fig. 26. *Xanthoidea*, *Xanthidae*. Karapax
von *Titanocarcinus*, Tertiär.

innere Orbitalspalte ein; die distalen Glieder sind nicht von der Orbita abgetrennt. Gaumenleisten fehlen. —

Die Gattung *Carpilius* LEACH tritt vom Miozän an auf.

Die Gattung *Palaeocarpilius* MILNE EDWARDS (Eozän)⁴⁹⁾ gehört wohl hierher.

Unterfamilie *Etisinae* ORTMANN. Innere Orbitalspalte durch das zweite Stielglied der äußeren Antennen geschlossen, aber distale Glieder nicht in die Orbita aufgenommen. Ohne Gaumenleisten. Fossil seit Eozän (*Etisus* H. MILNE EDWARDS, *Chlorodopsis* A. MILNE EDWARDS).

Unterfamilie *Oziinae* ALCOCK. Karapax breit, quer oval. Stirn breit. Zweites Stielglied der Antennen breit mit der Stirn verbunden. Gaumenleisten vorhanden. Fossil nicht bekannt.

Unterfamilie *Eriphiinae* ALCOCK. Karapax gerundet quadratisch. Vorderseitenrand mit Dornen, gegen den breiten Stirnrand einen stumpfen Winkel bildend, ohne scharfe Grenze in den Hinterseitenrand übergehend. Innere Orbitalspalte geschlossen, teils vom zweiten Stielglied der äußeren Antennen, teils durch

Verwachsung der Ränder. Distales Ende der Antenne stets frei. Gaumenleisten kräftig. — Die Gattung *Eriphia* LATREILLE selber ist vom Miozän an bekannt.

Unterfamilie *Trapeziinae* MIERS. Innere Orbitalspalte stets durch Vereinigung der Ränder unter Ausschluß der Stielglieder der Antenne geschlossen. Karapax trapezoidisch. — Fossil unbekannt.

Familie *Geryonidae* BEURLEN. Karapax hexagonal bis trapezisch. Vorderseitenrand mit vier bis fünf Dornen, deutlich vom Hinterseitenrand geschieden. Rostrum mäßig breit, mit vier

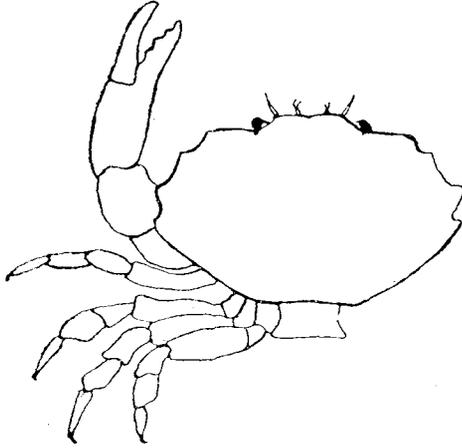


Fig. 27. *Xanthoidea, Xanthidae. Xantho*, rezent, Habitusbild (n. PESTA).

mäßig starken Zähnen. Orbiten groß, oft sehr stark verbreitert. Augen kräftig und gut entwickelt. Innere Antennen schräg eingefaltet. Äußere Antennen gut entwickelt. Stielglieder zylindrisch; zweites Glied den Stirnrand nicht ganz erreichend, nicht in die innere Orbitalspalte eingeklemmt, frei beweglich. Gaumenleisten fehlen. Männliche Geschlechtsöffnungen koxal gelegen.

Die einzige rezente Gattung (*Geryon* KRÖYER) ist in der Tiefsee verbreitet. Fossil gehören folgende Gattungen hierher:

Xanthilites BELL. (Dan/Eozän), *Litoricola* WOODWARD (Eozän), „*Coeloma*“ *granulosum* H. MILNE EDWARDS (Eozän), *Coeloma* M. EDWARDS (Oligozän), *Paracoeloma* BEURLEN (Oligozän), *Portunites* BELL (Eozän/Oligozän).

Familie *Goneplacidae* DANA. Karapax rechteckig oder quadratisch, mitunter gerundet hexagonal. Rostrum breit und gerade, zweigeteilt. Orbiten groß und weit, oft verbreitert; Augenstiele lang. Orbitalspalte stets offen. Antennulen quer

eingefaltet. Stiel der Antennen frei, in der Orbitalspalte stehend, aber frei beweglich. Stielglieder zylindrisch, klein. — Männliche Geschlechtsöffnungen sternal oder koxal, dann aber die Mündung durch eine Rinne bis aufs Sternum verlängert. — Palpus des äußeren Maxillarfußes am vorderen Inneneck des Merus inserierend.

Unterfamilie *Pseudorhombilinae* ALCOCK. Karapax xanthidenähnlich (hexagonal oder quer oval). Stirn breit, jedoch nie die ganze Breite des Karapax einnehmend. Augenstiele nicht stark verlängert, auch Orbiten nicht extrem vergrößert. Antennulen querliegend. Geschlechtsöffnung des Männchens koxal.

Von rezenten Gattungen kommt *Pilumnoplax* STIMPSON vom Eozän an vor, *Eucrate* DE HAAN vom Oligozän an. Außerdem sind hierherzustellen folgende ausgestorbene Gattungen:

Plagiolophus BELL (= *Colpocaris* H. V. MEYER), Eozän; *Carinocarcinus* LÖRENTHEY, Eozän; *Galenopsis* A. MILNE EDWARDS, Senon/Eozän; *Branchioplax* RATHBUN, Oligozän.

(?) *Laevicarcinus* LÖRENTHEY, Eozän/Miozän⁵⁰).

Unterfamilie *Goneplacinae* MIERS. Karapax subquadratisch. Stirn breit, eckig. Orbiten zu langen, schmalen Rinnen ausgezogen. Augenstiele lang. Männliche Geschlechtsöffnungen koxal. — Die rezente Gattung *Goneplax* LEACH, vom Miozän an bekannt. Ferner *Mioplax* BITTNER, aus dem Miozän.

Unterfamilie *Prionoplacinae* ALCOCK mit sehr breiter Stirn und koxaler Lage der männlichen Geschlechtsöffnungen; fossil unbekannt.

Unterfamilie *Rhizopinae* STIMPSON. Augenstiele oft fixiert. Kornea klein. Karapax mit abgerundetem Vorderrand, ohne Vorderseitenecke. Männliche Geschlechtsöffnungen sternal. Hierher die Gattung *Microplax* GLÄSSNER aus dem Miozän.

Unterfamilie *Hexapodinae* MIERS. Letztes Pereiopodenpaar reduziert, so daß außer dem Scherenpaar nur noch drei Gehfußpaare vorhanden sind. Karapax breiter als lang. Stirn schmal. Männliche Geschlechtsöffnungen sternal. Die Gattung *Thaumastoplax* MIERS vom Oligozän an bekannt. Die übrigen Gattungen nur rezent.

Familie *Pinnotheridae* H. MILNE EDWARDS. Karapax rundlich oder quer verbreitert. Stirn schmal. Orbiten und Augen reduziert. Antennen klein, Antennulen quer eingefaltet. Dritter Maxillarfuß infolge von Verschmelzungen vielfach umgestaltet. Männliche Geschlechtsöffnungen sternal gelegen. — Meist halbparasitisch im Innern von Muschelschalen, Korallenstöcken usf.

lebend. Daher Cephalothorax weich und dünn, nur schwach verkalkt und normalerweise kaum fossilisationsfähig. — Von den verschiedenen Unterfamilien, die unterschieden werden, ist nur die Unterfamilie *Pinnotherellinae* ALCOCK durch die Gattung *Pinnixa* WITHE vom Eozän an nachgewiesen.

Familie *Potamonidae* ORTMANN. Karapax rundlich, viereckig oder verbreitert. Mit aufgetriebenen Branchialregionen. Stirnrand breit abgestutzt, meist abwärts geneigt. Vorderseitenrand gezähnt oder glatt. Äußere Antennen klein, in der inneren

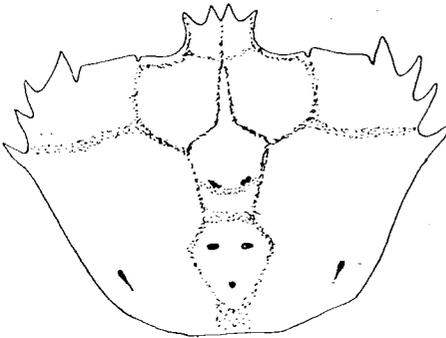


Fig. 28. *Xanthoidea, Geryonidae*. Karapax von *Coeloma vigil* MILNE EDWARDS, Unteroligozän.

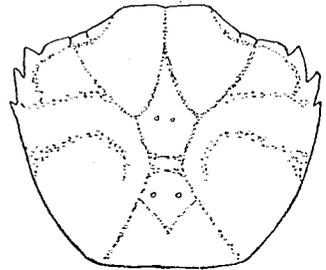


Fig. 29. *Xanthoidea, Goneplacidae*. Karapax von *Branchioplax*, Oligozän (n. RATHBUN).

Orbitalspalte stehend, dieselbe aber nicht schließend. Zweites Stielglied zylindrisch. Ohne Schwimmbeine. Männliche Geschlechtsöffnungen koxal.

Die Bedingungen zur Fossilisation sind bei den Potamoniden als Süßwasserbewohnern verhältnismäßig gering; sie treten daher fossil auch ziemlich stark zurück. Von den verschiedenen Unterfamilien (*Platytelphusinae* COLOSI, *Trichodactylinae* ORTMANN, *Pseudotelphusinae* ORTMANN, *Gecarcinucinae* ALCOCK, *Potamoninae* COLOSI) ist nur die letzte — Verbreitung rezent und fossil altweltlich — fossil bekannt geworden. Und zwar treten Angehörige der Gattung *Potamon* SAVIGNY seit dem Miozän bemerkenswerterweise verhältnismäßig häufig auf.

Familie *Grapsidae* DANA. Karapax viereckig, mehr oder weniger flach. Seitenränder oft gezähnt, meist parallel zueinander. Stirn breit. Orbiten und Augen mäßig groß, an den vorderen Seitenecken des Cephalothorax gelegen. Äußere Antennen klein, in der inneren Orbitalspalte stehend, dieselbe aber nicht schließend. Antennulen quer eingefaltet. Zwischen den dritten Maxillarfüßen vielfach eine größere Lücke. Palpus des dritten Maxillarfußes am

äußeren Eck oder in der Mitte des Vorderrandes des Merus einlenkend. Männliche Geschlechtsöffnungen sternal.

Die vier Unterfamilien (*Grapsinae* DANA, *Varuninae* ALCOCK, *Sesarminae* DANA und *Plagusinae* DANA) werden in der Hauptsache durch Einzelheiten der Mundgliedmaßen unterschieden. Durch die Ausbildung des Stirnrandes unterscheiden sich sehr scharf die Plagusinen von den anderen Unterfamilien. Fossil sind die Grapsiden sehr selten — auch hier, wie bei Pinnotheriden und Potamoniden, ungünstige Fossilisationsbedingungen, da die Grapsiden die Ebbezone bewohnen.

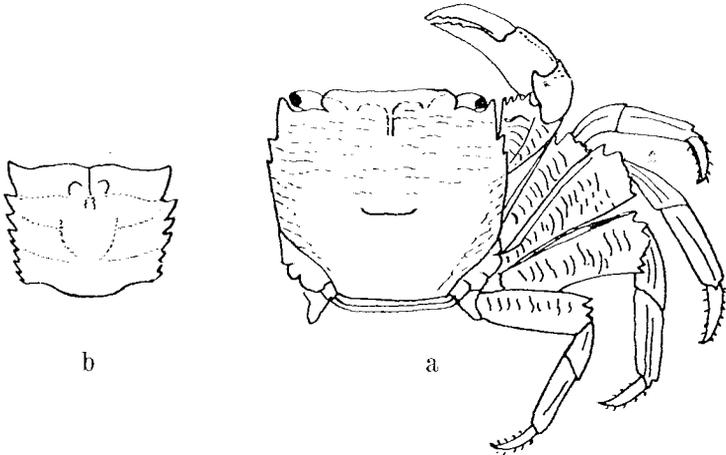


Fig. 30. *Xanthoidea*, *Grapsidae*. a *Pachygrapsus marmoratus* FABR., rezent, Habitusbild (n. PESTA); b *Daránya*, Karapax, Obereozän.

Die drei eozänen Gattungen:

Daránya LÖRENTHEY, *Palacograpsus* BITTNER, *Telphusograpsus* LÖRENTHEY dürften nach den morphologischen Verhältnissen des Karapax den Grapsinen oder den Varuninen angehören.

Familie *Gecarcinidae* DANA. Karapax und Extremitäten von Grapsidenhabitus. Aber Karapax stark gewölbt mit aufgetriebenen Branchialregionen. Stirn mäßig breit. Augen infolge der aufgetriebenen Branchialregionen nicht am vorderen Seiteneck des Karapax gelegen. Antennen klein, Antennulen querliegend. Palpus des äußeren Maxillipeden distal oder am vorderen Inneneck des Merus inserierend. Männliche Geschlechtsöffnungen sternal. — Lebensweise terrestrisch. Fossil unbekannt.

3. Tribus *Oxystomata* DE HAAN

Körper langgestreckt oder häufiger rundlich und verbreitert. Abdomen meist fest unter das Sternum eingeschlagen. Uropoden fehlend. Mundfeld nach vorn nicht quadratisch begrenzt, sondern

spitz dreieckig nach vorn ausgezogen, eine Rinne zum Ausfluß des Atemwassers bildend. Als Verschuß für dieselbe dient der distal verbreitete Endopodit des dritten Maxillipeden. Epistom stets klein oder ganz fehlend. Erstes Pereiopodenpaar stets mit Scheren. Die beiden hinteren mitunter subchelat und subdorsal, mitunter auch nur das letzte Paar subdorsal. Geschlechtsöffnungen können in beiden Geschlechtern koxal oder sternal liegen.

1. Subtribus *Gymnopleura* BOURNE⁵¹⁾ (=*Raninoidea* auct.)

Karapax länglich, oval bis rechteckig. Beine meist mit verbreitertem Propodus und Daktylus. Letztes Pereiopodenpaar vielfach dorsal gerückt. Äußere Antennen mit breiten oder schlanken Basalgliedern und sehr kurzer Geißel, die Orbita nie von der Antennulargrube abtrennend. Eingangsoffnung in die Kiemenhöhle nie vor dem ersten Pereiopoden gelegen, sondern am Hinterrand des Karapax. Scheren des ersten Pereiopodenpaares einfach, annähernd subchelat. Sternum sehr charakteristisch entwickelt.

Familie *Raninellidae* n. fam. Vorderstes Sternalsegment typisch breit und blattförmig entwickelt. Die nächstfolgenden Segmente sind entweder alle oder aber mindestens bis zum dritten Segment gut und normal ausgebildet. Hierher gehören:

Im Gault und Cenoman verbreitet: *Notopocorystes* MC COY.

Aus dem Cenoman: *Hemiocon* BELL, *Raninella* M. EDW.

Im Senon bis Dan: *Eumorphocorystes* VAN BINKHORST, *Pseudoraninella* BEURLÉN.

Aus dem Tertiär und der Gegenwart: *Raninellopsis* JOH. BÖHM, Alttertiär; *Raninoides* MILNE EDWARDS, Alttertiär bis Gegenwart.

Familie *Raninidae* DANA. Nur das erste Sternalsegment ist breit blattförmig entwickelt. Meist ist schon zweite, stets aber das dritte und die folgenden sehr stark reduziert.

Hierher gehören:

Aus dem Alttertiär: *Laeviranina* LÖRENTHEY⁵²⁾ (vielleicht schon Dan, Eozän), *Lophoranina* FABIANI (viell. schon ob. Kreide, Eozän/Oligozän), *Notoporanina* LÖR. und *Notopella* LÖR. (Eozän), *Hela* MÜNSTER (Obereozän, Oligozän), *Ranidina* BITTNER (Oligozän/Miozän).

Aus dem Jungtertiär *Ranina* LAMARCK (vom Miozän an), *Notopoides* HENDERSON (vom Miozän an), *Lyreidus* DE HAAN (vom Pliozän an), *Tribolocephalus* RISTORI (Pliozän). —

Außerdem noch wenige, nur rezent bekannte Gattungen.

2. Subtribus *Calappoida* (nov.)⁵³⁾

Karapax nur selten länglich, meist rundlich und von Brachyurenhabitus. Abdomen meist fest unter das Sternum geschlagen.

Sternum stets normal entwickelt, ohne Reduktionserscheinungen. Pereiopoden nie mit verbreiterten Endgliedern. Weibliche Geschlechtsöffnungen meist, männliche häufig sternal. Im Gegensatz zu den *Gymnopleura*, bei denen die Geschlechtsöffnungen in beiden Geschlechtern stets koxal liegen.

Familie *Calappidae* ALCOCK. Karapax rundlich, von normalem Krabbenhabitus. Hintere Pereiopoden nicht umgebildet und nicht dorsal verschoben. Äußere Antennen kurz mit kräftigen Stielgliedern. Orbita und Antennula nie deutlich getrennt, so daß eine selbständige Antennulargrube fehlt. Eingang zur Kiemenhöhle vor der Basis des ersten Pereiopoden gelegen. Männliche Geschlechtsöffnungen koxal, weibliche sternal gelegen.

Unterfamilie *Calappinae* ALCOCK. Dritte Maxillipeden nicht verlängert. Palpus von der Ventralseite her sichtbar. Geißel des Exopoditen vorhanden.

Von den lebenden Gattungen ist *Calappa* FABRICIUS und *Mursia* DESMAR vom Oligozän an bekannt. Ferner aus dem Miozän *Mursiopsis* RISTORI, aus dem Oligozän *Calapella* RATHBUN und *Calappilia* M. EDWARDS aus dem Eozän und Oligozän. *Necrocarcinus* BELL, aus dem Gault bis Dan⁵⁴).

Unterfamilie *Orithyinae* IHLE. Exopodot des dritten Maxillipeden ohne Geißel. Augenhöhle mit Supraorbitaldorn. Anterolateralstachel vorhanden. Letzter Pereiopode als Schwimmbein entwickelt. Nur eine lebende Gattung *Orithyia* FABRICIUS. Hierher wahrscheinlich *Orithopsis* CARTER (Gault und Cenoman).

Unterfamilie *Matutinae* ALCOCK. Dritte Maxillipeden verlängert. Palpus von der Ventralseite unsichtbar. Geißel am Exopodit fehlt. — *Matuta* FABRICIUS und *Osachila* STIMPSON seit Miozän bekannt. Außerdem gehört hierher *Campylostoma* BELL (Oberkreide und Eozän). Vermutlich auch *Hepatinulus* RISTORI (Miozän/Pliozän).

Familie *Dakoticanceridae* RATHBUN⁵⁵). Monotypische Familie, mit der einzigen Gattung *Dakoticancer* RATHBUN aus der oberen Kreide, die nach der Abbildung und der Beschreibung *Necrocarcinus* sehr nahe steht.

Familie *Leucosiidae* DANA. Karapax rundlich, kräftig gewölbt, von Krabbenhabitus. Panzer sehr kräftig. Hintere Pereiopoden normal, nicht dorsal gerückt. Äußere Antennen klein, oft reduziert. Eingang zur Kiemenhöhle jederseits an der Basis der dritten Maxillarfüße, die das Mundfeld vollkommen bedecken. Männliche und weibliche Genitalöffnungen sternal. — Nach der

Ausbildung des Mundes, teils auch der Scheren, werden die drei Unterfamilien *Ebaliinae* STIMPSON, *Iliinae* STIMPSON, *Leucosiinae* MIERS unterschieden. — Formenreiche Gruppe, hauptsächlich Stillwasserformen, die vielfach auch in größere Tiefen gehen. Fossil

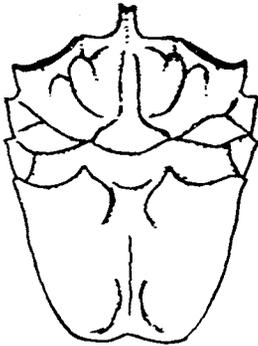


Fig. 31. *Oxystomata*, *Gymnopleura*. Karapax von *Notopocorystes*, schematisch, unt. Kreide.

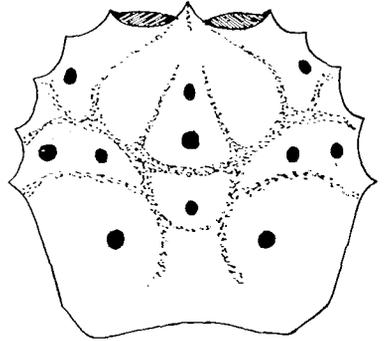


Fig. 32. *Oxystomata*, *Calappoida*. Karapax von *Necrocarcinus*, schematisch, unt. Kreide.

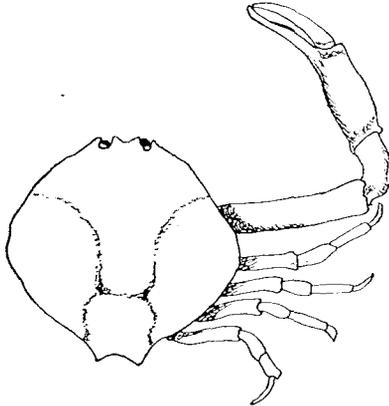


Fig. 33. *Oxystomata*, *Calappoida*. *Randallia*, Habitusbild, rezent (n. DOFLEIN).

trotz des sehr festen Panzers verhältnismäßig selten — wohl gerade als Stillwasserformen — wie die Maïden, während die meisten dekapodenführenden Tertiärablagerungen reine Litoralablagerungen sind.

Fossil sind die Iliinen durch die Gattung *Myra* LEACH (seit Miozän), *Persephona* LEACH und *Iliä* LEACH (seit Oligozän), die Ebaliinen durch *Nucia* DANA und *Ebaliä*

LEACH (seit Miozän) und die Leucosiinen durch *Leucosia* FABRICIUS (seit Eozän) bekannt. Die aus dem Eozän bekannte Gattung *Typilobus* STOLICZKA ist nicht mit Sicherheit in eine dieser Unterfamilien einzureihen, gehört aber sicher zu den Leucosiden.

Familie *Dorippidae* DANA. Karapax rundlich oder verlängert, die beiden hintersten oder auch nur das hinterste Pereiopodenpaar subchelat und auf den Rücken verschoben. Die männlichen Geschlechtsöffnungen koxal, die weiblichen koxal oder sternal gelegen. Nach der Lage der Kiemenöffnungen und der Ausbildung der dritten Maxillipeden werden die *Tymolinae* ALCOCK und *Dorippinae* ALCOCK unterschieden. Die letztere Unterfamilie ist durch *Dorippe* FABRICIUS vom Miozän an nachgewiesen, während *Goniochele* BELL aus dem Eozän, soweit das nach dem Cephalothorax beurteilt werden kann, den *Tymolinae* angehört.

Anmerkungen

¹⁾ Vgl. vor allem BALSS 1923 und 1927a und b, BILL 1914, BRONN 1858, ILLIG 1927, OPPEL 1862, ORTMANN 1901, SCHLÜTER 1864 und 1868, V. VAN STRAELEN 1925.

²⁾ OPPEL und BALSS haben *Antrimpos* mit *Penaeus* vereinigt; doch sind die Gründe, die VAN STRAELEN veranlaßten, *Antrimpos* wieder von *Penaeus* zu trennen, durchaus stichhaltig.

³⁾ Nach freundlicher persönl. Mitteilung von Herrn GLAESSNER ist *Bombur*, da ihm die Verbreiterung der Pleuren des zweiten Abdominalsegments abgeht, kein Eucyphide, wie BALSS und VAN STRAELEN annahmen, sondern ein Penaeide.

⁴⁾ Vgl. vor allem BALSS 1927b, BEURLEN 1928a, ORTMANN 1901.

⁵⁾ Die Gattung *Uncina* ist durch VAN STRAELEN 1925 offenbar übersehen worden, während der damit identische *Leptochirus* unter Vorbehalt zu den Scyllariden gestellt wurde. Verf. erkannte 1928 die Identität von *Leptochirus* und *Uncina* und stellte für die Gattung eine besondere Familie auf, die — unsichere Stellung — zu den natanten Dekapoden gerechnet wurde. GLAESSNER übernahm (Katalog) die Familie, die er aber wegen der Verbreiterung der Pleure des zweiten Abdominalsegments zu den Eucyphiden stellte. Eine Neuuntersuchung des Holzmadener Materials, die an anderer Stelle veröffentlicht wird, läßt diese Annahme GLAESSNERS als nicht wohl möglich erscheinen, da sich die Abdominalpleuren anders verhalten als bei den Eucyphiden. Auch das Vorhandensein von drei Scherenpaaren spricht gegen eine solche Zureihung, da am dritten Pereiopodenpaar bei den Anomocariden nie eine Schere ausgebildet ist.

Eine Zureihung von *Uncina* zu den Penaeiden, an die die kräftigere Entwicklung des ersten Scherenpaares gegenüber den beiden folgenden zunächst erinnert, ist nicht möglich, da dort das erste Abdominalsegment stets so lang oder länger als das zweite ist, während sich *Uncina* gerade umgekehrt verhält. Auch haben die Penaeiden im Gegensatz zu *Uncina* eine Diärese. Mit den Stenopiden ist zwar das Fehlen einer Diärese gemeinsam. auch erinnert die Ausbildung der Scheren etwas an Stenopiden; auf der andern Seite aber verhalten sich bei Stenopiden die Abdominalsegmente gleich wie bei den Penaeiden, und von den drei Scherenpaaren ist stets das dritte am kräftigsten. Eine Zureihung zu den Stenopiden ist sonach ebenfalls ausgeschlossen.

Die sehr kräftige Entwicklung des ersten Scherenpaares von *Uncina* gemahnt an die reptanten Anpassungsformen unter den Tricheliden, ebenso die Reduktion des ersten Abdominalsegments, die dort in gleicher Weise statthat. *Uncina* hat demnach ausgesprochen reptante Züge an sich. Da aber der dünne Panzer und das lange Abdomen auf natante Lebensweise deuten und die Gattung deutlich von den reptanten Tricheliden unterscheiden und auch das Fehlen der Diärese einen prinzipiellen Unterschied darstellt, muß *Uncina* als Vertreter einer selbständigen Trichelidengruppe aufgefaßt werden, die ihrem Gesamthabitus nach unter die Nectocheliden und dem Fehlen der Diärese und dem Scherentypus zufolge in die Nähe der Stenopiden zu stellen ist.

⁶⁾ Dieses Tribus wurde von BEURLEN 1928a als Familie *Paranephropsidae* ausgeschieden. Diese Bezeichnung ist nach BALSS (Zool. Ber., Bd. 18, Ref. 1325) mißverständlich, da im Süßwasser Neuseelands eine Gattung *Paranephrops* verbreitet ist; da mir dieses Bedenken nicht allzu schwerwiegend erscheint und die Bezeichnung *Paranephropsidea* die Stellung dieses Tribus gegenüber den *Nephrosidea* sehr klar bezeichnet, möchte ich doch an dieser Bezeichnungsweise, wenigstens für das Tribus, festhalten, während die Familie naturgemäß als *Erymidae* VAN STRAELEN zu bezeichnen ist, ein Name, der, da 1925 geprägt, sowieso die Priorität hat.

Vgl. hierzu vor allem BELL 1862, BEURLEN 1928a und 1929b, BILL 1914, OPPEL 1862, SCHLÜTER 1879 und VAN STRAELEN 1925.

⁷⁾ Vgl. vor allem BALSS 1925a und 1927b, BELL 1857 und 1862, BEURLEN 1928a, ORTMANN 1901, PELENEER 1886, SCHLÜTER 1879 und VAN STRAELEN 1928a.

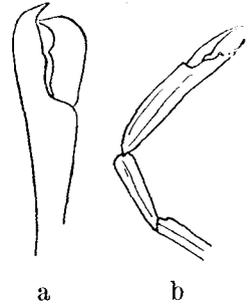


Fig. 34. Scheren. a von *Uncina*; b von *Stenopus*.

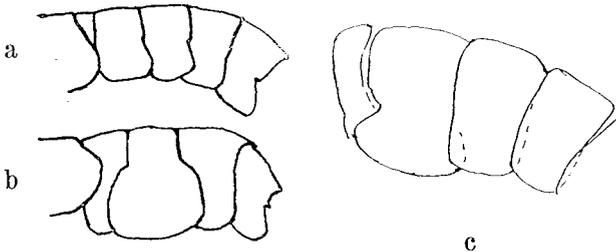


Fig. 35. Die vier vorderen Abdominalsegmente. a von *Penacus* (*Penaeidea*), rezent; b von *Hippolyte* (*Eucyphidea*), rezent; c von *Uncina*, Lias.

⁸⁾ Die Gattung *Magila* wurde (BEURLEN 1928a) mit den jurassischen Callianassen vereinigt und zu den Thalassiniden gestellt, wobei eine gewisse Ähnlichkeit in der Ausbildung der Scheren maßgebend war und die relativ schwache Panzerung des Karapax. Diesen Merkmalen gegenüber zeigt aber doch die Ausbildung des Abdomens, vor allem der Abdominalpleuren, die sehr groß entwickelt und von ungefähr viereckiger Gestalt sind, so weitgehende Übereinstimmung mit den primitiveren mesozoischen Nephropsiden, daß eine Zureihung zu dieser Gruppe richtiger erscheint. Auch die Scheren unterscheiden sich recht deutlich von denen der jurassischen Thalassiniden. Die Anzahl der Scherenfußpaare bei *Magila* ist ja leider immer noch unbekannt, so daß

— da auch andere wichtige systematische Merkmale fehlen — eine ganz eindeutige und zweifelsfreie Einreihung der Gattung kaum möglich ist. Immerhin sprechen für die Richtigkeit der hier angenommenen Stellung auch Tatsachen aus der Entwicklung der Thalassiniden selber: so geht aus den Befunden bei dem jurassischen *Protaxius* hervor, daß das Abdomen — mit Ausnahme der Pleuren — auch im Jura schon durchaus den Habitus der rezenten Formen zeigt.

⁹⁾ *Hoploparia* MC COY ist eine ausgesprochene Sammelgattung, die sehr heterogene Elemente enthält, die aber wohl ausnahmslos den Nephropsiden angehören. Eine gründliche Revision des ganzen, vielfach ungenügend beschriebenen Materials wäre sehr erwünscht. Schon nach der Literatur lassen sich unterscheiden:

- a) Eine Gruppe der *Hopl. gammaroides* MC COY. Der Habitus im Cephalothorax und der Schere durchaus *Homarus*-ähnlich, von *Homarus* aber durch das ungezähnte Rostrum, eine stärkere Nackenfurche und die recht kräftige Hepatikalfurche unterschieden. Außer *H. gammaroides* gehören hierher *H. Klebsii* NOETL., *groenlandica* RAVN, *Corneti* VAN STRAEL. u. a. meist altpaläogene Formen.
- b) Eine Gruppe der *Hopl. longimana* SOW. Der Habitus im Cephalothorax und den Scheren ist *Nephrops*-ähnlich. Unterschiede gegenüber *Nephrops* selber liegen in geringen Verschiedenheiten der Gliederung und einem ungezähnten Rostrum. Im einzelnen ist diese Gruppe sehr vielgestaltig und würde sich vermutlich noch weiter gliedern lassen. Man vergleiche nur folgende herausgegriffene Formen: *Hopl. sulcirostris* BELL, *longimana* SOW., *Saxbyi* MC COY, *nephropiformis* SCHLÜT. u. a.

Bemerkenswert ist für die Entwicklung in dieser ganzen Gruppe, daß der *Nephrops*-Typus seine Hauptverbreitung in der unteren und oberen Kreide besitzt, während der *Homarus*-Typ zahlreicher und charakteristischer erst im Tertiär auftritt. Der erstere, dessen verhältnismäßig schmaler Cephalothorax mit Längskanten und Tuberkelreihen verziert ist, dessen Scheren kleiner, schmaler und länger sind, ist somit primitiver als der mehr depressiforme, glattere *Homarus*-Typ mit seinen großen und dicken Scheren. Bemerkenswert ist ferner, daß bei den Formen der unteren Kreide ausnahmslos, bei denen der oberen Kreide noch vielfach die Abdominalpleuren breit gerundet rechteckig sind, während sie bei den tertiären und rezenten Formen meist schmal dreieckig geworden sind; auch dies eine charakteristische Umbildung in der Entwicklung der Familie.

¹⁰⁾ Verfasser hatte früher die Tricheliden und die Anomocariden nach dem durchweg recht kräftig entwickelten Rostrum zusammengefaßt (*Rostralia*), eine Bezeichnungswiese, gegen die BALSS glaubte einwenden zu können, daß sie wenig glücklich sei, da das Rostrum ein sehr unwesentliches Merkmal darstelle. Da nun tatsächlich sowohl innerhalb der früher als *Rostralia* zusammengefaßten Gruppen vielfach auch das Rostrum eine Rückbildung erfährt und andererseits innerhalb der *Arostralia* Formen mit Rostrum auftreten, und da ich weiterhin glaube zeigen zu können, daß die *Rostralia* selber wieder in zwei vollkommen selbständige Gruppen zerfallen, deren Ähnlichkeiten nur durch Konvergenzen bedingt sind, so habe ich die Ausdrücke *Rostralia* und *Arostralia* fallen lassen.

¹¹⁾ Vgl. hierzu vor allem: BALSS 1923, 1925 b und 1927 b, OPPEL 1862, ORTMANN 1901, SCHLÜTER 1864 und 1868, VAN STRAELLEN 1925.

¹²⁾ Vgl. vor allem: BALSS 1927 b, BEURLEN 1928 a, CARTER 1898, MILNE EDWARDS 1860, LÖRENTHEY-BEURLEN 1929, MOERICKE 1898, ORTMANN 1901, VAN STRAELLEN 1925, WOODWARD 1876.

¹³⁾ (Genotyp der neuen Gattung *Protaxius* ist *Protaxius isochelus* WOODWARD. Cephalothorax und Antennen unbekannt. Erstes Pereiopodenpaar mit großen unsymmetrischen, zweites Paar mit kleinen symmetrischen Scheren. Abdominalpleuren gut entwickelt. Diäresis anscheinend fehlend.

Protaxius isochelus wurde, wie sämtliche fossilen Thalassiniden als *Callianassa* beschrieben, eine Bestimmung, die infolge der wohl entwickelten Pleuren von vornherein auszuschalten ist. Dieses Merkmal läßt vielmehr nur die Familien Axiiden und Laomeidiiden in Betracht kommen. Die Laomeidiiden sind infolge der unsymmetrischen Scheren am ersten und der wohl entwickelten kleinen Scheren am zweiten Pereiopodenpaar auszuschneiden. Fehlen der Diäresis und Gestalt der Scheren erinnert andererseits sehr stark

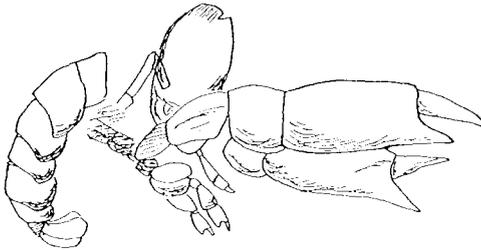


Fig. 36.

Protaxius isochelus WOODW., Genotyp von *Protaxius*,
Kimmeridge (n. WOODWARD).

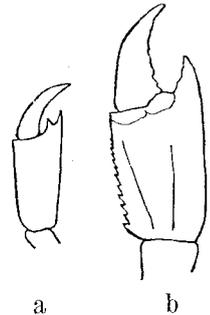


Fig. 37.

Schere: a von *Etallonia*, ob.
Mahn; b von *Thalassinina*, rezent.

an *Axius*. Wenn sonach — schon infolge des großen Altersunterschiedes — eine Vereinigung mit *Axius* selber auch nicht zweckmäßig erscheint, so gehört die Gattung doch zweifellos den Axiiden an.

Die isolierten, aus dem Jura beschriebenen *Callianassa*-Scheren zeigen so große Ähnlichkeit mit *Protaxius*, daß bei der Übereinstimmung im Alter Zureihung zu *Protaxius* richtiger erscheint als zu *Callianassa*.

¹⁴⁾ *Etallonia* wurde durch VAN STRALEN zu den Palinuriden gestellt; die subchelate Schere und der wenig feste Karapaxpanzer schließen m. E. diese Annahme aus. Leider ist die Gattung nicht allzu gut bekannt. Immerhin scheint mir die Ausbildung des Panzers und der Pereiopoden auf *Thalassinidea* hinzudeuten. Die subchelate Schere selber erinnert an *Thalassinidae* oder *Callianassidae*; auf der anderen Seite deuten die gut entwickelten Pleuren auf Axiiden. Ob eine Linea vorhanden ist oder fehlt, ist leider nicht festzustellen. Doch ist es kaum wahrscheinlich. Die Gattung nimmt so eine Zwischenstellung ein, steht aber nach Ausweis des Abdomens auf dem Entwicklungsstadium der Axiiden, denen sie damit zuzuordnen ist.

¹⁵⁾ *Gebia clypeata* CART.*) besitzt nach der Abbildung und Beschreibung CARTERS gut entwickelte Abdominalpleuren. Die Gattungsbestimmung *Gebia* (d. h. *Upogebia*) stimmt daher nicht. Linea scheint zu fehlen. Schere *Protaxius*-ähnlich. — Der Cephalothorax von *Gebia dura* MOER. besitzt tatsächlich Ähnlichkeiten mit der rezenten *Upogebia*. Doch scheint mir nach der Abbildung das Vorhandensein einer Linea

*) Gehört nach WOODS zu *Mecochirus*.

sehr zweifelhaft. Auch sonst bestehen Unterschiede, die eine Annäherung an Axiiden bedingen. Scheren und Abdomen unbekannt.

¹⁶⁾ *Protocallianassa* n. gen. Genotyp *Pr. Archiaci* M. EDW. aus dem Turon. Rostrum unbekannt, *Linea thalassinica* vorhanden. Pleuren der beiden ersten Abdominalsegmente reduziert, an den folgenden Segmenten gut entwickelt. Diäresis fehlt. Erstes Scherenpaar groß und unsymmetrisch.

Das Vorhandensein der *Linea* bei *Protocallianassa* schließt deren Zureihung zu den Axiiden aus, ebenso die unsymmetrischen Scheren die Laomediiden und die gut entwickelten Scheren die Thalassiniden. Alle diese Merkmale deuten auf die Callianassiden, denen auch der Gesamthabitus am meisten entspricht. Die Gattung wäre also dieser Familie zuzureihen. Die gut entwickelten Abdominalpleuren verleihen ihr jedoch innerhalb dieser Familie eine selbständige und primitive Stellung: *Protocallianassa* ist in dieser Hinsicht eine Zwischenstufe zwischen Axiiden und eigentlichen Callianassiden. —

Call. antiqua OTTO aus dem Turon gehört ebenfalls zu *Protocallianassa*; außerdem vermutlich noch ein Teil der isolierten „*Callianassa*“-Scheren aus der Kreide, die teils sehr stark an *Protocallianassa*, teils an *Protaxius* erinnern. Daneben dürften, besonders in der oberen Kreide unter den isolierten Scheren auch schon echte *Callianassa*-Scheren vertreten sein.

¹⁷⁾ Vgl. vor allem BALSS 1912 und 1927 b, BEURLEN 1925, GLAESSNER 1929 a, P. G. KRAUSE 1891, LORENTHEY-BEURLIN 1929, ORTMANN 1901, VAN STRAELEN 1925.

¹⁸⁾ *Pustulina* QUENST. wurde durch OPPEL mit der Gattung *Eryma* vereinigt, von VAN STRAELEN zu den *Erymidae* gestellt. Diese Bestimmung wird der Eigenart der Schere nicht gerecht. Die Bestimmung als Brachyuren (BEURLEN 1928) ist mir nach erneuter Prüfung ebenfalls nicht mehr wahrscheinlich, schon da so großwüchsige Brachyurenformen, wie diese Schere voraussetzen würde, im Jura noch vollkommen fehlen. Dagegen besteht eine ganz auffallende Ähnlichkeit mit Paguridscheren. Die Gattung wurde daher nunmehr bei den Paguriden aufgeführt.

¹⁹⁾ Vgl. ASSMANN 1927, BELL 1857 und 1862, BEURLEN 1928 a, GLAESSNER 1929 a, H. V. MEYER 1847, OPPEL 1862, SCHLÜTER 1874, SCHÜTZE 1907, VAN STRAELEN 1925 und 1928 b, WÖHRMANN-KOKEN 1892, WOODWARD 1878, WÜST 1903.

²⁰⁾ Die Sonderstellung der Gattung *Pemphix* ist schon von E. WÜST laut persönlicher Mitteilung erkannt worden; der gleichen Ansicht gab der Verfasser 1928 a Ausdruck. Durch beide Autoren wurde *Pemphix* zu den Scyllariden gestellt. Nachdem jedoch durch die sorgfältigen Untersuchungen ASSMANNS eine gut ausgebildete Antennenschuppe und normal entwickelte Antennen nachgewiesen worden sind, ist eine Zureihung zu den Scyllariden nicht mehr möglich. Ganz abwegig ist es jedoch, die Gattung auf Grund eben der Antennenschuppen zu den Nephropsiden zu stellen, wie das ASSMANN macht, zudem, da die Antennenschuppe, worauf auch ASSMANN hinweist, ganz anders ausgebildet ist als bei den Nephropsiden und abgesehen davon so ziemlich in allen Merkmalen grundsätzliche Unterschiede gegenüber den Nephropsiden bestehen. So sei nur an den depressiformen, stark gegliederten Karapax, an die Ausbildung des Rostrums, an die sehr primitiven Pereiopoden, die nur in einfache Klauen endigen und höchstens z. T. schwach subchelat sind, an die Ausbildung des Schwanzes und des dritten Maxillipeden erinnert. Nach all diesen Merkmalen kann *Pemphix* nur in die Unterordnung der *Palinura* gehören. Daß innerhalb der *Palinura* gewisse Beziehungen zu den Glypheiden bestehen, ist schon frühzeitig erkannt worden und auch WÜST hat 1903 einer solchen

Ansicht Ausdruck gegeben. Immerhin besteht nach den eben erwähnten Merkmalen auch nicht die Möglichkeit, *Pemphix* zu den Glypheiden i. e. S. zu stellen. VAN STRAELEN hat dementsprechend eine besondere Familie *Pemphicidae* geschaffen, die er aber in dem Tribus *Glypheidea* beläßt (1928b). Es scheint mir bei den vorhandenen Unterschieden notwendig, die Sonderstellung von *Pemphix* noch stärker zu betonen; ich habe daher

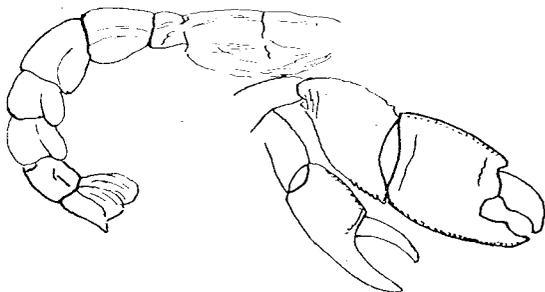


Fig. 38. *Protocallianassa Archiaci*, obere Kreide. Genotyp von *Protocallianassa* (n. MILNE EDWARDS).

Pemphix in ein besonderes, den Glypheiden gleichwertiges Tribus gestellt, finde es aber zweckmäßig, beide Tribus in einer Abteilung *Glypheidea* zu vereinigen. (GLAESSNER möchte laut persönlicher Mitteilung die Pemphiciden sogar als selbständige Abteilung neben der Abteilung der Glypheiden aufgefaßt wissen).

²¹⁾ Auch *Litogaster* wird durch ASSMANN zu den Nephropsiden gestellt, obwohl hierfür wirklich kein einziger Grund angegeben werden kann als höchstens die Antennenschuppe, die aber sämtlichen primitiveren Dekapoden zukommt. Die engen Beziehungen zwischen *Litogaster* und den jurassischen Glypheen sind eindeutig. Bemerkenswert sind die Beobachtungen von GLAESSNER 1929 über die Häutung bei *Litogaster*.

²²⁾ *Aspidogaster* ist nach der Ausbildung des Cephalothorax zweifellos aufs engste mit *Litogaster* verwandt. Bei ASSMANN sind beide Gattungen etwas voneinander entfernt, da *Aspidogaster* am ersten Gehfuß „Scheren“ besitzt. Die von KÖNIG abgebildeten Pereiopoden — auch ASSMANN lagen nur diese Abbildungen vor — sind aber nur als subchelate zu bezeichnen und besitzen eine eigentliche Schere nicht. Eine ähnlich subchelate Umbildung des ersten Pereiopodenpaares tritt bei Glypheiden vielfach auf, z. B. *Gl. tantalus*, dann innerhalb der Gattung *Glypheopsis*, der Gattung *Glypheea* usw., ohne irgendwelche besondere Bedeutung zu besitzen. Wenn also die Trennung zwischen *Aspidogaster* und *Litogaster* überhaupt aufrecht erhalten bleibt, so müssen beide Gattungen zum mindesten in nächste Nähe zueinander gestellt werden.

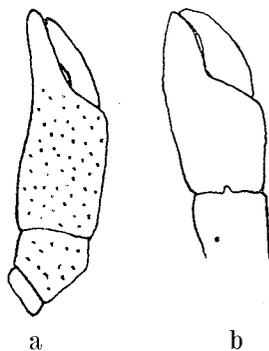


Fig. 39. Schere: a von *Pustalina* QUENST., ob. Malm; b von *Eupagurus* (rezent).

23) *Squamosoglyphea* n. subg.: Subgenotyp *Squamosogl. Udressieri* H. v. M.

24) Die Gattung *Pseudoglyphea* enthielt heterogene Formen. BEURLEN 1928a unterschied innerhalb der Gattung zwei Gruppen, eine Gruppe der *Ps. grandis* und eine der *Ps. amalthea*. Hier wird nun die Gattung *Pseudoglyphea* auf die Gruppe der *Ps. grandis* beschränkt. Genotyp der Gattung *Ps. Etallonii* OPPEL, eine Art, die durch VAN STRAELEN sehr eingehend bekannt geworden ist. — Diagnose von *Pseudoglyphea*:

„Karapax zylindrisch, stets kräftig gepanzert und skulptiert. Gekörnelte Cristae vor der Nackenfurche vorhanden, aber unregelmäßig. Beide Rückenfurchen deutlich. Antennenschuppe vorhanden. Uropoden mit Diäresis.“

Pseudoglyphea in dem so eingeschränkten Umfang ist sehr klar und eindeutig umschrieben. Die Gattung steht *Glyphea* sehr nahe und unterscheidet sich nur durch Einzelheiten der Oberflächengliederung.

25) Die von H. V. MEYER 1847 für *Eum. socialis* aufgestellte Gattung *Eumorphia* wurde in der Folgezeit mit *Mecochirus* verbunden. BEURLEN 1928a stellte *Eum. socialis* zu *Pseudoglyphea* in die Gruppe der *Ps. amalthea*. Mit den in dieser Gruppe vereinigten Formen besteht sehr weitgehende Ähnlichkeit. Nachdem *Pseudoglyphea* nunmehr auf die Gruppe der *Ps. grandis* eingeschränkt wurde, ist für die Gruppe der *Ps. amalthea* eine neue Gattung auszuschneiden. Vereinigung mit *Mecochirus* — *Eum. socialis* wurde ja bisher meist zu *Mecochirus* gestellt — kommt nicht in Betracht, da *Mecochirus* ja eine Diäresis und eine viel schwächere Oberflächengliederung besitzt. Auch *Pseudoglyphea* s. str. ist auszuschneiden, da dort ja eine Antennenschuppe und eine Diäresis vorhanden ist. So ist der alte H. V. MEYERsche Gattungsname wieder einzuführen.

Diagnose der Gattung *Eumorphia* H. V. MEYER:

„Karapax zylindrisch oder lateral zusammengedrückt. Panzer nur wenig kräftig, schwach gegliedert. Rückenfurchen undeutlich. Antennenschuppe fehlt, ebenso Diäresis.“ — Genotyp: *Eumorphia socialis* H. V. M.

Nach diesen Merkmalen gehört *Eumorphia* zu den Mecochiriden, während *Pseudoglyphea* ein Glypheide ist.

26) *Selenisca* ist noch sehr ungenügend bekannt. OPPEL und VAN STRAELEN haben die Gattung mit *Glyphea* vereinigt, eine Vereinigung, die freilich nur aufrechtzuhalten ist, wenn *Glyphea* als Sammelgattung im früheren Sinn aufgefaßt wird. Hinsichtlich der Stellung von *Selenisca* deutet die unregelmäßige Ausbildung der Cristae vor der Nackenfurche und das Fehlen (?) der Deckschuppe auf Mecochiriden (während freilich auch Zureihung zu den Glypheiden vertreten werden könnte).

27) Vgl. hierzu vor allem: BALSS 1924, 1925a und 1927b, BEURLEN 1928a, GLAESSNER 1929b, V. KNEBEL 1907, ORTMANN 1901, VAN STRAELEN 1925.

28) *Cyclocaris* n. gen., Genotyp *Cyclocaris propinquus* SCHLOTH.

Diagnose: „Karapax sehr breit, annähernd kreisförmig. Rostralrand breit, konkav. Augen seitlich davon, sehr kurz gestielt, in schwachen Einkerbungen des Karapaxrandes eingesenkt. Vorderseitenrand schwach gelappt.“

Cyclocaris wurde bisher im allgemeinen mit *Eryon* s. str. (Genotyp *Eryon arctiformis* SCHLOTH.) vereinigt, mit welcher Gattung der breite, annähernd kreisförmige Karapax gemeinsam ist. Doch ist die Art, wie die Augen am Karapax ansetzen, so verschieden, daß eine generische Trennung notwendig ist. — VAN STRAELEN hat die hierher gehörigen Formen größtenteils mit *Coleia* vereinigt, was nicht allein durch die Karapaxform ausgeschlossen wird, sondern vor allem durch die Tatsache, daß *Cyclocaris* keine Diäresis besitzt. Außer *Cycloc. propinquus* SCHLOTH. gehören in diese Gattung *C. orbi-*

culatus MÜNST., *C. armatus* V. KNEB., *C. elongatus* MÜNST., *C. spinimanus* GERM., *C. giganteus* VAN STRAEL.

²⁹⁾ Vgl. vor allem: BALSS 1927b, BELL 1857, BEURLEN 1928a, ORTMANN 1901, OPPEL 1862, RATHBUN 1926a, SCHLÜTER 1862, 1865 und 1879, VAN STRAELEN 1925, WOODWARD 1868 und 1900.

³⁰⁾ Die Gattung *Cancrinus* MÜNSTER gehört sicher den *Scyllaridea* an. Nach der Ausbildung der Antennen kann sie aber weder zu den *Palinuridae* noch zu den *Scyllaridae* gestellt werden. In dieser Hinsicht ist sie vielmehr eine ausgesprochene Zwischenform zwischen beiden Familien. Es dürfte sich daher empfehlen, für diese Gattung eine dritte selbständige Familie auszuscheiden.

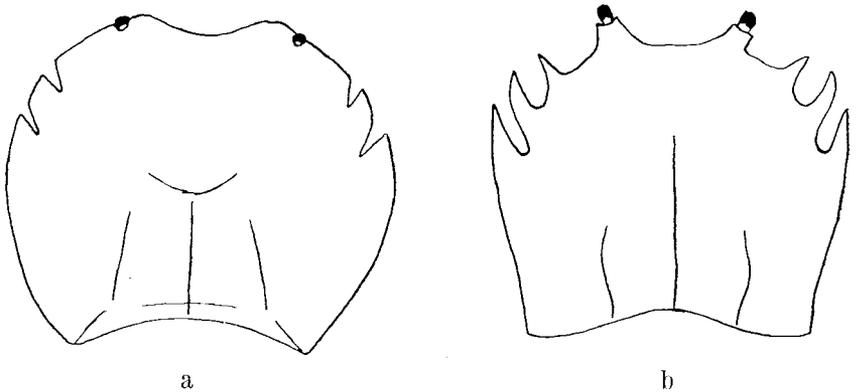


Fig. 40. Karapaxumriß: a von *Cyclocaris propinquus* SCHLOTH., ob. Malm, Genotyp von *Cyclocaris*; b von *Eryon arctiformis* SCHLOTH., ob. Malm, Genotyp von *Eryon*.

³¹⁾ Vgl. vor allem: BALSS 1913 und 1927b, DOFLEIN und BALSS 1913, LÖRENTHEY-BEURLEN 1929, MOBRICKE 1897, ORTMANN 1901, SEGERBERG 1900, VAN STRAELEN 1925.

³²⁾ *Protomunida* n. gen., Genotyp *Pr. munidoides* SEGERB. Verbreitung im Dan und im Paläozän (*Pr. primaeva* SEGERB. und *Pr. spitzbergica* GRIPP). *Protomunida* ist charakterisiert durch ein glattes ungezähntes, dreieckiges Rostrum, an dessen Basis jederseits kurze Spitzen stehen. Karapaxform und Verzierung wie bei *Galathea*. — *Protomunida* nimmt somit eine ausgesprochene Zwischenstellung zwischen *Galathea* und *Munida* ein.

³³⁾ Vgl. BALSS 1927b, ORTMANN 1901, RATHBUN 1926.

³⁴⁾ Vgl. vor allem: BALSS 1927b, BEURLEN 1925, 1928b und 1929a, DOFLEIN 1906, ORTMANN 1901, SEGERBERG 1900, VAN STRAELEN 1925 und 1928c.

³⁵⁾ Hierher ist unter Vorbehalt auch noch die Gattung *Cyclothyreus* REMEŠ gestellt worden. Verfasser hat diese Gattung (LÖRENTHEY-BEURLEN 1929) als fraglich zu den Xanthiden gestellt. Eine Annäherung dieser Gattung an Xanthiden läßt sich tatsächlich beobachten. Doch dürfte eine unmittelbare Zureihung zu weit gehen; denn neben xanthidenähnlichen Merkmalen ist *Cyclothyreus* doch noch recht primitiv. Eine Zureihung zu den Dromiiden (VAN STRAELEN) scheint jedoch kaum möglich. Ehe eine sichere Einreihung durchgeführt werden kann, muß vollständigeres Material vorliegen. Sicher steht *Cyclothyreus* der Wurzel der Xanthiden nicht fern.

³⁶⁾ Vgl. vor allem: BALSS 1927b, BITTNER 1875, 1883 und 1893, DOFLEIN 1906, GLAESSNER 1928, LÖRENTHEY-BEURLLEN 1929, ORTMANN 1901, RATHBUN 1926.

³⁷⁾ Das System der Maiiden ist hier noch nach der Zusammenfassung BALSS 1927b aufgeführt. Die Einreihung der fossilen Formen ist durchweg nur provisorisch. Es wäre wünschenswert, daß das gesamte fossile Maiiden-Material einheitlich nach den Gesichtspunkten durchgearbeitet würde, die BALSS in seiner eben erschienenen Revision 1929b angewandt hat.

³⁸⁾ Ob *Pisomaia* in der gleichen Art wie *Micromaia* einen freien Antennenstiel besessen hat, ist nach dem einzigen bis jetzt vorliegenden Stück nicht zu entscheiden. Das eoazäne Alter macht jedoch ein ähnlich primitives Verhalten wahrscheinlich, so daß die Gattung vorläufig hier eingereiht sei. Die Ausbildung der Orbita deutet auf die ebenfalls primitiven Inachinen, *Micromaia* hat ja eine ähnlich unvollständige Orbita.

³⁹⁾ *Periacanthus* wurde (LÖRENTHEY-BEURLLEN 1929) in einer besonderen Familie *Periacanthidae* den *Maiidae* gegenüber gestellt. Eine solche Sonderstellung dürfte jedoch nach vorläufiger Kenntnis die rein habituellen Unterschiede zu sehr betonen. Die unvollständig entwickelte Orbita schließt jedenfalls die *Parthenopiden*, an die BITTNER dachte, vollkommen aus. In diesem Merkmal besteht Übereinstimmung mit den *Acanthonychinien*. Doch ist nach dem eoazänen Alter nicht ausgeschlossen, daß der Antennenstiel — Micromaiiden-ähnlich — noch frei war. In diesem Fall würde sich die bemerkenswerte Tatsache ergeben, daß die verschiedenen Unterfamilien schon im Eozän bestanden, aber hier durchweg auf dem *Micromaia*-Stadium standen. Das noch sehr lückenhafte Material läßt eine Entscheidung nicht zu. Die hier in Anlehnung an die zoologische Klassifikation gegebene Einteilung der Maiiden ist demnach als eine provisorische zu betrachten, ebenso die Ausscheidung der Micromaiiden, die aber bei dem augenblicklichen Stand der Kenntnisse zweckmäßig ist.

⁴⁰⁾ Vgl. vor allem: BALSS 1927b, BELL 1862, DOFLEIN 1906, GLAESSNER 1925, LÖRENTHEY-BEURLLEN 1929, ORTMANN 1901, RATHBUN 1926, WOODWARD 1867.

⁴¹⁾ Die Zugehörigkeit von *Archaeopus* zu den *Ocypodoida* ist zweifelsfrei. Doch kann die Gattung nach der kräftigen Ausbildung der Antennulen, die in keine Antennulargruben eingefaltet sind, nur zu den Retroplumiden gehören, nicht zu den Ocypodiden, wie RATHBUN wollte.

⁴²⁾ Vgl. hierzu vor allem: BALSS 1927b, BITTNER 1875 und 1884, GLAESSNER 1928, LÖRENTHEY-BEURLLEN 1929, MILNE EDWARDS 1860, 1862—1865.

⁴³⁾ *Lobocarcinus* wurde (LÖRENTHEY-BEURLLEN 1929) vom Verfasser zu den Xanthiden gerechnet. Die Ausbildung des Rostrums allein, die dafür maßgebend war, dürfte hierfür kaum genügen, zudem da der gesamte Habitus sich eng an die Cancriden anschließt. Eine unmittelbare Zureihung zu den Cancriden ist jedoch nicht möglich, wie die hier gegebene kurze Diagnose zeigt.

⁴⁴⁾ Vgl. vor allem hierzu: BALSS 1927, BELL 1857 und 1862, BEURLLEN 1929, BITTNER 1875 und 1883, JOH. BÖHM, DOFLEIN 1906, GLAESSNER 1928, LÖRENTHEY-BEURLLEN 1929, MILNE EDWARDS 1862—1865, LÖRENTHEY 1898b, ORTMANN 1901, RATHBUN 1926, SEGERBERG 1900, WOODWARD 1898.

⁴⁵⁾ Im Gegensatz zu den vom Verfasser (LÖRENTHEY-BEURLLEN 1929) angenommenen engen Beziehungen zwischen Cancriden und Portuniden dürfte tatsächlich, wie vor allem aus der Ausbildung von *Carcinereutes* hervorgeht, eine relativ enge Verwandtschaft zwischen Portuniden und Xanthiden bestehen, während die Cancriden isolierter stehen, vgl. unten. Die Portuniden sind daher mit unter die *Xanthimorpha* aufgenommen.

Die Tatsache aber, daß die hierher gehörigen Formen durch die Ausbildung des letzten Pereiopoden sich grundsätzlich von sämtlichen anderen Xanthimorphen unterscheiden, macht es zweckmäßig, die Portuniden als besonderes Subtribus (*Portunoidea*) den eigentlichen *Xanthoidea* gegenüberzustellen.

46) Daß die Gattung *Carcineretes* WITHERS tatsächlich zu den Portunoiden gehört — WITHERS selber hielt Zugehörigkeit zu den Cymopoliiden für nicht unwahrscheinlich — geht m. E. aus der Ausbildung des hinteren Pereiopodenpaares eindeutig hervor und auch BALSS und GLAESSNER haben *Carcineretes* in der gleichen Weise eingereiht. Auf der andern Seite aber scheint es mir nicht wohl möglich, diese Gattung in die Familie der Portuniden einzubeziehen, wie das BALSS und GLAESSNER andeuten. Dazu sind die Unterschiede in der Ausbildung der Karapaxform, der Orbitalränder, der Seitenränder zu groß. Dementsprechend ist hier eine besondere Familie *Carcineretidae* ausgeschieden, die zweifellos innerhalb der Portunoideen eine sehr primitive Stellung einnimmt, entsprechend dem hohen Alter.

47) Für *Necronectes* (= *Gatunia* RATHB.) eine selbständige Familie auszuscheiden, wie RATHBUN vorschlägt (*Gatunidae*, von GLAESSNER aus Prioritätsgründen in *Necronectidae* umgewandelt) und GLAESSNER und BALSS übernehmen, scheint dem Verfasser nicht wohl möglich; *Necronectes* paßt sich sowohl phylogenetisch, als auch morphologisch so glatt in das Gesamtbild der Portuniden, speziell der Lupinen ein, daß kein Grund einzusehen ist, diese klaren Beziehungen irgendwie zu verhüllen.

48) Unter *Daira* ist in diesem Zusammenhang auch die Eozän/Miozän-Gattung *Phymatocarcinus* einbezogen.

49) *Palaeocarpilius* unterscheidet sich von den Carpilinen durch das mächtig entwickelte zweite Stielglied der Antenne; auch dürfte der distale Teil der Antennen nicht in die Orbita eingeschlossen gewesen sein. Schwache Gaumenleisten sind vorhanden. Durch diese Merkmale, wie auch die Form des Karapax sind Beziehungen zu den Oziinen angedeutet. Daneben bestehen freilich auch Ähnlichkeiten zu *Carpilius*. — Die Gattung dürfte unmittelbar an primitive Xanthinen (*Xanthopsis*) oder Meupipinen anzuschließen sein, als Vorstufe zu den Carpilinen oder Oziinen.

50) Die Gattung *Laevicarcinus* LÖRENTHEY gehört zweifellos den Goneplaciden an; die Ähnlichkeit mit *Branchioplax* und ähnlichen Gattungen ist so auffällig, daß ein Zweifel kaum bestehen kann. (Dagegen ist *Titanocarcinus*, mit welcher Gattung *Laevicarcinus* früher vereinigt war, ein ebenso typischer Xanthide.) Das gleiche gilt für die Gattungen *Galenopsis* und *Carinocarcinus*, die GLAESSNER im Katalog zu den Xanthiden stellt. Auch hier sind die Ähnlichkeiten, so gut wie bei *Plagiolophus* und *Colpocaris*, die auch GLAESSNER hierher stellt, eindeutig.

51) Vgl. hierzu vor allem: BALSS 1927 b, BELL 1862, BITTNER 1875, 1883, 1893, JOH. BÖHM 1922, BROCCHI 1877, EBERT 1886, 1888, LÖRENTHEY 1898, LÖRENTHEY-BEURLIN 1929, RATHBUN 1926 a, VAN STRAELEN 1923 a, 1923 b, 1923 c.

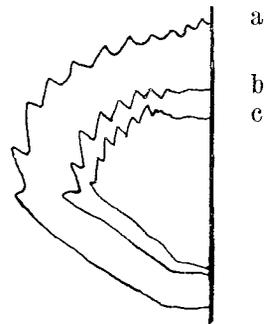


Fig. 41. Karapaxumriß von *Necronectes* (n. GLAESSNER): a *Necronectes proavitus* RATHB.; b *Necronectes Schafferi* GLAESSN.; c *Necronectes vidali* MILNE EDWARDS.

⁵²⁾ *Laeviranina* ist noch ungenügend bekannt; vor allem fehlt noch die Kenntnis des Sternums. Nach dem Karapax ist diese Gattung die primitivste Gattung der *Raninidae* und zeigt enge Beziehungen zu *Raninellopsis*; vielleicht sind beide Gattungen identisch oder gehören einige zu *Laeviranina* gestellte Formen in Wirklichkeit zu *Raninellopsis*, während die übrigen als *Laeviranina* enger zu *Hela* gehören. Eine Unterscheidung des vielfach ungenügend erhaltenen Materials nach dem Karapax allein ist oft schwierig. Auch zwischen *Laeviranina* und *Pseudorarinella*, wie auch zwischen *Raninellopsis* und *Pseudorarinella* dürften enge Beziehungen bestehen, soweit, daß auch diese Gattungen sich teilweise vielleicht überschneiden, während verhältnismäßig scharf die Grenze zwischen *Rarinella* und *Pseudorarinella* ist. Eine Revision gerade dieser Gruppe wäre sehr notwendig.

⁵³⁾ Vgl. vor allem: BALSS 1927 b, BELL 1857 und 1862, CARTER 1872, LÖRENTHEY-BEURLIN 1929, NOETTLING 1881, RATHBUN 1917 und 1926 a, RISTORI 1886, SEGERBERG 1900, VAN STRAELEN 1923 a, STOLIZCKA 1871.

⁵⁴⁾ *Necrocarcinus* BELL ist eine Sammelgattung. Der Genotyp ist *N. Woodwardi*. An diese Art schließen sich unmittelbar eigentlich nur die Formen aus dem englischen Gault und Cenoman an; und auf diese müßte die Gattung von Rechts wegen beschränkt werden. Doch sind später eine ganze Reihe von „*Necrocarcinus*“-Arten aus dem Senon und Dan beschrieben worden. Die von SEGERBERG aus dem Dan bekannt gemachten Formen schließen sich enger an *Campylostoma* als an *Necrocarcinus* an und nehmen in vieler Hinsicht, wie stratigraphisch, so auch morphologisch eine Zwischenstellung zwischen diesen beiden Gattungen ein. Für diese Formen wäre daher eine selbständige Gattung auszuscheiden. — *Necrocarcinus Hannae* RATHBUN aus dem Eozän wurde schon von RATHBUN nur unter Vorbehalt zu *Necrocarcinus* gestellt. Enge Beziehungen scheinen zu *Campylostoma* wie auch zu *Orithopsis* zu bestehen; auch diese Form dürfte der Repräsentant einer selbständigen Gattung sein. — *Necrocarcinus quadrisessus* NOETTLING von Maastricht ist unvollständig bekannt, steht aber nach dem was vorliegt, ziemlich isoliert, kann zum mindesten nicht mit *Necrocarcinus* vereinigt werden. — Eine gründliche Revision dieses ganzen Formenkreises wäre sehr erwünscht und würde sehr zur Klärung der verwandtschaftlichen Verhältnisse innerhalb der Calappiden beitragen.

⁵⁵⁾ Die Familie *Dakoticanceridae* wurde von RATHBUN zu den Dromiaceen gestellt, doch steht, wie schon BEURLIN 1928 b betont hat, *Dakoticancer* unter den Dromiaceen absolut isoliert. Auf der andern Seite bestehen so weitgehende Übereinstimmungen mit *Necrocarcinus* in jeder Hinsicht, daß Verfasser eine Zureihung mindestens zu den *Calappoida* richtiger erscheint. Ja, die Übereinstimmung geht so weit, daß man sogar an eine Vereinigung mit der Fam. *Calappidae* selber denken könnte.

B. Begründung des Systems

1. Unterordnung *Trichelida*

Schon die oben gegebene Diagnose zeigt die morphologisch so klar umschriebene Einheitlichkeit und Geschlossenheit der Unterordnung. Die konstant auftretenden drei Scherenpaare sind auf sie beschränkt; ähnlich verhalten sich die andern Merkmale, sowie die in ihren Grundzügen recht einheitliche Ontogenie (mit Ausnahme der Sergestiden). Die Zusammengehörigkeit der drei Ab-

teilungen der Tricheliden ergibt sich überdies auch recht klar aus der Entwicklung im einzelnen.

Die primitivste Gruppe wird durch die *Penaeidea* dargestellt, und zwar aus folgenden Gründen:

1. fehlt eine Brutpflege,
2. ist die Ontogenie von selten typischer Vollständigkeit,
3. ist der dritte Maxillarfuß und sämtliche Pereiopoden siebengliedrig,
4. sind die drei Scherenpaare nicht oder nicht nennenswert gegeneinander differenziert.

Dazu kommt bestätigend das hohe Alter der *Penaeidea* (Buntsandstein) und die Tatsache, daß mit großer Wahrscheinlichkeit schon im Malm die einzelnen Unterfamilien der Penaeiden getrennt sind, mit andern Worten die Entwicklung im wesentlichen abgeschlossen ist. — Den *Penaeidae* gegenüber sind die Sergestidae zweifellos eine aberrante, durch besondere Anpassung um- und rückgebildete Gruppe (Reduktion der Kiemen und der hinteren Pereiopoden, starke Kainogenese in der Ontogenie). Für die Gesamtentwicklung der Tricheliden ist diese Familie somit bedeutungslos.

Die andern Tribus (*Stenopidea*, *Uncinoidea*, *Paranephropsidea*, *Nephropsidea*) stehen in den vier erwähnten Punkten auf höherer Organisationsstufe, lassen sich somit unter diesen Gesichtspunkten ohne Schwierigkeit von den *Penaeidea* ableiten; in einem fünften Punkte sind sie jedoch primitiver als die *Penaeidea*, in der Ausbildung der Kiemen; die *Penaeidea* haben Dendrobranchien, während den übrigen Gruppen Trichobranchien zukommen, also der Kiementypus, den wir als den Grund- und Ausgangstypus der Dekapodenkieme betrachten müssen. Ein grundsätzlicher Widerspruch scheint mir hierin jedoch nicht zu liegen; auch die Penaeiden besaßen ursprünglich Trichobranchien, die aber weitergebildet wurden, während die übrige Organisation relativ stabil blieb. Im Gegensatz dazu machten die Abkömmlinge der *Penaeidea* eine weitergehende Umbildung und Neuanpassung des gesamten Organismus durch, wobei eine Weiterbildung der Kiemen über das Trichobranchienstadium hinaus unterblieb.

Im einzelnen sei kurz folgendes bemerkt: Die Stenopiden stehen auf höherer Organisationsstufe in der Differenzierung des dritten Scherenfußes und der abgekürzten Ontogenie. Primitivere Verhältnisse zeigt die sehr einfache Kiemenformel; ein weiterer Unterschied betrifft das Fehlen der Diärese in den Uropoden. In-

folge des geringen fossilen Materials ist ein Verfolgen der Entwicklung der Stenopiden ausgeschlossen. Eine Annäherung an *Penaeidea* ist somit naturgemäß nicht feststellbar. Trotzdem dürfte Herleitung von diesen zweifelsfrei sein. Das Fehlen der Diärese kann dagegen nicht ins Feld geführt werden; im Gegenteil, die in der Ontogenie stark verzögerte Entwicklung von Uropoden und Telson deutet an, daß die Ausbildung des Schwanzes durch Entwicklungshemmungen beherrscht wird, so daß eine Unterdrückung der Diäresis leicht vorstellbar ist. Ebenso wenig können die Kiemen gegen eine solche Herleitung sprechen, da ja nach dem Gesagten auch die *Penaeidea* ursprünglich die primitiveren Trichobranchien besessen haben müssen; auch hat die heute etwas differenziertere Kiemenformel der Penaeiden zweifellos das primitivere Stadium, das die Stenopiden in der Gegenwart noch repräsentieren, einmal durchgemacht.

Während also die *Penaeidea* schon frühzeitig und auf einer verhältnismäßig niedrigen Organisationsstufe stabil werden und nur in den Kiemen noch eine gewisse Umbildung erfahren, zeigen die Stenopiden eine weitergehende Umbildung (Brutpflege, Ontogenie, dritter Scherenfuß), erreichen also eine etwas höhere Organisationsstufe, dafür bleibt aber die Entwicklung der Kiemen auf einem primitiven Stadium gehemmt.

Gegenüber Stenopiden und Penaeiden*) sind die *Paranephropsidea* und *Nephropsidea* reptante Formen. Diese gleichartige Lebensweise bedingt natürlich eine Reihe gemeinsamer Merkmale, so die größere Panzerfestigkeit — im Gegensatz zu dem dünnen Panzer der natanten Penaeiden und Stenopiden — so die breit zylindrische Karapaxform — gegenüber der lateralen Zusammendrückung dort — weiter die Differenzierung und Vergrößerung des ersten Scherenpaares auf Kosten der beiden hinteren — gegenüber der gleichartigen Ausbildung sämtlicher drei Scherenpaare bei den Penaeiden und der Vergrößerung des dritten Paares bei Stenopiden. Diese übereinstimmenden Anpassungsmerkmale im Zusammenhang mit den gemeinsamen Trichelidenmerkmalen haben bisher im allgemeinen eine Vereinigung der *Erymidae* mit den *Nephropsidea* veranlaßt. Beide Abteilungen stehen aber selbständig nebeneinander, wie der Ab-

*) Eine Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen der *Uncinoidea* ist mit Sicherheit vorläufig nicht möglich. Vermutlich verhalten sie sich ebenso zu den *Penaeidea* wie die *Stenopidea* (vgl. Anm. 5, S. 366).

lauf der Entwicklung klar zeigt. Eine Gegenüberstellung der Hauptentwicklungsstufen beider Abteilungen, die durch folgende Gattungen charakterisiert sei:

I. *Clytiopsis* (Buntsandstein) — *Magila* (Oberer Malm), *Pseudastacus* (Oberer Malm, Kreide),

II. *Clytia*, *Eryma* (Jura) — *Hoploparia* (Kreide),

III. *Enoploclytia* (Kreide) — *Homarus* (Rezent),

läßt erkennen, daß in beiden Abteilungen die älteste Stufe einen dünnen und schwachen Panzer, sehr schwach differenzierte und kleine Scheren an dem ersten Scherenpaar und breite, vier-

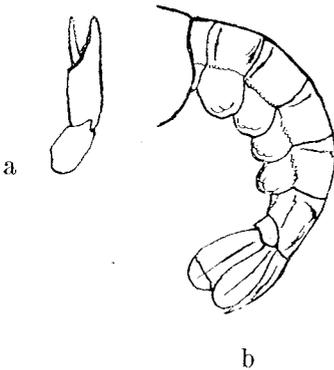


Fig. 42. Abdomen und Schere von *Clytiopsis* BILL (n. BILL), (*Paranephropsidea*), ob. Buntsandstein.

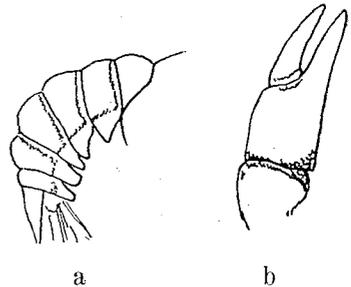


Fig. 43. Abdomen und Schere von *Eryma* (*Paranephropsidea*), ob. Malm.

eckig gerundete Abdominalpleuren besaß. Auf der zweiten Stufe ist in beiden Fällen der Panzer fest und kräftig entwickelt, das vordere Scherenpaar beginnt sich zu vergrößern und zu differenzieren, während die beiden hinteren Paare kleiner und einfacher werden, die Abdominalpleuren beginnen sich zu verschmälern und zu dreieckiger Form umzuwandeln. Auf der dritten Stufe schließlich sind die Scheren kräftig und verschiedenartig differenziert, die Abdominalpleuren sind fast durchweg schmal und dreieckig geworden; im Panzer ist die Festigkeit noch weiter gesteigert.

Die Entwicklung verläuft also bei Erymaiden und *Nephropsidea* in deutlicher Parallelität, wobei zu bemerken ist, daß diese Parallelität durch eine gleichsinnige Anpassung an reptante Lebensweise bedingt ist, während die ältesten Entwicklungsstufen noch kaum eine eigentliche Anpassung an eine solche erkennen lassen, vielmehr durch ihren dünnen Panzer und die geringe Diffe-

renziertheit der Scherenpaare an natante Formen erinnern. *Paranephropsidea* und *Nephropsidea* sind also Abkömmlinge natanter Dekapoden und haben sich erst sekundär an die reptante Lebensweise angepaßt; die Parallelität der Entwicklung und die gleich primitive natantier-ähnliche Ausbildung der Anfangsstufen in beiden Abteilungen läßt dabei erkennen, daß es sich um zwei verschiedene, unabhängig voneinander entstandene Stämme handelt. Daß als Ausgangsgruppe für beide nur die Abt. *Penaeidea* in Frage kommen kann, ist schon früher von BILL und später von BEURLEN gezeigt worden.

Eine weitere Bestätigung für die unabhängig iterative Entstehung der Erymiden und Nephropsiden ergibt das Verhalten der Abdominalpleuren. In den älteren Entwicklungsstadien sind

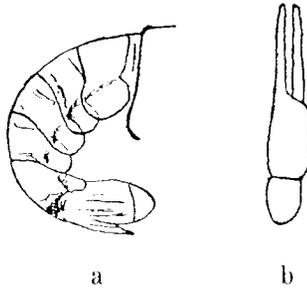


Fig. 44. Abdomen und Schere von *Pseudastacus (Nephropsidea)*, ob. Malm.

dieselben in beiden Abteilungen breit viereckig, also von gleicher Ausbildung wie bei den natanten *Penaeidea*. Diese Form der Abdominalpleuren wird mit fortschreitender Anpassung an die reptante Lebensweise in beiden Abteilungen zugunsten einer schmal dreieckigen Form aufgegeben. Diese Umbildung ist durch die Anpassung bedingt. Die reptanten Makruren schwimmen ja im allgemeinen wenig, vor allem besitzen sie nicht mehr die Fähigkeit der Natantier durch Rudern mit den Pleopoden bei gestrecktem Abdomen schwimmen zu können; wenn sie schwimmen, so geschieht dies vielmehr rückwärts, durch stoßweises Einschlagen des Abdomens, (eine Art zu Schwimmen, die übrigens auch die Natantier schon ausüben, bloß nicht als einzige und wichtigste Form des Schwimmens). Während nun die breit viereckigen Abdominalpleuren, die bei gestrecktem Abdomen mit ihrem Rand aneinanderstoßen, dem Abdomen einen gewissen Halt verleihen, müssen sie beim

Einklappen des Abdomens mit ihren Rändern übereinander geschoben werden, wirken also auf die Bewegung unter Umständen hemmend ein. Dies zeigt deutlich, daß die bei Erymiden und Nephropsiden einsetzende Verschmälerung der Abdominalpleuren im Dienste der Neuanpassung an die reptante Lebensweise steht, während die viereckigen Pleuren der älteren Formen noch auf die natanten Stammformen zurückweisen — und zwar unabhängig voneinander in beiden Abteilungen.

Schließlich wäre hier noch eine weitere Überlegung anzuführen, das ist die Art der Atmung bei Erymiden und Nephropsiden. Wie an anderer Stelle (BEURLEN, 1929) gezeigt wurde, war bei

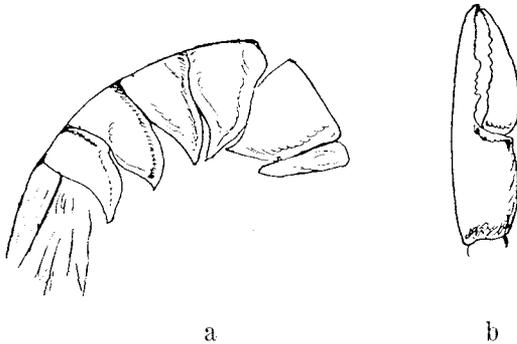


Fig. 45. Abdomen und Schere von *Hoploparia* (*Nephropsidea*), Tertiär.

den Erymiden der *Musc. dorsoventralis posterior*, der bei den Astacuren nur als rudimentäres Sehnenband noch vorhanden ist, noch als funktionierender Muskel ausgebildet. Dieser dem Schalen-schließmuskel der Phyllocariden homologe Muskel stand bei den Erymiden mit größter Wahrscheinlichkeit im Dienste der Atmung, indem die Pleuren des Karapax zusammengezogen werden konnten, wodurch die unter den Pleuren befindliche Kiemenhöhle erweitert bzw. verengert wurde. Die Art der Atmung bei den Nephropsiden ist ganz anders und nicht unmittelbar von den Verhältnissen bei den Erymiden abzuleiten; das Atemwasser wird durch kleine Öffnungen vor den Koxen der Pereiopoden in die Kiemenhöhle eingelassen; eventuelle Bewegungen zur Erweiterung bzw. Verengung der Kiemenhöhle werden durch Heben und Senken des Karapax am hinteren Teile ausgeführt, da ja eine Zusammenziehung der Pleuren infolge des rudimentären *Musc. dorsoventr. post.* nicht mehr in Frage kommt. Ein Rudimentärwerden dieses bei den

Erymaiden funktionierenden Muskels und dadurch eine Umstellung der Atmungsbewegungen zu dem Typus der Nephropsiden erscheint ausgeschlossen, da nach allen Erfahrungen nur funktionslose Organe rudimentär werden. Die Nephropsiden müssen also von Formen abstammen, bei denen der in Frage stehende Muskel schon rudimentär war, d. h. die Erymaiden können nicht die unmittelbaren Vorfahren der Astacuren sein.

Daraus ergibt sich:

1. Die Tricheliden treten nachweislich spätestens in der Untertrias auf; ihre primitivsten ältesten Vertreter waren natant und von penaeidenähnlichem Habitus („*Penaeus*“ *atavus* BILL).

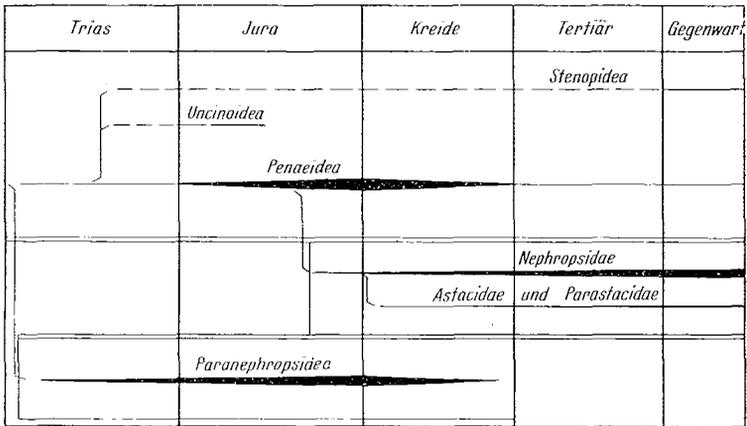


Fig. 46. Entwicklungsschema der *Trichelida*.

2. Diese penaeidenähnlichen Ausgangsformen müssen Trichobranchien und einen noch funktionierenden *Musc. dorsoventralis posterior* (Schalenschließmuskel) besessen haben.

3. Auf diesem Stadium spalten die Stenopiden und Uncinoiden ab, durch ihre besondere Anpassung unter Erhaltung der Trichobranchien.

4. Ebenso entwickeln sich auf diesem Stadium zu reptanter Lebensweise die *Paranephropsidea*, wobei der noch wohl entwickelte Schalenschließmuskel in den Dienst der Atmung gestellt wird.

5. Die Penaeiden selber bleiben verhältnismäßig formkonstant. Da bei ihnen — wie bei natanten Dekapoden überhaupt — die Kiemenhöhle in freier Verbindung mit dem umgebenden Wasser steht und der Panzer einheitlich ist, wird der Schalenschließmuskel rudimentär, da ihm eine bestimmte Funktion abgeht (das gleiche gilt für die Stenopiden).

6. Auf diesem Stadium spalten die Nephropsiden ab, deren Entwicklung infolge der gleichartigen Anpassung iterativ sich zu der der Erymaiden verhält.

7. Die Erymaiden treten in der Untertrias auf, die Uncinoiden sind auf den Lias beschränkt; die *Nephropsidea* erscheinen erst im oberen Malm. Die Stenopiden sind fossil unbekannt.

2. Unterordnung *Anomocarida*

Nicht ganz so klar wie bei den Tricheliden liegen die Verhältnisse in der vielgestaltigen Unterordnung der *Anomocarida*. Immerhin ergibt auch hier das fossile und lebende Material ein befriedigendes Bild.

Die formenreichste Abteilung der Nectocariden (Trib. *Eucyphidea*) enthält nur Natantier. Es werden sieben Subtribus unterschieden, von denen die drei durch einen Exopoditen im erwachsenen Zustand charakterisierten Subtribus nach allgemeiner Ansicht als die primitiveren gelten, gegenüber den vier übrigen, bei denen das erwachsene Tier keine Exopoditen mehr besitzt. Eine eindeutige Festlegung der verwandtschaftlichen Verhältnisse auf Grund des fossilen Materials ist zurzeit nicht möglich, da das vorliegende Material sehr klein ist. Zunächst sei festgestellt, daß die Eucyphiden erstmals im Obermalm auftreten, also zweifellos jünger sind als die Penaeiden. Und zwar geht das nicht allein aus dem späteren Auftreten den Penaeiden gegenüber hervor — die geologische Überlieferung könnte ja infolge Unvollständigkeit ein schiefes Bild ergeben —, sondern das ergibt sich ganz eindeutig aus den zahlenmäßigen Verhältnissen des Auftretens: die Penaeiden sind im Jura durch neun z. T. artenreiche Gattungen vertreten — Gattungen, die, da am fossilen Material nur der Karapax zur Unterscheidung zur Verfügung steht, zweifellos wesentlich weiter gefaßt sind als die lebenden —; demgegenüber kennen wir aus dem Jura nur drei sichere und eine unsichere Eucyphidengattung, die je nur mit wenigen Arten vertreten sind. Die Eucyphiden spielen also in der Natantierfauna des Jura im Gegensatz zu den Penaeiden eine ganz untergeordnete Rolle, genau umgekehrt wie in der Gegenwart, wo zwei Penaeidenfamilien 21 Eucyphidenfamilien gegenüberstehen. Die Eucyphiden hatten demnach ihre Hauptentfaltung erst vom Jura ab, bei den Penaeiden war sie im Jura schon abgeschlossen.

Hinsichtlich der Beziehungen innerhalb der Eucyphiden ist von Bedeutung, daß das Subtribus der *Palaemonoidea* das einzige ist, das bis in den Oberjura zurückreicht: zwei der Oberjura-Gattungen gehören ihm an. Die dritte Gattung besitzt Exopoditen, gehört aber keinem der lebenden Subtribus mit Exopoditen an, sondern steht ganz isoliert. Dieses hohe Alter läßt die Palaemonoiden innerhalb der Eucyphiden als sehr ursprünglich erscheinen, sowohl gegenüber Crangonoiden und Pandaloiden, wie auch gegenüber den Exopoditen besitzenden Pasiphaeoiden usw., die ja noch vollkommen fehlen. In gleicher Richtung deutet auch die Ontogenie: dieselbe ist bei den Palaemonoiden von ganz besonderer Vollständigkeit, wogegen sie in den übrigen Subtribus abgekürzt und z. T. auch modifiziert erscheint. Es wären demnach nicht allein die exopoditenlosen, sondern auch die exopoditentragenden Subtribus von den Palaemonoiden abzuleiten. Hinsichtlich der ersteren Gruppe bestehen keine Schwierigkeiten einer derartigen Ableitung; anders in der zweiten Gruppe: grade der Besitz von Exopoditen bei den erwachsenen Formen, d. h. gewissermaßen ein Verharren auf dem Mysisstadium gibt ihnen einen primitiven Anschein — „Übergangsformen zu den Schizopoden“. Auch das Auftreten der Exopoditen besitzenden Udorelliden gleichzeitig mit den Palaemonoiden im Oberjura könnte in dieser Richtung ausgedeutet werden. Dem widersprechen folgende Tatsachen:

a) Das Alter der Eucyphiden, da sie erst im Oberjura auftreten, also in einer Zeit, in der der Dekapodenstamm schon hoch entwickelt ist in einer ganzen Reihe verschiedener Gruppen, so daß Übergangsformen zu den Schizopoden bei den Eucyphiden nur dann erwartet werden könnten, wenn eine polyphyletische Entstehung der Dekapoden aus Schizopoden angenommen werden könnte.

b) Die Organisation der exopoditentragenden Eucyphiden, die in keiner Hinsicht primitiv ist, sondern hinsichtlich der Mundgliedmaßen, der Kiemen, der Ontogenie, der Brutpflege vollkommen der Organisationshöhe der Palaemonoiden entspricht, differenzierter ist als z. B. bei den exopoditenlosen Penaeiden. Es sind also durchweg hoch differenzierte natante, echte Dekapoden, bei denen höchstens der Exopodit als primitives Merkmal aufgefaßt werden kann.

Der Exopodit braucht aber nicht primitiv zu sein, er kann ebensogut im Dienste der natanten Anpassung sekundär wieder erworben, oder richtiger durch Entwicklungshemmung auch beim erwachsenen Tier erhalten geblieben sein — in der Ontogenie wird

er ja immer noch entwickelt, nur daß er normalerweise im erwachsenen Zustand wieder rückgebildet wird. Die Penaeiden zeigen ja ganz entsprechendes: auch hier treten sekundär vielfach die Exopoditen im erwachsenen Zustand wieder auf. Dies dürfte auch für die Eucyphiden zutreffen: der Grundtypus ist ein normaler, hoch differenzierter makrurer echter Dekapode, der in vielen Punkten auf höherer Organisationsstufe steht als die Tricheliden (z. B. *Stylamblys!* *Phyllobranchien!*); infolge der natanten Anpassungsrichtung bleibt in einigen besonders extremen Gruppen der Exopodit des Mysisstadiums auch beim erwachsenen Tier erhalten; die Entwicklung ist gehemmt. Die exopoditenträgenden Eucyphidensubtribus sind also nicht primitiver als die andern, sondern sind Repräsentanten einer durch spezielle Anpassung bedingten absteigenden, gehemmten Entwicklung. Die aufsteigende Entwicklung führte von den primitiven Palaemonoiden zu den Crangonoiden, die insofern eine höhere Organisationsstufe besitzen, als die Entwicklung abgekürzt ist, die Epipoditen reduziert sind und ebenso der Incisorfortsatz der Mandibeln stets rückgebildet ist.

Eigenartig ist die Stellung der Udorelliden. Das Vorhandensein von Exopoditen deutet auf Beziehungen zu den in der Entwicklung gehemmten Tribus. Auf der andern Seite gibt ihnen die abweichende Ausbildung der Endopoditäste der Pereiopoden eine sehr isolierte Stellung und das hohe oberjurassische Alter deutet auf primitive Verhältnisse. Sollte diese Familie nicht doch am Anfang der Entwicklung der Eucyphiden stehen, als ganz besonders primitiv? das Vorhandensein der Exopoditen bei einem Teil der Eucyphiden also ein ursprüngliches Verhalten sein, wie das ja auch BALSS bei der Besprechung von *Udorella* annimmt? Die oben gegebenen Einwände gegen eine solche Möglichkeit gelten voll und ganz auch für *Udorella*. Die von BALSS besprochene Ausbildung der Pereiopoden läßt diese Gattung als ganz einseitig spezialisierte, pelagisch lebende Formen erkennen. Und diese Spezialisierung bedingt es wohl auch, daß schon auf diesem frühen Stadium der Eucyphiden in diesem Fall die Exopoditen bis zum erwachsenen Zustand erhalten geblieben sind. Das Vorhandensein der Exopoditen bei *Udorella* ist kein primitives, sondern ein excessives Merkmal. *Udorella* und die späteren, exopoditenträgenden Eucyphiden verhalten sich in diesem Punkt iterativ zueinander.

Die zweite Abteilung der Anomocariden, die Herpocariden, tritt ebenfalls vom Jura an auf, reicht aber etwas weiter zurück als die Nectocariden, nämlich bis in den Lias, um allerdings charakteristisch und zahlreicher ebenfalls erst im Malm aufzutreten und wie die Nectocariden ihre Hauptentfaltung erst postjurassisch zu erleben.

Hinsichtlich der Thalassiniden wird die aus der Morphologie der rezenten Formen sich ergebende Auffassung, daß die Axiiden die primitivste Familie der Thalassiniden sind, durch das paläontologische Material eindeutig bestätigt: die Axiiden sind die einzige Familie, die schon im Jura nachweisbar ist, die aber hier gleich mit verschiedenen Gattungen nebeneinander auftritt. Die Herleitung der übrigen Familien aus den Axiiden läßt sich aus dem lückenhaften Material nicht unmittelbar zeigen, nur für die Callianassiden ist ein solcher Nachweis möglich durch die zwischen Axiiden und Callianassiden vermittelnde Kreidegattung *Protocallianassa*. Die verschiedenartige Differenzierung der einzelnen Familien macht ein radiäres Aufspalten von Axiiden aus wahrscheinlich; zum mindesten ist eine seriale Aufeinanderfolge nach fortschreitender Differenzierung für die Gesamtheit der Thalassinidenfamilien ausgeschlossen.

Gegen eine derartig zentrale Stellung der Axiiden innerhalb der ganzen Abteilung scheint die Ontogenie zu sprechen: Diese ist bei *Axius* am stärksten gekürzt. Aber hier besteht offensichtlich ein ähnliches Verhalten, wie z. B. bei Penaeiden und Stenopiden: Die Stenopiden sind hinsichtlich der Kiemen viel primitiver geblieben als die Penaeiden und haben den letzteren gegenüber eine abgekürzte Entwicklung. Die Axiiden sind auf ihrer Organisationsstufe frühzeitig stabil geworden und damit kann auch die Ontogenie wesentlich abgekürzt werden, während bei den anderen, sich von diesem Grundtypus entfernenden, noch wandelbareren Familien eben deshalb die Entwicklung noch vollständiger durchgemacht wird. — Die Axiiden stellen sonach auch unter diesen Gesichtspunkten die primitivste Familie dar, und es ergibt sich damit für die Ausgangsform der Thalassiniden das Vorhandensein

1. einer Antennenschuppe,
2. gut entwickelter Geißeln an den Antennulen,
3. normaler Scheren an den beiden vorderen Pereiopodenpaaren,
4. gut ausgebildeter Abdominalpleuren,

5. einer Diäresis an den Uropoden,
6. der Stylamblysis an den Pleopoden.

Fernerhin fehlte

7. die *linea thalassinica*.

Die entsprechenden negativen Merkmale in den andern Familien sind sekundäre Erwerbungen oder Reduktionen im Lauf der Entwicklung.

Noch wesentlich weniger als bei den Thalassiniden läßt sich über die Entwicklung und Entfaltung der Paguriden aussagen. Die Feststellung, daß sie bis in den Lias zurückgehen, ist fast alles, was sich sagen läßt. Aus der Tatsache, daß nie Karapaxreste gefunden worden sind, kann man schließen, daß die Weichhäutigkeit des Karapax ein primitives, schon den ältesten Vertretern zukommendes Merkmal darstellt. Die sehr festen Scheren, die den gleichen Habitus, wie bei den rezenten Formen besitzen, machen eine gleiche Lebensweise höchst wahrscheinlich, was überdies auch noch dadurch bestätigt wird, daß die fossilen Paguridenschere stets in Riffablagerungen gefunden werden, im Gegensatz zu den Thalassinidenschere, die stets in Sedimenten vorkommen, die auf einen ursprünglich sandig schlammigen Untergrund schließen lassen.

Die Paguriden sind also im Jura vollkommen ausgeprägt und typisch vorhanden, und ebenso die Thalassiniden. Beide Tribus zeigen die gleiche typische Faziesgebundenheit, die wir heute von ihnen kennen und die durch die Organisation und die Lebensweise bedingt ist. Welche Beziehungen bestehen zwischen den beiden Tribus, die uns erlauben, sie zu einer Abteilung zusammenzufassen?

Da die Thalassiniden bei ihrer Lebensweise zu geringeren Modifikationen ihres Körpers gezwungen waren, ist die Annahme erlaubt, daß sie ursprünglichere Verhältnisse bewahrt haben und daher primitiver sind. Das wird auch dadurch bestätigt, daß die Kiemen bei den Thalassiniden noch als Trichobranchien ausgebildet sind, während die Paguriden Phyllobranchien besitzen. Ebenso fehlt den Thalassiniden die Umbildung des hintersten Pereiopodenpaares, die bei den Paguriden vorhanden ist. Dazu kommen noch all die Merkmale, die durch das Verkriechen in Schneckenschalen bedingt sind (die Unsymmetrie des Abdomens, die Reduktion der Uropoden, während bei den Thalassiniden der Schwanzfächer primitiv ausgebildet ist). Auch hinsichtlich der Ontogenie zeigen die Paguriden wesentlich stärkere Abweichungen von dem Normalablauf der onto-

genetischen Entwicklung als die Thalassiniden, schon allein durch die Tatsache, daß bei den Paguriden das Mysisstadium unterdrückt ist. All diesen Tatsachen zufolge wäre an sich eine Ableitung der Paguriden von einem primitiven Thalassinidentypus möglich. Die Tatsache, daß bei den Thalassiniden der äußere Maxillipede nur sechsgliedrig, bei den Paguriden aber noch siebengliedrig ist, braucht nicht dagegen zu sprechen, da ja zweifellos auch die Thalassiniden ursprünglich einen siebengliedrigen äußeren Maxillipeden besaßen. Aber eine derartige Herleitung geht aus diesen Unterschieden nicht unbedingt hervor, da sie ebensogut durch ein verschieden hohes Entwicklungsstadium bedingt sein könnten. Daneben ist aber beiden Tribus ein charakteristisches Merkmal gemeinsam, das allein auf sie beschränkt ist und für eine enge Verwandtschaft spricht; das ist die Umbildung des Karapax: derselbe ist bei den primitiven Thalassiniden (Axiiden) noch einheitlich, wird aber im Laufe der Entwicklung durch Herausbildung der *linea thalassinica* in einzelne Platten zerlegt, die gegeneinander beweglich sind. Genau das gleiche trifft für die Paguriden zu: der Karapax wird in genau übereinstimmender Weise in einzelne gegeneinander bewegliche Platten zerlegt, wobei vor allem auffallend die Übereinstimmung in den cardiacalen und gastraln Regionen ist.

Es besteht sonach zweifellos eine enge Verwandtschaft zwischen Thalassiniden und Paguriden. Und da, wie oben gezeigt, die Thalassiniden sich die primitiveren Züge bewahrt haben, muß die Stammform der beiden Tribus thalassinidenähnlich gewesen sein. Da nun die Stylamblys der Thalassiniden ein Merkmal darstellt, das nicht erst von den Thalassiniden erworben wurde sondern diesem Typus schon von seinen Vorfahren überliefert worden sein muß — das geht eindeutig daraus hervor, daß die Stylamblys bei der für die Thalassiniden charakteristischen Lebensweise funktionslos ist und daher nur bei den primitivsten Formen auftritt, aber rasch im Lauf der Entwicklung rückgebildet wird —, müssen auch die für beide Tribus gemeinsamen Vorfahren eine Stylamblys besessen haben.

Auch die nur geringe Karapaxpanzerung der beiden Tribus ist ein zweifellos primäres Merkmal. Die allgemein übliche Vorstellung, daß bei den Paguriden die Karapaxpanzerung rückgebildet wurde, als Folge davon, daß sie sich in Molluskenschalen verkrochen haben, führt zu unmöglichen Voraussetzungen. Denn es ist nicht wohl möglich, daß gut gepanzerte Formen sich in derartig enge

Schalen wie Dentalien- oder Gastropodenschalen hineinzwängen, ganz abgesehen davon, daß ein starrer Panzer das gar nicht erlauben würde. Aus physiologischen und biologischen Gründen ist die Annahme viel näherliegend, daß die Ausgangsgruppe der Paguriden schon schwach gepanzert war, und erst sekundär aus diesem Grunde sich Schutz in fremden Schalen gesucht hat. Ein derartiger Schutz wird aber naturgemäß für weichhäutige Formen dann notwendig, wenn ein Eingraben in den Untergrund nicht möglich ist; unter

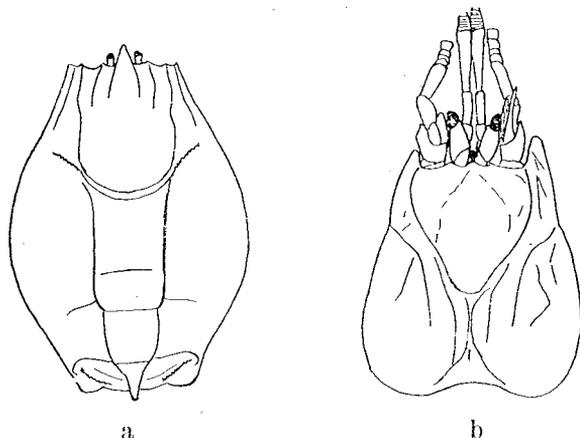


Fig. 47. Karapax von der Dorsalseite: a von *Thalassinia*; b von *Eupagurus*.

normalen Umständen wird eine weichhäutige Form sich durch Eingraben schützen. D. h. also die Thalassiniden zeigen das normale und ursprüngliche Verhalten; die Paguriden stellen eine Abwandlung des Thalassinidentyps dar, die durch festen Untergrund (Riffe!) bedingt ist. Mit andern Worten Thalassiniden und Paguriden sind gewissermaßen verschiedene Faziestypen eines und desselben Grundtypus. Daraus erklärt sich denn sekundär auch die Faziesgebundenheit beider Tribus, nachdem diese Anpassungstypen einmal festgelegt waren.

Was das Verhältnis von Herpocariden zu den Nectocariden betrifft, so bestehen zwei Möglichkeiten, indem entweder die Herpocariden Abkömmlinge der Nectocariden oder umgekehrt die Nectocariden Abkömmlinge der Herpocariden sein können. Die allgemeine Ansicht, nach der die natanten Dekapoden als die primitivsten betrachtet werden und die Eucyphiden sich dementsprechend von Penaeiden herleiten sollen, legt, sofern engere Beziehungen

zwischen beiden Gruppen angenommen werden, die erstere Möglichkeit nahe. Wenn nun die gegenüber den Nectocheliden höhere Differenzierung der Nectocariden (Stylamblysis, Kiemen, Mundgliedmaßen) eine derartige Ableitung der Nectocariden auch möglich erscheinen läßt, so bestehen andererseits eine Reihe von Gründen, die gegen eine solche sprechen.

Das ist zunächst die Entwicklung der Scheren: Die Penaeiden besitzen stets drei Scherenpaare, die auch bei den Abkömmlingen erhalten bleiben (*Stenopidea*, *Erymidae* und *Astacura*). Nur die Sergestiden machen hiervon eine Ausnahme; aber die Reduktion der Scheren geht hier parallel mit weitgehender Reduktion der Pereiopoden überhaupt im Dienste extremer Anpassung. Das Vorhandensein der Scheren an den drei vorderen Pereiopodenpaaren bei den Penaeiden ist sonach ein ausgesprochen stabiles Merkmal, das selbst bei Anpassung an andere Lebensweise (*Erymidae* und *Astacura*), wo die Funktion der Pereiopoden eine andere wird, nicht verschwindet. In scharfem Gegensatz dazu stehen die Eucyphiden: das dritte Pereiopodenpaar hat nie eine Schere; nur die beiden vorderen Paare haben Scheren oder sind einfach subchelat; schließlich kann sogar auch nur ein Scherenpaar vorhanden sein. Die Eucyphiden verhalten sich sonach in diesem Punkt ebenso variabel als die Tricheliden einförmig, und das, obwohl die natante Lebensweise beiden Gruppen gemeinsam ist, ein Unterschied in der Funktion der Pereiopoden also nicht oder mindestens in geringerem Maße anzunehmen ist, als z. B. zwischen *Penaeidea* und *Astacura*. Eine unmittelbare Herleitung der Eucyphiden von Penaeiden ist demzufolge zum mindesten sehr unwahrscheinlich.

Ähnlich verhalten sich Karapaxform und Ausbildung des Rostrums. Während bei den Penaeiden der Karapax und das Rostrum stets lateral zusammengedrückt ist, zeigen die Palaemonoiden und die unmittelbar daraus hervorgehenden Crangonoiden einen breiteren, mehr zylindrischen, mitunter sogar schwach dorsoventral abgeplatteten Cephalothorax. Das Rostrum ist vielfach ebenfalls dorsoventral abgeplattet und bei den Crangonoiden zu einer breiten kurzen Platte reduziert. Nur die abgeleiteten — mit Exopoditen versehenen — Eucyphidentribus besitzen die laterale Zusammendrückung des Karapax und nähern sich dadurch und durch die Ausbildung des Rostrums mehr dem Penaeidentyp als die primitiven Palaemonoiden. Rein morphologisch können die Penaeiden mit ihrem lateral zusammengedrückten Cephalothorax sonach als Ausgangsgruppe nicht in Frage kommen.

Auch die relative Größe des Karapax dürfte in diesem Zusammenhang von Bedeutung sein. Der Karapax ist nämlich im Verhältnis zur Länge des Abdomens bei den Penaeiden im allgemeinen etwas kürzer als bei den Eucyphiden, bezw. mit andern Worten, das Eucyphiden-Abdomen ist gegenüber dem Penaeiden-Abdomen etwas verkürzt. Diese Verkürzung wäre nicht verständlich, wenn die Eucyphiden unmittelbare Abkömmlinge der Penaeiden wären, da eine solche ja nur als Anpassung an reptante Lebensweise eintreten kann, während bekanntlich die Tendenz, ein möglichst langes Abdomen zu entwickeln, den Natantiern ganz besonders charakteristisch ist.

Schließlich ist hier noch zu erwähnen die Verbreiterung der Abdominalpleuren am zweiten Segment und die Reduktion des ersten Abdominalsegments. Dieses den Eucyphiden so charakteristische, den Penaeiden abgehende Merkmal ist in seiner Bedeutung bisher unter dem Einfluß des Vorurteils, daß die Natantier durchweg die primitivsten Dekapoden seien, nie erkannt worden. Wenn wir bei den Nectocheliden eine

kräftige und normale Entwicklung des ersten Abdominalsegments beobachten und feststellen, daß bei den reptanten Abkömmlingen dasselbe in der Größe stark reduziert wird, wenn wir die gleiche Erscheinung bei den reptanten Palinuren beobachten und in extremer Weise sodann bei den Herpocariden, so geht daraus hervor, daß diese Eigenschaft eine ausgesprochen reptante Anpassungserscheinung darstellt. Diese Umbildung des ersten Abdominalsegments ist ohne weiteres verständlich, wenn wir bedenken, daß bei reptanten Formen das Rückstoßschwimmen von grundsätzlicher Bedeutung wird, wobei eine möglichst große Beweglichkeit des Abdomens gegenüber dem Karapax naturgemäß Voraussetzung ist. Eine solche wird am einfachsten erreicht dadurch, daß eine Größenreduktion des ersten Abdominalsegments an der Grenze von Karapax und Abdomen eine Einschnürung bewirkt (vgl. die Einschnürungen zwischen Kopf, Thorax und Abdomen bei den Insekten).

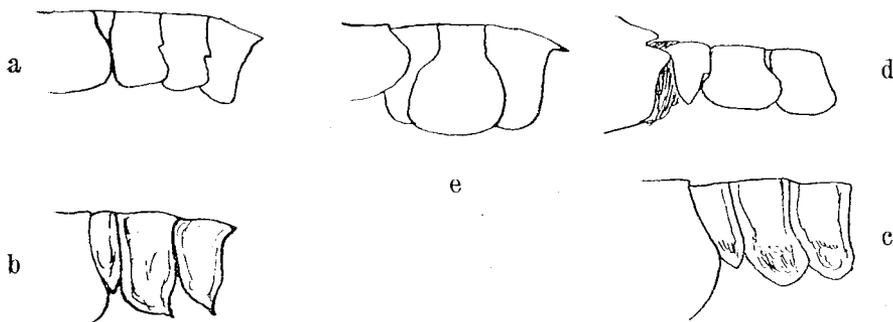


Fig. 48. Karapaxhinterrand und die drei vorderen Abdominalsegmente: a von *Penaeus* (*Penaeidea*); b *Homarus* (*Nephropsidea*); c *Glypheea* (*Glypheidea*); d *Axius* (*Thalassinidea*); e *Hippolyte* (*Eucyphidea*).

Eine derartige Umbildung des ersten Abdominalsegments kann sonach nur bei reptanten Anpassungsformen sich herausbilden. D. h. die Eucyphiden, die sie in ausgeprägter Weise besitzen, können nicht von den Nectocheliden, sondern nur von reptanten Formen abgeleitet werden. Wenn nämlich in dieser Weise differenzierte reptante Dekapoden sekundär wieder natant werden, wie die Eucyphiden, so verliert das Rückstoßschwimmen seine große Bedeutung und das Abdomen muß wieder auf Pleopodenschwimmen umgestellt werden; d. h. es setzt eine Verlängerung des Abdomens ein und die Reduktion des ersten Abdominalsegments muß durch Verbreiterung des zweiten Segments und dessen Pleure wieder wettgemacht werden.

Alle diese Merkmale, die eine Herleitung der Eucyphiden von Penaeiden ausschließen, deuten unmittelbar auf eine Abstammung von reptanten Formen. Da nun in der Ausbildung der Pereiopoden, im Habitus des Karapax, im Vorhandensein der Stylamblys, in der starken Reduktion des ersten Abdominalsegments weitgehende Übereinstimmung mit den Herpocariden herrscht im Gegensatz zu sämtlichen übrigen Dekapodengruppen, kommen praktisch nur diese als Ausgangsformen in Betracht. Tatsächlich sind nun auch die Thalassiniden, die primitivere

Gruppe der Herpocariden, in jeder Hinsicht primitiver als die Eucyphiden: die Kiemen sind hier noch Trichobranchien, während sie bei den Eucyphiden schon zu Phyllobranchien umgewandelt sind; die Mundgliedmaßen der Eucyphiden sind stark modifiziert im Vergleich zu den Thalassiniden. Auch die Lebensweise bei der Ausgangsgruppe unter den Eucyphiden klingt stark an die der Thalassiniden an: die Palaemonoiden leben ja, wie die Thalassiniden vorwiegend in Schlamm oder Sand eingegraben. Erst die extremer abgewandelten und höher differenzierten Eucyphiden (Pandaloiden, Hoplophoroiden usw.) werden morphologisch und biologisch rein natant pelagische Formen. Auch im Ablauf der

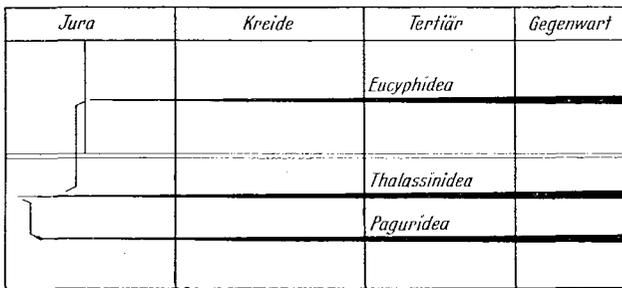


Fig. 49. Entwicklungsschema der *Anomocarida*.

Ontogenie bestehen Anklänge zwischen den beiden Gruppen. Und schließlich entspricht dieser Annahme auch das zeitliche Auftreten: die Herpocariden treten schon vom Lias an auf, während die Nectocariden erst mit dem Malm erscheinen.

Daraus ergibt sich zusammenfassend:

1. Der Grundtypus innerhalb der *Anomocarida* wird durch die primitiven durch Trichobranchien, eine Stylamblys und einen einheitlichen Karapax charakterisierten Thalassiniden dargestellt.

2. Die Weichhäutigkeit des Karapax hat schon auf diesem frühesten Entwicklungsstadium eingesetzt; sie war wahrscheinlich Voraussetzung dazu, daß die Abkömmlinge teils zu natanter Lebensweise übergingen (Nectocheliden), teils — wenn der Untergrund ein Eingraben nicht gestattete — sich in fremde Schalen verkrochen (Paguriden).

3. Während bei den Thalassiniden die Trichobranchien durchweg erhalten bleiben, bilden sich in beiden, von ihnen ausgehenden Gruppen Phyllobranchien heraus.

4. *Thalassinidea* und *Paguridea*, die beiden benthonisch bleibenden Gruppen zeigen im Lauf der Entwicklung eine charakteristische Zerlegung des Karapax in einzelne gegeneinander bewegliche Platten. Es handelt sich bei beiden Gruppen gewissermaßen nur um Faziesverschiedenheiten.

5. Die Verbreiterung der zweiten Abdominalpleuren bei den Eucyphiden ist Folge der starken Reduktion des ersten Abdominalsegments bei den Herpocariden.

6. Die Hauptentfaltung der Anomocariden ist postjurassisch.

3. Unterordnung *Palinura*

Gegenüber den *Trichelida* und *Anomocarida* sind die *Palinura* deutlich schon dadurch unterschieden, daß es sich bei ihnen um primär reptante Formen handelt, die mit der einen Ausnahme der Mecochiriden auch durchweg reptant bleiben. Lebensverhältnisse und Anpassungsrichtungen sind sonach viel gleichartiger. Der Schwerpunkt der Entwicklung dieser Unterordnung liegt durchweg im Mesozoikum; nur Relikte kennen wir aus Tertiär und Gegenwart. Eine so formenreiche Entfaltung, wie sie die Eucyphiden und die Brachyuren zeigen, scheinen sie nie erlebt zu haben. Denn selbst während der Blütezeit der Unterordnung im jüngeren Mesozoikum besteht auffällige Formenarmut.

Von der stratigraphischen Verbreitung der drei Abteilungen ausgehend müssen die ausgestorbenen *Glypheidea* als die primitivste bezeichnet werden, da ihre Hauptentfaltung schon in die Trias fällt. Und innerhalb der *Glypheidea* ist es das Tribus der *Pemphicoidea*, das auf die Trias vollkommen beschränkt, als das primitivste zu betrachten ist. Hierfür sprechen neben dem Alter noch eine ganze Reihe von Merkmalen, so die primitiv differenzierte Oberflächengliederung des Cephalothorax, die ganz einfache beinähnliche Ausbildung des dritten Maxillipeden, der sich nur durch eine etwas geringere Größe von dem ersten Pereiopoden unterscheidet, die Ausbildung des ersten Pereiopoden selber, ohne jegliche Schere oder scherenähnliche Bildung; auch die Antennen, vor allem der Antennenstiel mit seiner breit blattförmigen Schuppe sind ausgesprochen primitiv. Die *Pemphicoidea* sind also eine ganz besonders primitive Dekapodengruppe.

Dem Tribus der *Glypheidea* wurde früher vom Verfasser eine ganz andere systematische Einordnung zu Teil, indem es wegen

des Rostrums von natanten Vorfahren abgeleitet wurde. Nun ist aber — wie die Darstellungen ASSMANNs zeigten — das Rostrum breit und stumpf zugespitzt, wie bei den *Pemphicoidea*, aber abweichend von dem Rostrum natanter Formen (Penaciden und Eucyphiden). Außerdem sprechen die einfachen Klauen an den Pereiopoden gegen Herkunft von Natantiern, bei denen doch immer das eine oder andere Pereiopodenpaar mit Schere versehen ist. Der eindeutigste Hinweis in dieser Richtung wurde aber von GLAESSNER gegeben, indem er nachwies, daß bei Glyphheiden, obwohl keine dorsoventrale Abplattung besteht, der Häutungsprozeß in dorsoventraler Lage vor sich geht, wie bei den *Pemphicoidea*, im Gegensatz zu den Natantiern und deren Abkömmlingen. Diese Übereinstimmung in einem physiologischen Prozeß, für die keine biologische Notwendigkeit besteht, kann nur auf wirkliche Verwandtschaft zurückgeführt werden. In den Mecochiriden machen die *Glyphheidea* noch eine extreme Entwicklung zu Natantier- oder wahrscheinlicher zu Thalassiniden-ähnlicher Anpassung.

Interessant und viel umstritten ist die Stellung der *Eryonidea*. Daß verhältnismäßig enge Verwandtschaft mit den *Scyllaridea* besteht, ist auch in der Zoologie erkannt worden, wo die *Eryonidea* vielfach als Tribus der Abteilung *Scyllaridea* untergeordnet werden. — Was die Entwicklung der *Eryonidea* selber betrifft, so sind sie im vorliegenden Entwurf in vier Familien geteilt, von denen die Tetracheliden als die älteste und auf die Trias beschränkte Familie auch als die primitivste zu betrachten ist. Das breit gerundete Telson und die stark differenzierte Oberflächengliederung stellt sie in Gegensatz zu den übrigen Eryoniden. Die im Lias bis zum Dogger verbreiteten Coleiiden zeigen zahlreiche Vergleichspunkte mit den Tetracheliden, so in der allgemeinen Cephalothoraxform, in der Ausbildung der Orbiten, im Vorhandensein einer Diäresis auf den Uropoden, in dem verbreiterten Ischium des dritten Maxillarfusses. Auf der andern Seite ist das spitz dreieckige Telson schon das typische Eryonidentelson und die Karapaxgliederung zeigt fortschrittlichen Typus. Die Coleiiden sind sonach, wie zeitlich, so auch phylogenetisch unmittelbar an die Tetracheliden anzuschließen.

Die beiden Familien der Eryoniden und Polycheliden sind im Gegensatz zu den beiden besprochenen Familien durch das Fehlen einer Diäresis charakterisiert. Verfasser hat früher angenommen, daß dieses negative Merkmal ein primitives sei, die

älteren Coleiiden mit der Diäresis also nicht die unmittelbaren Vorfahren der jüngeren *Eryonidea* sein könnten. Gegen diese Annahme spricht nicht allein die Tatsache, daß sämtliche älteren *Eryonidea*, also auch die primitiven Tetracheliden, sondern auch, daß die gesamten primitiveren Reptantier des Mesozoikums eine Diäresis besitzen, dieselbe also ein ganz allgemeines Charaktermerkmal derartiger Formen ist. Da fernerhin die älteren *Eryonidea* durchaus reptantierhafte Züge tragen und zweifellos auch — vgl. unten — von typischen reptanten Makruren abstammen, ist das ursprüngliche Vorhandensein einer Diärese durchaus anzunehmen. Erst im Verlauf der fortschreitenden Anpassung — Aufgabe der *Homarus*-ähnlichen Lebensweise zugunsten einer *Scyllarus*-ähnlichen — wurde die Diäresis funktionslos und konnte also entbehrt werden. Ihr Fehlen beruht also zweifellos auf einer sekundären Entwicklungshemmung, in ganz ähnlicher Weise wie bei den Stenopiden im Gegensatz zu den Penaeiden oder bei den Mecochiriden mit ihrer Thalassiniden-ähnlichen Lebensweise gegenüber den Glypheiden oder bei einem Teil der Thalassiniden gegenüber den Eucyphiden.

Die Polycheliden sind — vom Dogger bis zur Gegenwart verbreitet — die jüngste und langlebigste Familie; sie schließen zeitlich unmittelbar an die Coleiiden an, ebenso morphologisch in ihrer Cephalothoraxform und der Lage der Orbiten. Was sie unterscheidet, ist abgesehen von dem besprochenen Fehlen der Diäresis die Reduktion der Augen, die Verlängerung der Antennengeißeln und die Reduktion der plattigen Verbreiterung am Ischium des dritten Maxillipeden. All diese Merkmale verhalten sich korrelativ zueinander und sind durch die Lebensweise als Schlammbewohner und Schlammfresser bedingt, eine Lebensweise, die schon die Flachseeformen des Jura hatten und die ihnen ermöglichte, ohne wesentliche Umbildungen in die Tiefsee überzugehen. Diese Anpassungsrichtung lag aber in der dorsoventralen Abplattung des Karapax und den verhältnismäßig schwachen Scheren der Coleiiden schon vorgebildet. Die Polycheliden stellen sonach eine unmittelbare Weiterbildung der Coleiiden dar.

Tetracheliden—Coleiiden—Polycheliden bilden also eine gleichsinnige Umbildungsreihe, wobei die drei Familien drei verschiedenen Organisationsstufen entsprechen. Eigenartig verhalten sich dazu die Eryoniden. Der breite, sehr flache Karapax und das Fehlen der Diäresis deutet auf mangelnde Schwimffähigkeit und träge

benthonische Lebensweise. Die wohl entwickelten Augen und die kurzen Antennengeißeln machen jedoch ein Eingraben im Schlamm — entsprechend den Polycheliden — unwahrscheinlich; auch waren die Eryoniden wohl kaum Schlammfresser — das Ischium des dritten Maxillipeden ist plattig verbreitert und hat einen gezähnten Vorder- rand. Die Eryoniden zeigen also eine ähnliche Anpassungstendenz wie die Polycheliden als träg benthonische Formen, aber die Anpassung selber ist eine ganz andersartige. Diese erfährt eine bemerkenswerte Beleuchtung durch den Vergleich mit der *Eryoneicus*-Larve; auch hier ist der Karapax kreisförmig verbreitert und damit die Lage der Augen nach dem Vorderende des einheitlich gebogenen Seitenrandes verschoben, bloß daß der Karapax noch stark gewölbt ist. Unter der Annahme, daß entsprechende *Eryoneicus*-Larven schon den jurassischen *Eryonidea* zukamen — ein Grund gegen diese Annahme besteht nicht — erscheint die Anpassung der *Eryonidae* als unmittelbar aus dem *Eryoneicus*-Stadium hervorgegangen. Die Ontogenie ist abgekürzt, indem schon der *Eryoneicus* benthonisch wird, ehe das eigentliche Endstadium erreicht wird, in dem die Orbita durch den Orbitalstachel vom Seitenrand getrennt wird.

Dieses Ergebnis ist entwicklungsgeschichtlich nicht uninteressant. Die kreisförmige, kugelig gewölbte Form des Karapax der *Eryoneicus*-Larve ist känogenetisch. Der Übergang vom *Eryoneicus*-Stadium zum Imago bei den Polycheliden ist nach BALSS sprunghaft. Dieser sprunghafte Übergang muß ebenfalls sekundär sein, eine Folge der känogenetischen *Eryoneicus*-Larve. Bei den primitiveren Tetracheliden und Coleiiden mit ihrer *Homarus*-ähnlichen, reptanten Lebensweise war der Schnitt zwischen der pelagischen Larve und dem noch viel beweglicheren Imago in biologischer Hinsicht noch weniger scharf. Känogenetische Neubildungen des Mysistadiums fehlten noch ganz, oder waren nur in geringerem Maße vorhanden; so konnte auch morphologisch ein allmählicher Übergang zwischen larvalem und adultem Stadium bestehen, ähnlich wie z. B. bei den Astacuren. Von dem Augenblick an, wo die Eryoniden die beweglichere Reptantierlebensweise zugunsten der träg benthonischen aufgaben, mußte die Beweglichkeit der Larve gesteigert werden, d. h. nunmehr werden känogenetische Neubildungen notwendig: zwischen Larve und Imago bildet sich morphologisch ein scharfer Schnitt. Es ist nun recht bezeichnend, daß auf dem ersten Stadium dieser Entwicklung die Eryoniden auftreten, bei denen das Imago

noch weitgehend die neu erworbenen känogenetischen Züge der Larve trägt; erst allmählich bilden sich die Polycheliden heraus, bei denen im erwachsenen Stadium die larvalen Eigenschaften ganz abgestreift werden. So ist es nicht ausgeschlossen, daß die Eryoniden trotz ihrer andersartigen endgültigen Anpassung das Durchgangsstadium der Polycheliden bilden.

Nach dieser kurzen Skizzierung des Entwicklungsganges der Eryoniden ist auch die Frage nach ihrer Herkunft unschwer zu be-

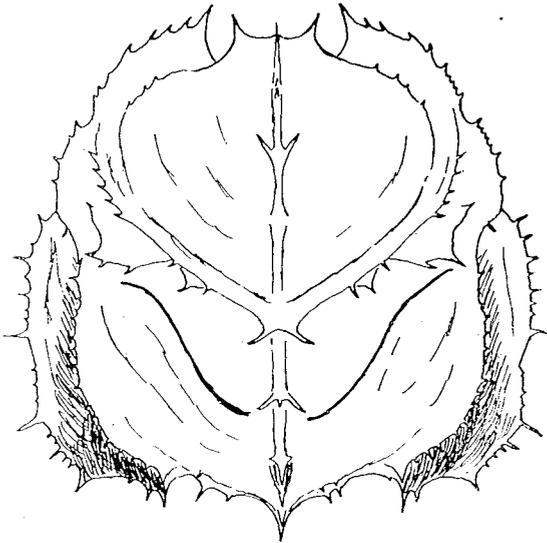


Fig. 50. Dorsalansicht des Karapax von *Eryoneicus* (Eryonidenlarve), rezent (n. BALSS).
Vgl. Fig. 40a (Karapax von *Cyclocaris*).

antworten. Der Ausgangstypus ist morphologisch und biologisch der Typus *Tetrachela*, d. h. eine Form mit mäßig verbreitertem, dorsoventral abgeplattetem Karapax, kräftigem Skaphozerit, Diäresis und breit gerundetem Telson. Das sind Merkmale, die alle auch für *Pemphix* charakteristisch sind. Auch die stark differenzierte Oberflächengliederung von *Tetrachela* erinnert stark an *Pemphix*, ebenso läßt sich die Vierzahl der Scherenpaare verhältnismäßig gut auf diese Gattung zurückführen, da dort Scheren am zweiten, dritten und vierten Pereiopodenpaar auftreten können. Das zeitliche Auftreten deutet in gleicher Richtung.

Die *Eryonidea* gehen somit auf die *Pemphicoidea* zurück.

Verhältnismäßig klar liegt der Entwicklungsgang in der dritten Abteilung, bei den *Scyllaridea*. Am primitivsten sind zweifellos die reptanten *Palinuridae*, nicht wie Verf. an anderer Stelle annahm, die extrem verbreiterten Scyllariden mit ihrer eigenartig umgebildeten Antennengeißel. Die Palinuriden geben bis in den Lias zurück und sind fossil verhältnismäßig zahlreich bekannt geworden. Die Charaktermerkmale der Abteilung — Fehlen des Skaphozeriten, mangelnde Verkalkung der distalen Schwanzhälfte usw. — scheinen schon den Juraformen zuzukommen. Auch die sehr typische känogenetische *Phyllosoma*-Larve ist im Jura nachgewiesen. Die erst vom Eozän an bekannten Scyllariden sind über die Cancriniden aus den Palinuriden hervorgegangen. Hinsichtlich der Ausbildung der Antennengeißel bilden die Cancriniden eine Zwischenstufe zwischen beiden Familien.

Was die Stellung der *Scyllaridea* zu den beiden andern Abteilungen betrifft, so ist deren engere Verwandtschaft ja allgemein anerkannt, so betont BALSS die Verwandtschaft zwischen *Eryonidea* und *Scyllaridea*, VAN STRAELEN die Beziehungen zwischen *Scyllaridea* und *Glypheidea*. Daß die Scyllariden die höchst differenzierte Gruppe der *Palinura* darstellen, geht aus dem vollständigen Fehlen des Skaphozeriten, aus den Verwachsungen des Antennenstiels und der ganz extrem känogenetisch umgewandelten Larve eindeutig hervor. Was die Herkunft im einzelnen betrifft, so scheiden die hochspezialisierten Eryoniden als Vorfahren natürlich von vornherein aus. Dagegen zeigen die *Glypheidea* die gleich primitive Ausbildung der Pereiopoden und des dritten Maxillipeden; der Antennenstiel ist auffallend ähnlich ausgebildet; der Skaphozerit hat die Tendenz zur Rückbildung. Die Oberflächengliederung zeigt ähnliche Verhältnisse. In beiden Gruppen begegnet die Tendenz, die vor der Nackenfurche befindlichen Höcker in Längsreihen anzuordnen. So ist eine unmittelbare Herleitung der *Scyllaridea* von den *Glypheidea* anzunehmen, und zwar wahrscheinlich von den *Glypheidea*, nicht von den primitiveren *Pemphicoidea*.

Bemerkenswert ist, daß, wie bei den *Eryonidea*, so auch bei den *Scyllaridea* — beides ausgesprochen benthonische Formen mit geringer Vagilität, die auf primär benthonische Formen zurückgehen — die Larve stark känogenetisch umgewandelt ist.

Zusammenfassend ergibt sich folgendes:

1. Der primitive Ausgangstypus sämtlicher *Palinura* ist der mäßig dorsoventral abgeplattete reptante

Pemphix-Typus mit kaum differenzierten Maxillipeden und Pereiopoden.

2. Einseitige Betonung der benthonischen Anpassungsrichtung läßt aus den *Pemphicoidea* schon in der Obertrias die *Eryonidea* über die Zwischenstufe der Tetracheliden entstehen.

3. Demgegenüber stellen die *Glypheoidea* eine Weiterbildung der primitiven *Pemphicoidea* unter Festhalten der reptanten Lebensweise dar, wobei die Mecochiriden in Anpassung an Thalassiniden-ähnliche Lebensweise sogar eine natantierhafte Steigerung erfahren.

4. Auch auf der Entwicklungsstufe der *Glypheoidea* jedoch bricht der benthonische Grundtypus der Unterordnung wieder durch

Trias	Jura	Kreide	Tertiär	Gegenwart
	<i>Mecochiridae</i>			
	<i>Glyphaeidae</i>			
} <i>Pemphicoidea</i>			<i>Scyllaridea</i>	
	<i>Eryonidea</i>			

Fig. 51. Entwicklungsschema der *Palinura*.

— *Scyllaridea* — und führt auf der etwas höheren Entwicklungsstufe in der Familie der *Scyllaridae* zu einer iterativen Wiederholung des Eryonidentyps.

5. Entsprechend der träg benthonischen, wenig beweglichen Lebensweise der ganzen hierher gehörigen Gruppen sind die pelagischen Larvenstadien verlängert und stark känogenetisch verändert.

4. Unterordnung *Heterura*

Die *Heterura* stellen neben den *Anomocarida* wohl die formenreichste Unterordnung der Dekapoden dar. Wie bei diesen verläuft ihre Entwicklung in der Hauptsache postjurassisch. Nur die Galatheiden unter den Anomuren und die Dromiaceen unter den Brachyuren sind schon im Jura relativ häufig. Die Hauptentfaltungsperiode fällt jedoch in die Kreide und eine zweite ins Alttertiär. Wenn bei Tricheliden und Palinuren eine im wesentlichen abgeschlossene Entwicklung vorliegt, so kann hier wie bei den Anomocariden die Entwicklung nur bis zum Höhepunkt der Entfaltung,

der in die Gegenwart fällt, verfolgt werden. Während aber bei den Anomocariden die Weichhäutigkeit des Karapax ungünstige Fossilisationsmöglichkeiten schafft, sind diese hier infolge dem durchweg kräftigen Panzer gut, so daß eine weitgehende Klärung der Zusammenhänge unter Berücksichtigung des fossilen Materials möglich ist.

Relativ ungünstig liegen die Verhältnisse für die formenarme Abteilung der Anomuren. Die Galatheiden sind bis in den Jura zurückzuverfolgen. Im Litoral des Jura sind die zu den *Galatheidae* zu stellenden *Galatheitinae* bekannt. Die in der Gegenwart auf die Tiefsee beschränkten, fossil nicht bekannten Chirostyliden und Munidopsinen schließen mit fast vollkommener morphologischer Übereinstimmung an die Galatheitinen an, zeigen aber weitgehende Anpassungen an die Tiefsee — die Chirostyliden sind vor allem in den Kiemen stark umgebildet, während die Munidopsinen durch die Reduktion der Augen stark an Tiefseeverhältnisse angepaßt sind —, so daß die Annahme berechtigt wird, daß beide Gruppen unmittelbar von Galatheitinen abstammen und schon frühzeitig — mit Ende des Jura — in die Tiefsee abgewandert sind. Auch die ins Süßwasser übergegangenen Aegleiden entfernen sich morphologisch nur ganz geringfügig von den Galatheitinen und sind auch in anderer Hinsicht (Kiemen, Antennen usw.) primitiv geblieben. Der Übergang zum Süßwasser dürfte dementsprechend ebenfalls schon auf früher Entwicklungsstufe stattgefunden haben (oberer Jura oder untere Kreide). Nur die Galatheiden selber zeigen eine nennenswerte morphologische Weiterbildung; als Litoralformen gehen ihnen die Tiefseeanpassungen der Chirostyliden und Munidopsinen ab. Für diese ganzen Gruppen ist also — in ähnlicher Weise wie bei den Thalassiniden — ein radiäres Aufspalten nach verschiedenen Anpassungsrichtungen von den primitiven und zentralen Galatheitinae aus wahrscheinlich. Die Stellung der aberranten Porcellaniden zu den übrigen Galatheiden ist unbekannt; feststellen läßt sich nur, daß die Porcellaniden bis in die Kreide zurückgehen.

Gar nichts läßt sich an Hand des fossilen Materials über die Entwicklung und Herkunft der Hippiden aussagen. Die Weichhäutigkeit des Karapax bedingte es, daß fossile Überreste fast ganz fehlen. Das rezente Material macht es wahrscheinlich, daß die Hippiden eine extrem und einseitig differenzierte Seitengruppe der Galatheiden sind.

Sehr viel günstiger als bei den Anomura liegen die Verhältnisse für die wichtige und formenreiche zweite Abteilung, die Brachyuren, deren Entwicklung sich klar verfolgen läßt.

Von den vier als *Dromiomorpha* zusammengefaßten Subtribus sind schon an anderer Stelle die verwandtschaftlichen Verhältnisse des Subtribus der Dromiaceen besprochen. Nur kurz zur Vervollständigung sei wiederholt: Primitivste Organisationsstufe Homolodromiiden und Prosoponiden mit Hauptverbreitung Oberjura. Erste Entfaltungsperiode in der unteren Kreide; es entstehen die Dynomeniden und die Homoliden; zweite Entfaltungsperiode an der Wende von Kreide zu Tertiär: es entstehen die Dromiiden, als letzte, höchst differenzierte und brachyurenähnlichste Dromiaceen. Dynomeniden und Dromiiden, Prosoponiden und Homoliden verhalten sich in vieler Hinsicht iterativ zueinander.

Hinsichtlich der Entwicklung der Oxyrrhynchen liegt leider nur dürftiges Material vor. Die *Hymenosomidae* sind gar nicht, die *Maiidae* und *Parthenopidae* sind vom Eozän an fossil bekannt. Bemerkenswert ist, daß bei den auf das Eozän beschränkten Micromaiinen noch keine Verwachsungen zwischen Epistom und Antennenstiel auftreten; im übrigen ist jedoch die Karapaxform und Ausbildung des Rostrums bei den alttertiären Maiiden schon durchaus charakteristisch; ebenso wie auch bei den alttertiären Resten von Parthenopiden. Beide Familien waren also schon im Eozän getrennt. Die Trennung war allerdings, eben da die Verwachsungen zwischen Antennenstiel und Epistom den Maiiden noch fehlten, keine so durchgreifende, wie in der Gegenwart.

Die Parthenopiden wurden an anderer Stelle vom Verfasser (LÖRENTHEY-BEURLÉN) von den Oxyrrhynchen getrennt und unmittelbar von Dromiaceen abgeleitet. Diese Ansicht wurde begründet durch die auffallende Ähnlichkeit, die zwischen *Dromiopsis Ubahsi* FOR. und den eozänen Parthenopiden besteht. Doch ist die systematische Stellung von *Dr. Ubahsi* noch gänzlich unsicher; es ist nicht ausgeschlossen, daß gar kein *Dromiopsis* sondern ein primitiver Parthenopide vorliegt. Auch kann eine gewisse Ähnlichkeit allein im Karapax nicht allzu schwer wiegen. Abgesehen davon sprechen doch wesentliche Gründe für engere Verwandtschaft mit den Maiiden:

1. die Tatsache der Oberflächengliederung, die ganz auffällige Übereinstimmung zeigt, wenigstens zwischen den eozänen primitiveren Parthenopiden und Maiiden,

2. die Tatsache, daß der aus drei Einzelloben gebildete Supraorbitalrand der Parthenopiden unmittelbar an den dreilobigen Orbitalrand der Maïden anschließt.
3. Das einfach dreieckige oder dreispitzige Rostrum der Parthenopiden kehrt bei rezenten Tiefseemaïden von primitivem Charakter, z. B. bei *Platymaia* ganz ähnlich wieder. Und wie bei den Maïden geht auch hier das dreispitzige in ein zweispitziges Rostrum über (*Eumedoninae*).

Dazu kommen schließlich noch weitgehende habituelle Ähnlichkeiten. Die Herleitung der Maïden und Parthenopiden von einer gemeinsamen Stammform dürfte damit erwiesen sein. Diese läßt sich ungefähr folgendermaßen charakterisieren:

„Karapax länglich oval, nach vorn verschmälert; Panzer sehr kräftig, mit kräftiger Skulptur und deutlicher Gliederung. Rostrum dreieckig oder dreispitzig. Orbiten fehlen. Drei getrennte Stacheln schützen das Auge von oben. Antennenstiel frei beweglich, nicht mit dem Epistom verwachsen. Der Scherenfuß und die vier hinteren Pereiopoden ziemlich gleichartig ausgebildet, schlank und lang.“

Von dieser primitiven Form aus erfolgte die Differenzierung der beiden Familien divergent. Bei den Maïden verwuchs der Antennenstiel mit dem Epistom, die Orbita verhartete auf primitivem Stadium, ebenso der Scherenfuß, während die übrigen Pereiopoden sich extrem verlängerten. Bei den Parthenopiden blieb der Antennenstiel frei, dagegen erreichte die Orbita frühzeitig eine sehr viel vollständigere Ausbildung. Im Gegensatz zu den übrigen Pereiopoden zeigt der Scherenfuß eine enorme Vergrößerung.

Was die Herkunft dieser ganzen Gruppe betrifft, so wurden a. a. O. vom Verfasser die Corystiden als Vorfahrenformen angesehen. Doch besitzen diese im Gegensatz zu den primitiven Oxyrrhynchen eine wenn auch unvollkommene Orbita. Ein eventuelles Fehlen der Orbita bei den älteren Corystiden — über ihre Vorgeschichte fehlen fast sämtliche Unterlagen — ist freilich nicht ausgeschlossen. Abgesehen davon spricht aber auch die ganze Karapaxform gegen derartige Beziehungen. Gerade die Verschmälерung des Karapax nach vorn, die für die Oxyrrhynchen so charakteristisch ist und in der gleichen Weise auch sämtliche Alttertiärformen charakterisiert — „Dreieckskrabben“ — geht den Corystiden vollkommen ab; dort ist im Gegenteil der Karapax nach vorn etwas breiter. Die Corystiden sind sonach aus der Vorfahrenreihe auszuschließen. Das gleiche gilt für *Cancriformia* und *Xanthimorpha* mit ihren

wohl entwickelten Orbiten und für Ocypodoiden mit ihrem vier-eckigen Karapax. Es bleiben sonach die Dromiaceen. Innerhalb dieser sind die Dynomeniden und Dromiiden mit ihren wohl entwickelten Orbiten und ihrem Krabbenhabitus, sowie dem kurzen, vorn verbreiterten Karapax auszuscheiden. So bleibt nur noch die Möglichkeit einer Ableitung von Prosoḗponiden oder Homoliden, bzw. da die Prosoḗponiden auf einer zu niederen Organisationsstufe stehen, um unmittelbare Vorfahren sein zu können, von Homoliden. Diese haben mit den Oxyrrhynchen gemeinsam:

1. das zweispitzige Rostrum,
2. das Fehlen der Orbiten,
3. eine ganz auffällig ähnliche Entwicklungstendenz, die stark auf innere Verwandtschaft hindeutet: so besitzen beide Gruppen die Tendenz die vordere Karapaxhälfte zu verschmälern und lang nach vorn auszuziehen; in beiden Gruppen bilden sich zum Schutz der langgestielten Augen kräftige Supraocularornen usw.

Unterschiede bestehen nur insofern als die Homoliden auf dem Dromiaceenstadium stehen, also eine primitivere Organisationsstufe verkörpern. So bestehen keinerlei Schwierigkeiten, die Oxyrrhynchen unmittelbar von Homoliden abzuleiten.

Innerhalb der Ocypodoiden zeigen *Mictyridae* und *Ocypodidae* zahlreiche gemeinsame Züge gegenüber den Retroplumiden. Wodurch sich die beiden ersteren prinzipiell unterscheiden, das ist die fehlende Orbitalrinne und die andere Atemwassereinflußöffnung der Mictyriden, die hierin zweifellos aberrant sind. Die Frage nach der Entwicklung innerhalb der Ocypodoiden kommt sonach im wesentlichen auf einen Vergleich zwischen Retroplumiden einer- und Ocypodiden-Mictyriden anderseits heraus. Welche der beiden Gruppen ist die primitivere? Die Unterschiede liegen

1. in den reduzierten Augen der Retroplumiden im Gegensatz zu den kräftig entwickelten der Ocypodiden und Mictyriden,
2. im Fehlen der Antennulargruben bei den Retroplumiden,
3. in der beinförmigen Ausbildung der äußeren Maxillipeden bei Retroplumiden,
4. in den kräftigen, nicht eingefalteten Antennulen der Retroplumiden,
5. in der Reduktion des fünften Pereiopoden bei Retroplumiden.

Von diesen Punkten ist der erste unmittelbar aus der Lebensweise zu verstehen; die Retroplumiden sind ja Tiefseeformen! In Punkt 5 sind die Retroplumiden besonders differenziert, während sie sich in den Punkten 2, 3 und 4 primitiver verhalten. Zwar zeigen die Eryoniden, daß unter Umständen der dritte Maxilliped von einer ursprünglich differenzierten Form sich zu einfacher Beinform reduzieren kann; für eine derartige Reduktion könnte im vorliegenden Fall das breite Mundfeld der Retroplumiden sprechen. Ebenso könnten die kräftig entwickelten Antennulen als in Korrelation mit der Reduktion der Augen entstanden erklärt werden und hieraus schließlich auch das Verschwinden der Antennulargruben. Mit andern Worten: die Retroplumiden könnten als Anpassung an die Tiefsee von den Ocypodiden aus gedeutet werden.

Dagegen spricht:

1. die allgemeine Erfahrung, daß, wo nahe verwandte Gruppen in der Tiefsee und im Litoral verbreitet sind, die Tiefseeformen — abgesehen von speziellen Tiefseeanpassungen — die primitiveren und ursprünglicheren sind (vgl. bei den Dromiaceen, den Galatheiden, Geryoniden-Goneplaciden usw.).

2. die Lage der männlichen Geschlechtsöffnungen. Diese liegen nämlich bei den Retroplumiden in der ursprünglichen koxalen Lage, sind nur infolge des breiten Sternums mit einer auf das Sternum sich legenden Röhre bis dahin verlängert, während bei den Ocypodiden die männlichen Geschlechtsöffnungen sternal liegen. Eine Rückwärtsentwicklung infolge Tiefseeanpassung ist in diesem Punkt vollkommen ausgeschlossen.

3. das geologische Alter, indem die Retroplumiden schon aus der oberen Kreide bekannt sind, während die Ocypodiden erst im Alttertiär auftreten.

Die ältesten, schon in der Kreide verbreiteten Ocypodoiden sind also charakterisiert durch koxale Lage der männlichen Geschlechtsöffnungen, kräftige Antennulen und Fehlen der Antennulargruben, sowie das Fehlen echter Orbiten. Daß diesen Merkmalen zufolge Xanthoiden, Cancroiden usw. als Stammformen für die Ocypodoiden ausscheiden, daß diese vielmehr nur bei primitiven Dromiaceen und zwar speziell bei Prosoponiden von *Coelopus*-ähnlichem Habitus gesucht werden können, daß überdies in *Mitracites* aus dem Gault eine morphologisch und zeitlich vermittelnde Form bekannt ist, wurde schon an anderer Stelle (LÖRENTHEY-BEURLIN 1929) gezeigt.

Auch hinsichtlich der verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der *Cancriformia* kann im wesentlichen auf die früheren Ausführungen a. a. O. verwiesen werden. In einigen Punkten bedarf die damalige Darstellung jedoch geringer Modifikationen. Diese betreffen:

1. die Stellung der Lobocarciniden. Wegen des paarig gezähnten Rostrums wurde diese Familie damals den Xanthoiden zugerechnet. Das war zweifellos eine Überschätzung dieses einen Merkmals. Der Gesamthabitus, insbesondere der lobulierte Vorderseitenrand, Antennen- und Mundfeld zeigen so viele Ähnlichkeiten mit den Cancroiden und stehen innerhalb der Xanthoiden so isoliert, daß Verwandtschaft mit den Cancroiden angenommen werden muß. Das paarig entwickelte Rostrum ist durch die starke Breitenentwicklung ohne weiteres verständlich. Sämtliche Merkmale deuten auf Herleitung von Atelecycliden. Die Cancriden sind in mancher Hinsicht (Rostrum, Lage der Antennulen, Fehlen der Auswüchse am Hinterende des Hinterseitenrandes) primitiver als die Lobocarciniden und schließen enger an die Atelecycliden an, so daß eine Herleitung der jungtertiären Cancriden von den alttertiären Lobocarciniden nicht in Frage kommt. Beide Familien verhalten sich also iterativ zueinander.

2. die Herkunft der Atelecycliden. Diese wurden a. a. O. von Dynomeniden abgeleitet. Dagegen spricht jedoch die Ausbildung der Orbita. Bei den Dynomeniden ist der Supraorbitalrand einheitlich und somit eine vollständige Orbita vorhanden, während die Atelecycliden eine nur unvollständige Orbita besitzen. Damit, wie auch in den übrigen Merkmalen schließen sich die letzteren unmittelbar an die Corystiden an, die sich nur durch den noch mehr langgestreckten Karapax, sowie den weniger scharf ausgebildeten Seitenrand unterscheiden. Es sind also nicht die Dynomeniden, sondern die Corystiden als die Vorstufe der Atelecycliden zu betrachten.

Die Corystiden sind also als primitivste Stufe den Cancroiden zuzureihen, während die Oxyrrhynchen unmittelbar aus Homoliden hervorgegangen sind. Damit verschiebt sich auch die Frage nach der Beziehung zwischen *Cancriforma* und *Dromiacea*. Dynomeniden, wie Dromiiden scheiden mit ihrem verkürzten und verbreiterten Cephalothorax und den wohlentwickelten Orbiten aus der Vor-

fahrenreihe aus. Es kommen nur Homoliden oder Homolodromiiden in Betracht, wobei eine sichere Entscheidung vorläufig nicht möglich ist. Da die größte Karapaxbreite nach vorn liegt, dürfte mehr Wahrscheinlichkeit für die Homolodromiiden als die Homoliden bestehen.

Die vier Subtribus der *Dromiomorpha* bilden sonach eine wohlumschriebene Einheit. Die primitivste Stufe wird durch die langgestreckten Prosoptoniden, Homolodromiiden und Homoliden, denen eine eigentliche Orbita und ein deutlicher Seitenrand noch abgeht und wo die Augentiele noch über den Antennulen inserieren, gebildet. Brachyure Typen werden von hier aus auf den verschiedensten Wegen hervorgebracht, einmal in den Dynomeniden und Dromiiden, die noch auf dem Dromiaceenstadium verharren, da eine Antennulargrube noch nicht gebildet wird. Weitere Umbildungsfähigkeit zu echten Brachyuren scheint diesen spezialisierten brachyuroiden Dromiaceentypen abzugehen. Denn Ocypodoiden, Oxyrrhynchen und Cancroiden schließen unmittelbar an die primitiveren Gruppen an.

Die verwandtschaftlichen Verhältnisse innerhalb der *Xanthimorpha*, und zwar beider hierher gehöriger Subtribus, wurden schon an anderer Stelle ausführlich diskutiert (LÖRENTHEY-BEURLIN 1929 und BEURLIN 1930), so daß hier eine Hervorhebung der wichtigsten Grundzüge genügt und nur für einige wenige Punkte, in denen die obige Darstellung von meiner früheren abweicht, eine Begründung notwendig ist. Das betrifft vor allem das neu geschaffene Subtribus der *Portunoidea*, das im Gegensatz zu früher mit den Xanthoiden vereinigt wurde.

Wenn die Portuniden a. a. O. vom Verfasser mit den Cancriden in Beziehung gebracht wurden, so ging er dabei vor allem von der zoologischen Annahme aus, daß die Carcininen die primitivsten Vertreter der Portuniden seien, und diese scheinen ja tatsächlich an Cancriden-ähnliche Typen anzuschließen. Aber wie in so vielen Fällen hat sich doch auch hier wieder gezeigt, daß eine Rückwärtsprojizierung von den Verhältnissen der Gegenwart aus ein unrichtiges Bild ergibt. Tatsächlich treten nämlich im Alttertiär die Carcininen sehr stark zurück, während die Lupinen und die auf das Alttertiär beschränkten Psammocarcininen vorherrschen. Das deutet darauf hin, daß die Psammocarcininen die primitivsten Portuniden sind, und diese Unterfamilie zeigt, wie die hier an-

schließenden Lupinen und Portuninen in dem median geteilten Rostralrand die gleichen Verhältnisse, wie die Xanthoiden. Dazu kommt noch die Tatsache, daß bei dem ältesten fossilen Portunoidentypus, bei *Carcineretes*, diese xanthoiden Züge noch ausgeprägter vorhanden sind. Dieser Befund spricht sehr stark gegen eine Herleitung der Portunoiden von *Cancriformia*. Wenn nun weiterhin unter den rezenten Portuniden die auf die Tiefsee beschränkte Gattung *Benthochascon* — daß die Tiefsee im allgemeinen primi-



Fig. 52. *Portunoidea*, *Benthochascon*, Habitusbild, rezent (n. DOFLEIN). Vgl. auch Fig. 22 (*Carcineretes*).

tive Formen beherbergt, ist schon a. a. O. gezeigt worden — ausgesprochen Xanthiden-ähnlich ist, so wird dadurch diese Annahme noch weiter gestützt.

Über diese an sich schon eindeutigen Befunde hinaus ist aber noch festzustellen, daß die Zähnelung des Vorderseitenrandes bei den Portunoiden große Ähnlichkeiten mit der bei primitiven Xanthoiden zeigt, nicht aber vergleichbar ist mit Dromiomorphen, ebenso in der Mund- und Antennenregion. Auf die charakteristische Ausbildung der Magenregion bei Xanthoiden und Portunoiden im Gegensatz zu den Dromiomorphen ist oben schon hingewiesen worden.

Aus all diesen Tatsachen ist nur ein Schluß möglich, nämlich daß die Portunoiden nicht zu den *Cancriformia* gehören, daß vielmehr enge Beziehungen zu den Xanthoiden bestehen, in der Art, daß Portunoiden und Xanthoiden verschiedenartige Anpassungsrichtungen von einem gemein-

samen Grundtypus aus sind, der ungefähr *Panopeus*-ähnlich (also Menippinen- oder Xanthinen-ähnlich) gewesen sein muß.

Innerhalb der Xanthoiden sind die Xanthiden die primitivste Familie und innerhalb der Xanthiden wieder die Menippinen und Xanthinen, die bis zum Cenoman zurückgehen, also nur wenig älter sind als die Portunoiden. Die Aufspaltung in die beiden Subtribus erfolgte schon sehr frühzeitig. Durch verschiedenartige Differenzierung, vorwiegend jedoch als mehr oder weniger ausgesprochene Riformen, entwickeln sich im Lauf des Tertiärs hier-

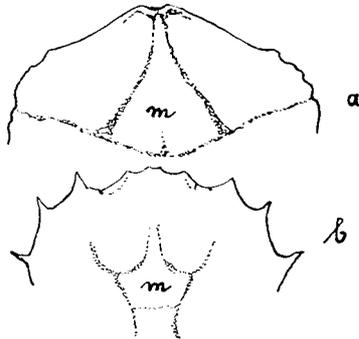


Fig. 53. Vorderer Teil des Karapax mit der Mesogastralregion (m): a von einem Dromiomorphen (*Dromiopsis*); b von einem Xanthimorphen (*Geryon*).

aus die übrigen Unterfamilien. Als Anpassung an andere Fazies, nämlich schlammig sandigen Untergrund, bilden sich aus den Menippinen in der Oberkreide, die mit diesen durch Übergänge verbundenen und ungefähr auf gleicher Organisationsstufe stehenden Geryoniden heraus, deren Blütezeit in das ältere Tertiär fällt. Auch diese Anpassungsrichtung zeigt im Alttertiär eine reiche Aufspaltung:

1. *Goneplacidae*. Nach ihrer Organisation und ihrem geologischen Auftreten sind die Pseudorhombilinen die primitivsten Vertreter; die hierher gehörigen Alttertiärgattungen *Plagiolophus*, *Branchioplax* u. a. deuten in jeder Hinsicht auf engste Beziehungen zu den Geryoniden. Die Pinnotheriden sind eine aberrante Weiterbildung der Goneplaciden.

2. *Grapsidae*. Die große Seltenheit fossiler Grapsiden dürfte durch den Lebensraum — Strandbewohner, daher ungünstige Fossilisationsbedingungen — bedingt sein. Die Tendenz zur Vergrößerung der Orbita, die offene Orbitalspalte, die Ausbildung der

Pereiopoden, der viereckige Karapax deutet auf Herkunft von Geryoniden, während den Xanthiden ganz anderartige Entwicklungstendenzen zukommen. Die Gecarciniden sind eine extreme Weiterbildung des Anpassungstyps der Grapsiden.

3. *Potamonidae*. Entsprechend der koxalen Lage der männlichen Geschlechtsöffnungen scheidet die Goneplaciden, Pinnotheriden, Grapsiden und Gecarciniden als Stammformen aus. In Betracht kommen Xanthiden und Geryoniden. Da fossile Formen sehr selten sind und erst vom Jungtertiär an — dann aber schon vollkommen typisch auftreten, ist eine sichere Entscheidung der Herkunft schwer. Da jedoch morphologisch und biologisch stärkere Anklänge an Geryoniden bestehen — beschrieb ja doch DOFLEIN sogar *Geryon* als Potamoniden! — dürfte die Herleitung von Geryoniden mehr Wahrscheinlichkeit besitzen*).

Interessant ist die Frage nach der Herkunft der *Xanthimorpha*. Im allgemeinen gelten die in dieser Abteilung zusammengeschlossenen Familien als die höchststehenden Brachyuren und werden daher an Cancriden oder ähnliche Formen angeschlossen. Während jedoch die *Cancriformia* nur bis in die oberste Kreide zurückgehen und ihre eigentliche Entwicklung, wie die Oxyrrhynchen erst im Tertiär durchmachen, gehen die *Xanthoidea* ziemlich formenreich in die Oberkreide zurück und lassen sich eindeutig bis ins Cenoman verfolgen. Es besteht kein Grund, diesen Befund durch den Hinweis auf die Zufälligkeiten der Überlieferung abzutun, zudem die *Cancriformia* in der Oberkreide noch auf sehr primitiver, Dromiaceen-ähnlicher Organisationsstufe stehen, während die Xanthiden schon in der Unterkreide ausgesprochen typisch ausgebildet sind. Die *Xanthimorpha* können also entweder von unterkretazischen Dromiaceen oder unmittelbar von einer makruren Stammgruppe abgeleitet werden.

Aus diesen Überlegungen heraus wurden seinerzeit vom Verfasser (LÖRENTHEY-BEURLEN 1929) die Eryoniden als makrure Vorfahrengruppe der *Xanthoidea* betrachtet, da hinsichtlich der Lage der Augen im Verhältnis zu den Antennen, der Ausbildung der Orbita, des Stirnrandes, des scharfen und gezähnten Seitenrandes weitgehende Übereinstimmung besteht. Andererseits fehlt den Eryoniden freilich der Exopodit am äußeren

*) Nur kurz sei darauf hingewiesen, daß die Potamoniden, die doch offenbar erst junger Entstehung sind — die Süßwasserablagerungen des Alttertiär haben keine Potamoniden geliefert — wahrscheinlich polyphyletischer Entstehung sind und die Ähnlichkeiten nur durch Konvergenz infolge der gleichartigen Lebensbedingungen im Süßwasser bedingt sind. Hat ja doch BALSS neuerdings (1929) auf die Polyphyly einiger Unterfamilien der Potamoniden mit Recht aufmerksam machen können.

Maxillipeden. Da dieser aber ontogenetisch noch angelegt wird und der Übergang zwischen makrurem und brachyurem Stadium ein metakinetischer Vorgang gewesen sein kann, d. h. ohne Vorhandensein adulter Zwischenstadien, kann dieser Unterschied als solcher nicht allzu schwer wiegen. Wesentlicher schon sind die grundsätzlichen Unterschiede in der Ontogenie der *Eryonidea* und *Xanthoidea*. So sind auf dem ersten larvalen Stadium bei den Eryoniden die beiden ersten Pereiopoden wohlentwickelt und mit Scheren versehen, während bei den *Xanthoidea* auf dem ersten Stadium, wie bei den übrigen Brachyuren die Pereiopoden überhaupt noch fehlen; Scheren werden erst wesentlich später und dann nur am ersten Paar entwickelt. Ferner machen die Eryoniden ein Mysis-Stadium durch, während bei den Xanthoiden an den Pereiopoden keine Exopoditen mehr angelegt werden. Nun haben sich ja zweifellos die Brachyuren hierin ursprünglich primitiver verhalten, indem die Pereiopoden noch als Spaltfüße angelegt wurden (*Dromia*!) und auch die jurassischen Eryoniden waren hinsichtlich ihrer Ontogenie noch primitiver (vgl. oben). Aber doch ist die Übereinstimmung in der Ontogenie zwischen *Dromiomorpha* und *Xanthimorpha* eine so große, daß gemeinsame Herkunft wahrscheinlich wird, während die frühzeitig stabil werdenden Eryoniden mit ihrer ganz abweichenden Ontogenie als Stammform nicht in Frage kommen können. Die xanthoiden Merkmale der Eryoniden sind als Konvergenzen zu betrachten (bedingt durch die starke Verbreiterung und dorsoventrale Abplattung des Karapax); und bezeichnenderweise treten die gleichen xanthoiden Merkmale auch — wenngleich weniger extrem — bei den Scyllariden auf.

Was die sonach anzunehmenden Beziehungen zwischen den ältesten und primitivsten Xanthimorphen und den unterkretazischen Dromiomorphen betrifft, so sind hier tatsächlich Formen bekannt geworden, die eine vermittelnde Stellung einnehmen, das sind vor allem die aus dem Gault stammenden Gattungen *Etyus* und *Xanthosia*. Diese beiden Gattungen sind hier im Gegensatz zu der früheren Darstellung des Verfassers (LÖRENTHEY-BEURLIN 1929) zu den Dynomeniden gestellt worden, wie das auch GLAESSNER vorgeschlagen hat. Für *Etyus* ist eine solche Zureihung zweifellos, wie die einfach dreieckige Stirn schon zeigt. Auch die Regionengliederung, insbesondere die Ausbildung der dreieckigen Mesogastralregion stimmt mit den Dromiomorphen überein. Auf der andern Seite bestehen jedoch auch deutliche Anklänge an die primitiven Xanthimorphen. Diese sind noch gesteigert bei *Xanthosia* — schon dieser von BELL eingeführte Name bringt das zum Ausdruck, ebenso die Tatsache, daß *Xanthosia Fischeri* M. EDW. von A. MILNE EDWARDS zu *Xantho* gestellt wurde —. Wenn auf der einen Seite die Karapaxgliederung fast vollkommen mit *Etyus* übereinstimmt, so ist auf der andern Seite der Rostralrand durchaus in xanthoider Art entwickelt, nämlich breit und median geteilt. *Xanthosia* müßte dementsprechend eigentlich schon als Xanthide bezeichnet werden. Auch die im Oberjura verbreitete Dynomenidengattung *Cyclothyreus* zeigt, wie a. a. O. gezeigt wurde, eine