

sehr auffällige Annäherung an den xanthoiden Typus. Leider sind Antennar- und Mundregion dieser Gattung nicht bekannt.

Sichere Schlüsse sind aus diesen Befunden naturgemäß vorläufig nicht aufzubauen. Es müßte die Mund- und Antennarregion der in Frage stehenden Gattungen gründlich neu untersucht werden. Immerhin ergibt sich, daß die primitiven unterkretazischen Dynomeniden und die ältesten Xanthimorphen morphologisch unmittelbar aneinander anschließen, woraus gefolgert werden kann, daß die Xanthimorphen schon in der Unterkreide über Dynomeniden aus Dromiomorphen sich entwickelt haben.

Sehr klar und eindeutig ist schließlich die dritte Abteilung der Brachyuren, die *Oxystomata*, durch die oxystome Mundbildung umschrieben. Das Tribus der *Gymnopleura* hat seine Hauptentfaltung schon in der Kreide und dem Alttertiär. Sowohl durch die geologische Verbreitung, wie auch durch das primitivere, weniger reduzierte Sternum weist sich die Familie der *Raninellidae* als die primitivere aus. Die Entwicklung ist eine sehr charakteristische: die länglich ovale Karapaxform bleibt erhalten; dagegen zeigt der Vorderrand eine fortschreitende Differenzierung und das Sternum eine fortschreitende Reduktion. Die ursprünglich deutliche Karapaxgliederung verschwindet nahezu vollkommen. Die in beiden Geschlechtern koxale Lage der Geschlechtsöffnungen, das nur unvollständig eingeschlagene Abdomen und die sehr charakteristischen, aber primitiven Scheren — der Propodus ist nicht zu einem eigentlichen Scherenfinger verlängert, sondern einfach distal verbreitert und der Dactylus wird dagegen eingeklappt — stellen die Gymnopleuren auf eine durchweg niedrige Organisationsstufe.

Demgegenüber zeigen die *Calappoidea* mehr brachyuren Habitus. Als die primitivsten Vertreter dieses Tribus gelten meist die Dorippiden, die durch die subdorsale Lage des letzten oder der beiden hinteren Pereiopoden an gewisse Dromiaceen erinnern und an solche anschließen sollen. Auch die in beiden Geschlechtern koxale Lage der Geschlechtsöffnungen wird für diese Annahme ausgewertet. Dem steht gegenüber, daß die Dorippiden fossil erst vom Eozän an auftreten, während die Callappiden schon vom Gault an eine reiche Entwicklung aufweisen. Bei diesen letzteren sind die Pereiopoden normal entwickelt; das gleiche gilt wohl auch für die primitiveren Gymnopleuren (Raninelliden), während die jüngeren

Vertreter derselben ebenfalls subdorsale Lage des letzten Pereiopoden zeigen. Die Umbildung und subdorsale Lage der hinteren Pereiopoden dürfte daher auch bei den Dorippiden erst sekundär und unabhängig entstanden sein.

Die ältesten Vertreter der *Calappoida* sind die Calappiden, mit der im Gault formenreich vertretenen Gattung *Necrocarcinus*. In Oberflächengliederung und Skulptur zeigt diese Gattung weitgehende Ähnlichkeiten mit den gleichzeitigen Raninelliden (z. B. *Notopocorystes*). Die vorhandenen Unterschiede im Karapax sind einzig durch die stärkere Verkürzung desselben bei *Necrocarcinus* bedingt. Bei den rezenten Calappiden sind die weiblichen Geschlechtsöffnungen sternal und das Abdomen ist fest unter das Sternum geschlagen. Ob das auch für *Necrocarcinus* gilt, ist durchaus zweifelhaft, ja unwahrscheinlich. Das Abdomen ist zwar nicht bekannt, aber gerade diese Tatsache, daß es nie mit dem Karapax zusammen erhalten ist, deutet darauf hin, daß es nicht fest eingeschlagen war. Auch die noch ursprünglichere, koxale Lage der weiblichen Geschlechtsöffnungen — entsprechend dem Verhalten der Gymnopleuren — ist wahrscheinlich. Die Schere zeigt bei *Necrocarcinus* bemerkenswerterweise den gleich primitiven Habitus, wie bei den Gymnopleuren.

Was trotzdem gegen eine Herleitung der Calappiden von Gymnopleuren spricht, das ist die Ausbildung des Sternums. Schon die primitivsten Gymnopleuren besitzen die charakteristische Ausgestaltung der vorderen Sternalsegmente. Leider ist bei *Necrocarcinus* auch das Sternum nicht bekannt. Aber von den rezenten Calappiden aus geschlossen, war dasselbe auch bei *Necrocarcinus* normal einfach entwickelt. So wird es wahrscheinlicher, daß die Calappiden zwar nicht unmittelbar aus Gymnopleuren hervorgegangen sind, daß aber doch beide Gruppen durch eine gemeinsame Stammform miteinander verknüpft sind. Die Annäherung zwischen den unterkretacischen Gymnopleuren und *Necrocarcinus*, die typisch oxystome Mundbildung läßt kaum eine andere Möglichkeit zu. Während nun die Gymnopleuren in vieler Hinsicht primitiv bleiben — wurden sie ja doch vielfach den Anomuren zugerechnet, denen sie auch ihrer Organisationsstufe nach weitgehend entsprechen —, werden die Calappiden schon in *Necrocarcinus* brachyroid. Und diese brachyroide Entwicklungsgruppe zeigt im Gegensatz zu den Gymnopleuren eine sehr reiche Entfaltung.

Die Dakoticaneriden dürften wohl in die nächste Nähe von *Necrocarcinus* gehören, nicht zu den Dromiaceen. Doch sind eingehendere Untersuchungen hierüber abzuwarten.

Daß die Dorippiden nicht als primitiv anzusehen sind, wurde schon kurz erwähnt. Der älteste Vertreter der Familie — *Goniochele* aus dem Eozän — hat zwar schon subdorsal verlagerte, hintere Pereiopoden und klingt auch sonst stark an rezente Dorippiden an; auf der andern Seite schließt diese Gattung aber unmittelbar an gewisse „*Necrocarcinus*“-Formen an, so z. B. an „*Necr.*“ *Hannae* RATHB. Noch engere Beziehungen dürften zu *Orithopsis* aus dem Gault bestehen. Bezeichnenderweise zeigen die Scheren von *Goniochele* auch noch den Typus der *Necrocarcinus*-Schere, im Gegensatz zu den rezenten Dorippiden. So läßt sich morphologisch die Abspaltung der Dorippiden von Calappiden recht gut verfolgen, trotz dem nicht reichlichen, vorliegenden Material. Die noch koxale Lage der Geschlechtsöffnungen und das unterkretacische Alter der Gattung *Orithopsis* deutet an, daß die Dorippiden sich frühzeitig schon abgespalten haben.

Die höchste Differenzierung erreichen die Oxystomen in den erst mit dem Tertiär erscheinenden Leucosiiden. Das geringe fossile Material erlaubt leider keine Klärung der Entwicklung innerhalb der heute sehr formenreichen Familie. Die starken morphologischen Anklänge der Leucosiiden an die alttertiäre Gattung *Calappilia* macht Herkunft von Calappiden sehr wahrscheinlich.

Was die Herkunft der Oxystomen betrifft, so sind hier in erster Linie die Gymnopleuren und *Necrocarcinus* als die primitivsten und ältesten Vertreter zu berücksichtigen. BOURNE hat die Gymnopleuren unmittelbar von Astacuren abgeleitet, ohne den Umweg über die Dromiaceen, eine Ansicht, die VAN STRAELEN übernommen hat, während Verfasser (LÖRENTHEY-BEURLÉN) eine Herleitung von Anomuren (*Hippidea*) annehmen wollte. Sicher ist, daß *Xanthimorpha*, *Cancriforma* usw. entsprechend dem andersartigen Mundrahmen, der vielfach koxalen Lage der Geschlechtsöffnungen und dem hohen Alter der Oxystomen von vornherein auszuschließen haben. In Frage kommen entweder primitive Dromiaceen (Prosoponiden) oder unmittelbar makrure Formen. Unter den makruren Formen haben die *Trichelida* mit ihren hoch entwickelten Scherenfüßen von vornherein auszuschließen, ebenso die stark differenzierten Eryoniden und Scyllariden. Den *Pemphicoida*

gegenüber fehlen zeitliche und morphologische Zwischenglieder. Es bleiben sonach nur die *Anomocarida*, die ja in den *Lithodidae* (*Paguridea*) die Tendenz zur Brachyurenbildung erkennen lassen. Doch läßt die Ausbildung der Scheren, des Sternums und die abweichende Oberflächengliederung das sehr wenig wahrscheinlich sein. So kommen praktisch nur die Prosoponiden oder die Homolodromiiden in Frage. Und tatsächlich besteht kein Grund, der eine derartige Herleitung unmöglich machen würde; im Gegenteil rein morphologisch wie zeitlich schließen die unterkreatacischen Raninelliden unmittelbar an Prosoponiden an.

Die Brachyuren stellen somit eine vollkommen einheitliche, monophyletische Gruppe dar — im Gegensatz zu den verschiedenen Versuchen der letzten Jahre (BOURNE, VAN STRAELEN und der Verfasser), die Brachyuren als polyphyletisch zu betrachten —, deren primitivste Vertreter durch die Homolodromiiden und Prosoponiden im Jura dargestellt sind, die also gleichzeitig mit den Anomuren (*Galatheites*, *Palaeomunidopsis*) auftreten. Zwischen diesen ältesten Vertretern der beiden Abteilungen bestehen nun zahlreiche grundsätzliche Übereinstimmungen, die durch die weitere Entwicklung, die in vielen Punkten parallel verläuft, noch vermehrt werden. So ist gemeinsam der Grundtypus der Karapaxgliederung, die Herausbildung eines scharfen Seitenrandes, die Entwicklung eines kräftigen Sternums, die Tendenz, das Abdomen unter das Sternum zu klappen; weiterhin zeigen Mund- und Antennarregion weitgehende Übereinstimmungen, die Ontogenie verläuft fast vollkommen gleichartig; die Kiemen zeigen übereinstimmende Entwicklung usw. Anomuren und Brachyuren sind sonach zweifellos nahe miteinander verwandt; ihr gleichzeitiges Auftreten zeigt, daß sie sich durch verschiedenartige Differenzierung von einer gemeinsamen Stamform aus entwickelt haben. Dabei stellen die Anomuren die Gruppe dar, die offensichtlich auf primitivem Entwicklungsstadium stehen geblieben ist, während die eigentlich sich weiterbildende Gruppe die Brachyuren darstellt.

Zusammenfassend erkennen wir:

1. Die Heterura treten im Jura auf, und gleich mit ihrem ersten Auftreten spalten sie sich in ihre beiden Abteilungen Anomura und Brachyura, die sich vollkommen getrennt weiter entwickeln.

2. Während die Anomura nie eine reichere Entwicklung erlebt haben, entwickeln sich die Brachyuren unglaublich formenreich.

3. Eine erste Entfaltungsperiode erleben die Brachyuren schon im Oberjura, indem von den primitivsten Homolodromiiden aus die Homoliden, Prosoponiden, Dynomeniden sich herausbilden.

4. Die Hauptentfaltung und der Übergang vom anomuren zum dromioiden Entwicklungsstadium erfolgt jedoch erst in der Unterkreide.

5. In dieser Periode bilden sich aus den Dynomeniden die primitivsten Xanthimorphen, doch tritt diese Gruppe zunächst noch

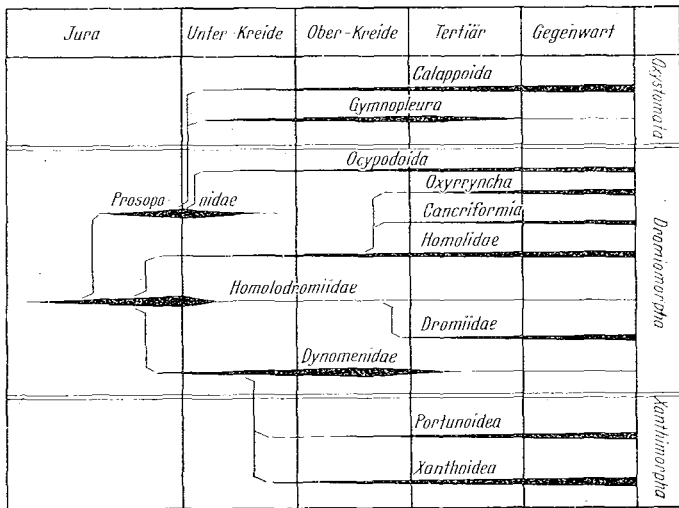


Fig. 54. Entwicklungsschema der Brachyuren.

stark zurück, aus den Prosoponiden oder Homolodromiiden bilden sich die Oxystomen. Ebenfalls an Prosoponiden (*Coelopus*) schließen die auf dromioidem Entwicklungsstadium stehenbleibenden Ocyropoiden an.

6. Eine dritte, ebenfalls wieder explosiv reiche Entfaltungsperiode fällt in die oberste Kreide und die Wende gegen das Tertiär: nunmehr bildet sich das eigentliche Brachyurenstadium heraus. Aus den Homoliden entstehen die Oxyrrhynchen und *Cancriformia*, aus den Homolodromiiden die Dromiiden. Die Oxystomen erleben die reiche Entfaltung der brachyuroiden *Calappoidea*, und die bis dahin zurücktretenden Xanthimorphen werden zur vorherrschenden Gruppe innerhalb der Brachyuren.

5. Beziehungen zwischen den vier Unterordnungen

Anomocarida und *Heterura* treten erst vom Jura an auf; *Trichelida* und *Palinura* machen schon in der Trias eine reiche Entwicklung durch. Die beiden letzteren Unterordnungen sind daher auch als die primitiveren anzusehen; die ersteren als die abgeleiteten und höher differenzierten. Eindeutig ist das auf den ersten Blick bei den Heteruren, die ja unter sämtlichen Dekapoden die stärkste Abwandlung vom ursprünglichen Typus erfahren haben. Weniger eindeutig scheint das für die *Anomocarida* zu gelten; werden ja doch seit BOAS allgemein die Natantier in ihrer Gesamtheit als besonders primitiv betrachtet — also auch die Eucyphiden —, insbesondere die Gruppen, denen im adulten Stadium noch ein Exopodit auf den Pereiopoden zukommt. Demgegenüber ging freilich schon aus früherem hervor, daß der Besitz von Exopoditen bei einigen Subtribus der Eucyphiden nicht als primitives Merkmal, sondern als besondere Spezialisierung zu betrachten sei. Ferner deutet die Tatsache, daß Tendenz zur Brachyurenbildung auch bei den *Anomocarida* besteht, darauf hin, daß diese auf höherer Organisationsstufe stehen als die rein makruren Tricheliden und Palinuren.

Es seien zunächst Herkunft und Beziehungen dieser beiden jüngeren Unterordnungen betrachtet. Innerhalb der *Anomocariden* werden die Eucyphiden, entsprechend ihrer natanten Lebensweise, im allgemeinen an die Penaeiden angeschlossen, während die Herpocariden über die Thalassiniden von Nephropsiden hergeleitet werden. Wie schon oben gezeigt, gehen die Eucyphiden in Wirklichkeit auf primitive Thalassiniden zurück und haben mit den Penaeiden nicht das geringste zu tun. Da auch die Paguriden auf Thalassiniden zurückgehen, ist einzig die Frage nach der Herkunft der Thalassiniden kurz zu diskutieren.

Können die Thalassiniden tatsächlich von Nephropsiden abgeleitet werden? Gemeinsam mit den Nephropsiden sind die Trichobranchien; eine Übereinstimmung, die aber sämtliche primitivere Dekapoden mit umfaßt, und daher bedeutungslos ist. Gemeinsam ist die Verkleinerung des ersten Abdominalsegments, aber auch das ist ein Merkmal, das sämtlichen reptanten Dekapoden zukommt und sich, wie die Nephropsiden und die Paranephropsiden zeigen, bei reptanter Lebensweise sehr rasch herausbildet; auch diese Übereinstimmung ist daher unwesentlich. Für die freie Beweglichkeit des letzten Thorakalsegments, die den Thalassiniden zukommt

und auch bei den Potamobiiden sich herausbildet, dürfte das gleiche gelten wie für die Größenreduktion des ersten Abdominalsegments; wahrscheinlich stehen diese beiden Merkmale in einer gewissen Korrelation zueinander. Das gleiche gilt für alle weiteren übereinstimmenden Merkmale (das Vorhandensein einer Antennendeckschuppe, einer Diäresis, eines langen Abdomens, der Tatsache, daß das Epistom nicht mit dem Karapax verbunden ist usw.). Die sämtlichen beiden Gruppen gemeinsamen Merkmale müssen demnach bei einer Diskussion der Verwandtschaftsverhältnisse ausscheiden und können nicht für spezielle Beziehungen zwischen Nephropsiden und Thalassiniden ins Feld geführt werden.

Von um so grundsätzlicherer Bedeutung sind dafür die Unterschiede, die zwischen beiden Gruppen bestehen:

1. Die Weichhäutigkeit des Karapax. Es wäre allerdings denkbar, daß die Weichhäutigkeit erst bei den Thalassiniden infolge ihrer Lebensweise erworben wurde, aber innerhalb der Nephropsiden besteht nicht die geringste Tendenz, die auf eine Rückbildung des Panzers hindeutet.

2. Die Rückbildung, die das Abdomen bei den Thalassiniden durchmacht, die bei den Paguriden noch gesteigert auftritt. Nirgends innerhalb der Nephropsiden, auch nicht innerhalb der ganzen Unterordnung der Tricheliden, zeigt sich die Tendenz auch nur einer geringen Rückbildung des Abdomens, dasselbe ist im Gegenteil auch, trotz der benthonischen Lebensweise, stets kräftig und normal entwickelt.

3. Wesentlich eindeutiger ist die Verschiedenheit in der Ausbildung der Scherenfußpaare. Hier gilt das gleiche, wie oben schon bei der Diskussion der Eucyphiden gesagt wurde, aber in noch viel ausgeprägterer Weise. Denn die Tatsache, daß auch bei den reptanten Paranephropsiden und Nephropsiden, trotzdem die beiden hinteren Scherenpaare funktionslos sind, bei deren reptanter Lebensweise, diese nicht rückgebildet werden, zeigt deutlich, daß dieses Merkmal ausgesprochen stabil ist. Die in dieser Hinsicht so überaus variablen Thalassiniden, bei denen im Höchstfall zwei Scherenpaare vorhanden sind, unterscheiden sich in diesem Punkt sonach ganz grundsätzlich.

4. Das Vorhandensein einer Stylamblys bei den primitiven Thalassiniden. Daß diese bei den Thalassiniden funktionslos ist, geht daraus hervor, daß sie sehr rasch reduziert wird. Es kann also nur ein Merkmal vorliegen, das schon die Vorfahren der

Thalassiniden erworben haben. Nun besitzen die Nephropsiden ebensowenig wie die Penaeiden eine Stylamblys. Wenn diese bei den Tricheliden, wo sie nicht funktionslos wäre, nicht erworben wird, dann sollte sie bei den Abkömmlingen, die sie nicht mehr brauchen, gebildet werden, nur um sofort wieder der Reduktion anheim zu fallen?

Hieraus geht meines Erachtens eindeutig hervor, daß eine Herleitung der Thalassiniden von Nephropsiden gänzlich ausgeschlossen ist, und damit scheiden auch die gesamten Tricheliden aus. Da die Heteruren, die ja gleichzeitig auftreten und bei denen das Abdömen viel stärker reduziert ist, naturgemäß von vornherein nicht in Frage kommen, so bleiben einzig die Palinuren als mögliche Vorfahren der Thalassiniden.

Die Palinura erweisen sich nun hinsichtlich der Ausbildung der Pereiopoden, die meist nur in Klauen endigen oder subchelat werden, wesentlich primitiver als die Tricheliden und entsprechen dem, was wir von den Vorfahren der Thalassiniden verlangen müssen. Ebenso ist, wie die rezenten *Scyllaridea* erkennen lassen und die Eryoniden bestätigen, eine Stylamblys vorhanden. Auch stehen die Palinura noch auf dem Entwicklungsstadium der Trichobranchien. Damit zeigt sich, daß gerade in den Punkten, nach denen eine Herleitung der Thalassiniden von Nephropsiden ausgeschlossen wird, Übereinstimmung mit den Palinura besteht.

Innerhalb der Palinura kommen nun speziell die *Scyllaridea* und die *Eryonidea* praktisch nicht in Betracht. Die *Scyllaridea* nicht, da bei ihnen die Antennendeckschuppe reduziert ist und überhaupt die Antennarregion wesentliche Differenzierungen besitzt; auch treten sie erst vom Oberjura an auf. Die *Eryonidea* nicht, da der extrem dorsoventrale, abgeflachte Karapax, die Ausbildung der Orbiten, die Entwicklung der Pereiopoden und der Scherenpaare grundsätzlich abweichende Verhältnisse zeigt. Dies gilt nicht für die dritte Abteilung der Palinura, für die *Glypheidea*. Zwar ist bei den *Pemphicoidea* der Karapax zylindrisch bis schwach dorsoventral abgeflacht; aber bei den *Glypheoidea* ist der Karapax zylindrisch bis schwach lateral abgeflacht, also die gleichen Formverhältnisse, wie bei den Thalassiniden. Es ist kein einziges Merkmal vorhanden bei den *Glypheoidea*, das eine Ableitung der Thalassiniden unmöglich machen würde. Darüber hinaus aber läßt die Familie der Mecochiriden eine den Thalassiniden vollkommen gleiche Anpassungsrichtung erkennen: Weichhäutigkeit des Panzers und ähnliche Umbildung

im Dienste einer gleichartigen limnobenthonischen Lebensweise. Wenn die Mecochiriden selber auch nicht die unmittelbaren Stammformen der Thalassiniden sein können, da der Skaphozerit schon reduziert ist, während bei den Thalassiniden diese Reduktion erst im Lauf der Entwicklung einsetzt, so geht doch daraus hervor, daß eine entsprechende Entwicklungstendenz die Glypheiden während des Jura beherrschte.

Daraus folgt absolut eindeutig, daß die Thalassiniden Abkömmlinge der jurassischen Glypheidea sind. Alle Ähnlichkeiten zwischen Eucyphiden und Penaeiden, die eventuellen Ähnlichkeiten zwischen Thalassiniden und Nephropsiden, sind einzig durch Konvergenz bedingt.

Was die Stellung und Herkunft der *Heterura* betrifft, so ist diese Frage vom Verfasser schon verschiedentlich diskutiert worden. Da, wie gezeigt wurde, sämtliche Brachyuren auf ein Prosoponidenstadium zurückgehen, und weiterhin die Prosoponiden und die primitiven Galatheiden weitgehende Übereinstimmungen zeigen, konzentriert sich das Problem der Herkunft der Heteruren auf die Frage nach der Abstammung der Prosoponiden und Galatheiden. Im allgemeinen wurden diese Gruppen bisher von den Astacuren abgeleitet, vor allem unter dem Eindruck der Darlegungen BOUVIERS. Das starre Festhalten an dem Vorhandensein von drei Scherenfußpaaren bei sämtlichen Tricheliden schließt allein schon, abgesehen von sonstigen Unterschieden, diese Möglichkeit aus. Diese Schwierigkeit besteht nicht hinsichtlich der *Anomocarida*, zumal ja die Paguriden eine starke Annäherung an den Heteruren-, ja in den Lithodiden sogar an den Brachyurentyp erkennen lassen. Eine Herleitung der Heteruren von den Anomocariden ist trotzdem nicht möglich, und zwar vor allem aus folgenden Gründen:

1. Die Heteruren treten vom Lias an auf und entfalten sich postjurassisch, also gleichzeitig mit den Anomocariden.
2. Der Karapax ist bei den Anomocariden fast ausnahmslos weichhäutig (einzige Ausnahme die aberranten, jungen Lithodiden), während für die Heteruren ebenso ein fester Panzer charakteristisch ist.

Eine Herleitung von den Anomocariden ist sonach ausgeschlossen, wie eine solche von den Tricheliden. Gewisse Ähnlichkeiten zwischen den primitiven Heteruren und den primitiven Anomocariden (vgl. die frühere Zusammenfassung der *Anomura*!), sowie die Tatsache, daß die Kiemen in beiden Gruppen eine

gleichartige Umbildung erfahren, deutet aber auf gleiche oder nahe verwandte Stammformen, die sonach, wie auch das vorhergehende zeigt, nur unter den *Palinura* gesucht werden können.

Von den verschiedenen Abteilungen der Palinuren sind, wie schon aus früherem hervorgeht, die *Eryonidea* von vornherein auszuscheiden. Die eigenartig differenzierten Scherenbildungen an den Pereiopoden, der Mangel eines Exopoditen am dritten Maxillipeden, sprechen gegen unmittelbare Beziehungen; dazu kommt die durchgreifende Verschiedenheit in der Ontogenie. Die *Scyllaridea* kommen schon wesentlich näher, indem die weitgehenden Differenzierungen der Pereiopoden und Maxillipeden fehlen. Die Differenzierung der Antennen — wenigstens bei den *Palinuridae* — zeigt zum mindesten Verhältnisse, die an Brachyuren erinnern. Die Umbildung des Karapax bei den *Scyllaridae* hat manche Parallelen mit den Heteruren, so die Herausbildung der Pleuralnaht und des scharfen Seitenrandes, die Verlagerung der Augentiele nach der Seite und die Bildung von Orbiten. Trotzdem dürften auch die *Scyllaridea* nicht als unmittelbare Vorläufer der Heteruren in Frage kommen: denn während die Ontogenie derselben eine direkte Entwicklung zum adulten Stadium hin erkennen läßt, wobei nicht mehr sämtliche Stadien durchlaufen werden, macht die Ontogenie der *Scyllaridea* charakteristische Umwege über känogenetische Neubildungen (*Phyllosoma*). Außerdem lassen sich die *Scyllaridea* erst vom Oberjura an nachweisen, während die Heterura schon im Lias auftreten. Es bleiben die *Glypheidea*. Innerhalb dieser Abteilung zeigt das Tribus der *Glypheoidea* Entwicklungstendenzen, die auf eine natante Anpassung hindeuten, d. h. also von der Anpassungsrichtung der Brachyuren wegführen (*Mecochiridae*, z. T. auch schon die *Glypheidae*).

Es bleiben als letzte Möglichkeit die *Pemphicoidea*. Dazu ist zunächst festzustellen, daß die *Pemphicoidea* in keinem Punkt Spezialisierungen zeigen, die eine derartige Beziehung ausschließen würden. Extremitäten, Antennen, Karapax und Abdomen lassen eine Differenzierung nach Brachyuren zu. Über diese ganz allgemeinen Tatsachen hinaus, die nur für die Möglichkeit einer solchen Ableitung beweisend sind, zeigt *Pemphix* in vollkommener Übereinstimmung mit den primitiveren Prosoptoniden einen langgestreckt zylindrischen, schwach dorsoventral abgeplatteten Karapax. Eindeutig beweisend scheint schließlich die Karapaxgliederung: diese ist bei *Pemphix* in ganz extremer Weise vorhanden und

differenziert, wie sonst bei keinem einzigen makruren Dekapoden. Einzig die älteren, primitiven Vertreter der Prosoponiden (die älteren Arten von *Protocarcinus* und die Liasgattung *Charassocarcinus*) besitzen eine ähnlich stark differenzierte Karapaxgliederung. Und die Gegenüberstellung von *Charassocarcinus* und *Pemphix* zeigt, daß bis in Einzelheiten die Gliederung übereinstimmt. Diese Übereinstimmung in einem Merkmal, das mit keinem anderen Dekapoden gemeinsam ist, läßt sich nur durch unmittelbare Verwandtschaft erklären. Leider ist von den primitiveren Prosoponiden nur der Karapax selber bekannt. Es wäre interessant, auch die Extremitäten und Antennen dieser Formen kennen zu lernen¹⁾.

In der gleichen Richtung, wie diese unmittelbaren Übereinstimmungen, deutet es schließlich auch, daß die Art der Umbildung des Karapax bei den makruren Abkömmlingen der *Pemphicoidea* zahlreiche Parallelen zu den Brachyuren erkennen läßt. Sowohl *Bryonidea* wie auch *Scyllaridea* zeigen die charakteristische Verbreiterung des Karapax, die wie bei den Brachyuren durch Umklappen der Seitenteile des Karapax bedingt wird; wie dort bildet sich infolgedessen auch hier ein scharfer Seitenrand und eine Pleuralnaht auf der Unterseite heraus. Wie bei zahlreichen Brachyuren, bilden sich bei den Scyllariden Verwachsungen der Antennienstielglieder. Bei beiden geht der Skaphozerit verloren, bilden sich Orbiten, wird die Ansatzstelle des Augenstiels nach der Seite verschoben. Diese gleichartigen Umbildungstendenzen sind zweifellos Folge innerer Verwandtschaft (Homoeoplasie!).

Die *Heterura* sind somit, ebenso wie die *Anomocarida*, als Weiterbildung primitiver Palinuren (*Glypheidea*) zu betrachten. Die drei Unterordnungen *Palinura*, *Anomocarida*, *Brachyura* stellen eine engere Einheit dar, innerhalb deren die *Palinura* die ältere, die *Anomocarida* und *Heterura* die fortschrittliche Entwicklungsstufe darstellen.

Welche Stellung nehmen dazu die *Trichelida* ein? Sind sie ihrerseits wieder die Vorstufe für die *Palinura*? Oder sind umgekehrt die Palinuren Ausgangsform auch für die Tricheliden? Von der geologischen Verbreitung aus gesehen ist die erste Annahme wahrscheinlicher: denn während die *Palinura* erst vom Muschelkalk auftreten, sind die Tricheliden durch zwei Abteilungen (*Penaeidea*

¹⁾ Zu der gleichen Ansicht ist neuerdings auch VAN STRAELEN (1928 b) gelangt, wie Verfasser nach Niederschrift dieser Abschnitte feststellte, ebenso GLAESNER.

und *Paranephropsidea*) schon im Buntsandstein vertreten. In der gleichen Richtung läßt sich die Tatsache ausdeuten, daß die *Penaeidea* keine Brutpflege besitzen, daß die Ontogenie bei ihnen sehr vollständig ist und kaum nennenswerte känogenetische Neubildungen aufweist.

Sind nun die *Palinura* mit ihrer primitivsten Gruppe, den *Pemphicoidea*, tatsächlich von Tricheliden ableitbar? Bezw. ist der natante, oder ist der reptante Dekapodentyp der primäre? Schon an anderer Stelle wurde betont, daß die Verkümmerng des Ruderfußastes (Exopodit), die allen Dekapoden mit Ausnahme weniger extrem und degenerativ veränderter Formen zukommt, eine reptante Ausgangsform für die Gesamtheit der Dekapoden voraussetzt. Innerhalb natanter Formen wäre ja eine vollständige Reduktion des Schwimmfußastes unverständlich. In gleicher Richtung deutet der Karapax: Als Hautduplikatur gebildet, überdeckt die Schale die vorderen Körpersegmente, ohne fest mit ihnen zu verwachsen, die hinteren Thorakalsegmente sind vollkommen frei beweglich innerhalb der Schale (Phyllocariden, Schizopoden); demgegenüber ist bei den Dekapoden der ebenfalls als Hautduplikatur von vorn aus gebildete Karapax mit sämtlichen Thorakalsegmenten fest verwachsen. Kopf- und Brustsegmente haben keine eigene Beweglichkeit mehr, sondern sind starr miteinander verbunden. Diese Herausbildung eines festen und starren, sämtliche Brustsegmente einschließenden Cephalothorax ist nur bei reptanter Anpassung verständlich. Denn die Umbildung der Thorakalbeine zu echten Stütz- und Gehextremitäten setzt auch einen kräftigen und festen thorakalen Körperabschnitt voraus, während umgekehrt bei natanter Lebensweise, wo weder dem Körper noch den Extremitäten irgend eine Stützfunktion zukommt, diese Notwendigkeit nicht besteht, im Gegenteil eine freie Beweglichkeit der Segmente in sich zweckmäßig ist.

In den gleichen Zusammenhang gehört die Frage der Oberflächengliederung. Unter allen Dekapoden besitzt *Pemphix* die stärkste differenzierte Furchengliederung. Daß das ein sehr primitives Merkmal ist, geht eindeutig daraus hervor, daß in sämtlichen Linien, die von hier ihren Ausgang nehmen, diese Furchengliederung rasch verschwindet, so schon innerhalb der *Palinura* (*Eryonidea*, *Scyllaridea*, *Glypheoidea*), sodann auch innerhalb der *Brachyura* (*Prosoponidae*) und bei den *Anomocarida*. Das allmähliche Verschwinden der zahlreichen Furchen läßt sich zum Teil recht schön verfolgen. Im Gegensatz zu den *Palinura* und ihren Abkömmlingen fehlt den primitiven Tricheliden eine stärkere Furchengliederung und wird

auch nie erworben. Sollen nun die *Pemphicoida* mit stark gegliederter Oberfläche, von wenig bis gar nicht gegliederten Tricheliden abstammend, eine differenzierte Gliederung erworben haben, um dieselbe in sämtlichen von hier ausgehenden Linien sofort wieder aufzugeben? Das ist wenig wahrscheinlich. Darüber hinaus läßt sich jedoch noch folgendes feststellen.

Der Karapax der Dekapoden unterscheidet sich von dem der Phyllocariden und Schizopoden — Cumaccen und Stomatopoden, bei denen der Karapax nur die vorderen Thorakalsegmente bedeckt, die hinteren aber ganz frei bleiben, scheidet bei einem Vergleich hinsichtlich des Cephalothorax aus — dadurch, daß der Karapax mit sämtlichen Thorakalsegmenten fest verwachsen ist, während bei Phyllocariden und Schizopoden nur die vordersten Segmente mit dem Karapax verwachsen. Das besagt, daß dem Karapax der Schizopoden und Phyllocariden gegenüber den Thorakalsegmenten nur eine Funktion als Schutzorgan zukommen kann. Stütz- und Aufhängefunktion für die Organe der Brustsegmente wird allein von dem Integument dieser Segmente selber erfüllt. Von dem Augenblick an, wo der Karapax fest mit den Brustsegmenten verwächst und damit deren Integument überflüssig macht, dieses gewissermaßen verdrängt, muß er über seine Funktion als Schutzorgan hinaus auch die Funktionen des ursprünglichen Hautskelettes als Stütz- und Aufhängeorgan für die inneren Organe übernehmen. Wenn bei den Phyllocariden und Schizopoden eine einfache, glatte, eventuell durch Kalk- oder Chitineinlagerungen zu einem Panzer verfestigte Hautduplikatur genügt, und Gründe, die eine Komplizierung derselben durch Falten veranlassen könnten, nicht bestehen, so muß der Karapax bei den Dekapoden mit Ansatzstellen für Muskeln, Sehnenbänder usw. versehen sein; d. h. an den Stellen des Karapax, an denen Muskeln inserieren oder andere Organe bindegeweblich befestigt sind, müssen auf der Innenseite Rippen, zum mindesten Rauhigkeiten vorhanden sein. Der nächstliegende Weg, dies zu erreichen, ist natürlich der, daß an solchen Stellen der Karapax eine schwache Falte nach innen bildet, bzw. auf der Außenseite eine Furche entsteht. Im weiteren Verlauf der Entwicklung kann das durch entsprechende Verdickung des Karapax wieder ausgeglichen werden, und so zeigen mehr glatte Formen vielfach auch rippenartige Verdickungen auf der Innenseite des Panzers. Diesen Überlegungen zufolge müßten also die primitivsten Dekapoden eine deutliche Oberflächengliederung besessen haben,

und Formen mit wenig gegliedertem Karapax können nicht ohne weiteres als primitiv bezeichnet werden.

Eine Bestätigung hierfür scheinen mir die Brachyuren abzugeben. Bei den Prosoptoniden verschwindet die Oberflächengliederung verhältnismäßig rasch, es bleiben nur wenige Hauptfurchen übrig. Bei den von hier ausgehenden Brachyurengruppen zeigt sich aber regelmäßig am Anfang der Entwicklung wieder eine stärker differenzierte Oberflächengliederung, die allmählich verloren geht. Mit der grundsätzlichen Umstellung der Brachyuren, die durch die Verkürzung und Verbreiterung des Karapax und die Reduktion des Abdomens bedingt ist, muß natürlich auch die Muskulatur und die Anordnung der Organe eine Verschiebung erfahren; die dadurch notwendig werdenden neuen Muskelansatzstellen entstehen wiederum als nach innen gerichtete Falten, die allmählich durch rippenartige Verdickungen überflüssig gemacht werden.

Zu dem allem kommt aber noch ein weiteres: die Anordnung der Furchen selber. Solange der Karapax noch nicht als Cephalothorax entwickelt ist, die Thorakalsegmente also noch in sich beweglich sind, muß auch die Thorakalmuskulatur noch deutliche Metamerie zeigen. Da die Aufgabe der Selbständigkeit der einzelnen Thorakalsegmente eine sekundäre Erscheinung ist, bedingt durch deren Verwachsung mit dem schon vorhandenen einheitlichen Karapax, muß die ursprüngliche Metamerie der Muskulatur zunächst auch innerhalb des Cephalothorax noch vorhanden sein, und erst allmählich infolge Funktionslosigkeit verschwinden. Anklänge an diese ursprüngliche Metamerie konnten a. a. O. an Hand der Furchengliederung bei *Erymaidea* und *Glypheidae* aufgezeigt werden; beide Gruppen stehen in dieser Hinsicht auf gleicher Organisationsstufe, indem diese Anklänge gerade im Verschwinden begriffen sind. Es ist zu erwarten, daß primitivere Formen die Metamerie noch ausgeprägter erkennen lassen. Das scheint nun tatsächlich bei den *Pemphicoidea* der Fall zu sein. Die Querrfurchen des Karapax sind hier wesentlich kräftiger entwickelt, treten in größerer Menge auf und sind gleichartiger als bei den beiden andern Gruppen.

Aus alledem ergibt sich, daß der Typus der *Pemphicoidea* der primitivere ist, gegenüber den Tricheliden. Auch hinsichtlich der Extremitäten sind ja die *Pemphicoidea* primitiver und lassen wohl eine Ableitung der Tricheliden von einem *Pemphix*-Stadium zu, nicht aber umgekehrt. Damit ist aber nicht gesagt, daß *Pemphix* selber die Stammform der Tricheliden sei; *Pemphix* ist ja jünger als die ältesten Tricheliden. Betont sei aber, daß die Tricheliden nicht die primitivsten Dekapoden sind, sondern Abkömmlinge einer primitiven, reptanten *Pemphix*-ähnlichen Form.

C. Stammesgeschichte der Dekapoden

Der Ausgangstypus der Dekapoden ist bis jetzt nicht bekannt. Nach dem Vorhergehenden wäre er ungefähr folgendermaßen zu charakterisieren:

Der mehr oder weniger feste Karapax war mit sämtlichen Thorakalsegmenten fest verwachsen und zeigte eine stark differenzierte Furchengliederung, die vor allem durch die zahlreichen und gut und gleichmäßig entwickelten Querfurchen charakterisiert war. Der Karapax war zylindrisch oder schwach dorsoventral abgeplattet, entsprechend der anzunehmenden benthonischen Lebensweise. Ein mäßiges Rostrum dürfte entwickelt gewesen sein. Eine mediane Naht lief dorsal über den Panzer hinweg und gestattete eine Bewegung der beiden Karapaxhälften vermittels des *Musc. dorsoventralis posterior*. Antennulen und Antennen waren gleichartig ausgebildet; der Stiel der Antennen besaß einen blattförmigen Skaphoceriten. Augen gestielt, frei beweglich, nicht in Orbiten eingeschlossen. Von den Thorakalbeinen waren die drei vorderen in den Dienst der Nahrungsaufnahme gestellt und besaßen noch einen Exopoditen, während bei den fünf hinteren Thorakalbeinen, die im Dienste der Fortbewegung standen, der Exopodit reduziert war. Die Grenze zwischen Maxillipeden und Pereiopoden war noch sehr wenig scharf, indem der hintere Maxillipede noch pereiopodenähnlich war, so daß ein ganz allmählicher Übergang bestand. Sämtliche Thorakalbeine waren siebengliedrig. Die Pereiopoden gleichartig und einfach, mit einfacher Klaue oder z. T. vielleicht auch subchelat. Die Abdominalbeine als *Pedes spurii* mit Exopodit und Endopodit. Das letzte Segment war zum Telson umgestaltet; die Extremitäten des sechsten Abdominalsegments waren als blattförmige, zweiästige Uropoden vorhanden. Eventuelle schwimmende Fortbewegung war wohl in der Hauptsache Rückstoßschwimmen, wie bei den Reptantiern. Die Kiemen waren Trichobranchien an den Koxen der Thorakalbeine. Brutpflege bestand nicht. Die Larvenentwicklung begann mit dem Naüplius.

Am nächsten dieser Form kommt unter den bis jetzt bekannten Dekapoden die Muschelkalkgattung *Pemphix*. Wie bei *Pemphix*, so handelt es sich wohl auch hier um Bewohner schlammig sandigen Untergrundes, die wahrscheinlich sich sogar eingruben. Eine größere Vagilität und Ausbreitungsfähigkeit des adulten Tieres fehlte; die Ausbreitung geschah durch die pelagischen Larven.

Auf diesem ältesten Stadium der Dekapodenentwicklung schon haben die Tricheliden sich abgezweigt durch Anpassung an mehr natante Lebensweise (*Penacidea*). Das Abdomen und dessen Extremitäten, die zweiästigen *Pedes spurii*, die als Ruder dienen, sind kräftig entwickelt als wichtige Fortbewegungsorgane; die als Gehextremitäten ausgebildeten Pereiopoden werden teilweise zu Greiforganen umgebildet und damit in den Dienst der Nahrungsaufnahme gestellt (Scheren). Brutpflege besteht bei den primitivsten Tricheliden noch nicht, wird aber im Lauf der Entwicklung von deren Abkömmlingen erworben. Die Ontogenie verharrt ebenfalls auf dem primitiven Stadium, indem die erste freie Larve ein Nauplius ist und irgend welche nennenswerten kängenetischen Modifikationen der Ontogenie nicht auftreten. Bei den differenzierteren Tricheliden zeigt die Ontogenie eine allmähliche Abkürzung. Die Kiemen sind durchweg Trichobranchien, nur die Penaeiden gehen von diesem Kiementypus ab, indem hier sekundär die sogen. Dendrobranchien auftreten. Ein Phyllobranchienstadium wird in dieser frühen Abspaltung des Dekapodenstammes nie erreicht.

Entsprechend der natanten Anpassungsrichtung des primitiven Trichelidenstammes wird vor allem das Abdomen kräftig entwickelt, während der Cephalothorax nur schwach und auch verhältnismäßig bedeutungslos bleibt. Daher kommt es auch, daß die kräftige Furchengliederung und die kräftig metamere Muskulatur des Cephalothorax hier so sehr rasch verschwindet. Bemerkenswerterweise kommt sie dann bei den reptanten Abkömmlingen (Erymaiden) wieder zu stärkerer Entwicklung. Die Tricheliden bleiben durchweg makrure Formen. Reduktionserscheinungen des Abdomens treten nie auf. Ihre Hauptentfaltungsperiode fällt ins Mesozoikum.

Gegenüber den durch ihre natante Anpassungsrichtung vom ursprünglich reptanten Typus aberrierenden, gewissermaßen rückläufigen (Phyllocariden, Schizopoden) und dadurch in vielen Organisationsmerkmalen stabil werdenden (Trichobranchien, makrurer Habitus, Ontogenie) und nur noch wenig umbildungsfähigen, sterilen Tricheliden zeigt die orthogenetische Weiterbildung des primitiven *Pemphix*- bzw. Vorpemphix-Stadiums eine ungeheure Plastizität und Umbildungsfähigkeit; und schon diese Tatsache spricht unzweideutig dafür, daß die Tricheliden, wie erwähnt, abgeleitete Formen sind.

Eine erste, sehr formenreiche, fast explosive Aufspaltung tritt schon in der Trias (Muschelkalk) ein. Die trüg benthonischen,

schlammbewohnenden *Eryonidea*, die lebhafteren, reptantierähnlichen *Glypheidae* und die fast natantierhaften *Mecochiridae* sind das Ergebnis dieser Aufspaltung; d. h. sämtliche denkbaren Anpassungsrichtungen sind verwirklicht, aber alle auf der Grundlage des makruren Habitus. Die Kiemen sind durchweg noch Trichobranchien; die Pereiopoden recht gleichartig, meist siebengliedrig; der Antennenstiel mit Skaphocerit. Die Ontogenie war zweifellos noch eine einfach normale, eventuell noch etwas abgekürzt, indem keine freie Naupliuslarve mehr gebildet wurde; im übrigen war wohl eine Zoëa und eine typische Mysislarve vorhanden. Die einzige, heute in Relikten noch vorhandene Gruppe aus dieser Entwicklungsstufe sind die Eryoniden, deren Ontogenie schon stark abgekürzt ist, und die in dieser Hinsicht zweifellos nicht mehr den ursprünglichen Zustand verkörpern. Die Blütezeit für dieses Stadium liegt in der Trias und dem Jura.

Die träg benthonische Anpassungsrichtung der *Pemphicoidea* wird frühzeitig stabil in den im Jura an diese oder die *Glypheoidea* anschließenden *Scyllaridea*. Der makrure Zustand, die Trichobranchien, die Primitivität der Maxillipeden und Pereiopoden bleiben erhalten; nur die Antennen zeigen durch Verwachsungen im Stiel und Reduktion des Skaphoceriten Weiterbildung. Infolge des Verharrens bei der träg benthonischen Lebensweise fehlt dieser Gruppe aber eine stärkere Vagilität, die Möglichkeit im adulten Stadium sich nennenswert auszubreiten: die Ontogenie zeigt daher typische känogenetische Neubildungen in der pelagischen Phyllosomalarve. Eine reichere Entwicklung fehlt naturgemäß diesen stabil gewordenen Relikten des Pemphixstadiums.

Die eigentliche orthogenetische Weiter- und Umbildung des primär reptanten Typs erfolgt in den extrem reptanten, durch fortschreitende Rückbildung des Abdomens charakterisierten Heteruren. Das Abdomen, in dem sich keine lebenswichtigen Organe befinden, dem Gehbeine fehlen und das nur mit Schwimextremitäten ausgestattet ist, ist naturgemäß für sämtliche benthonischen Formen ein Balast; seine Rückbildung bedeutet also die höchste Anpassungsstufe reptanter Dekapoden und liegt insofern auch schon in dem reptanten Anpassungstyp der Ausgangsformen der Dekapoden bedingt. Die Brachyuren nehmen daher eine recht zentrale Stellung ein, als eigentliche Verkörperung des Dekapodenstamms. Die ältesten jurassischen Formen schließen, wie oben gezeigt, unmittelbar an Pemphicoiden an: und schon im Jura, fast gleichzeitig

mit der Herausbildung des neuen Typus, erfolgt bezeichnenderweise eine erste explosive Aufspaltung. Die drei Gruppen der *Dromiomorpha*, *Xanthimorpha* und *Oxystomata* trennen sich schon auf diesem primitiven Stadium. Eine zweite, noch reichere Aufspaltung erfolgt sodann in der oberen Kreide und der Wende zum Tertiär, bezeichnenderweise in sämtlichen drei Abteilungen ungefähr gleichzeitig.

Abgesehen von der Reduktion des Abdomens zeigt diese brachyure Entwicklungsstufe noch eine Reihe weiterer Neuerwerbungen: so bilden sich in dieser mit dem Jura auftretenden Gruppe aus den Trichobranchien die Phyllobranchien. Mit der größeren Beweglichkeit und Behendigkeit der Brachyuren verschwinden die langen Antennengeißeln, dafür werden die Pereiopoden um so kräftiger, die Pleopoden verschwinden vollkommen, ebenso natürlich die Uropoden. — Bezeichnend ist auch, besonders im Gegensatz zu den trägen, unbeweglichen Palinuren, die Ontogenie. Als Laufformen besitzen die Brachyuren auch im erwachsenen Zustand gewisse Verbreitungsmöglichkeiten; stark känogenetisch umgeänderte Larven, die — pelagisch lebend — die Verbreitung der Arten bedingen, sind infolgedessen von geringerer Bedeutung. Daher konnte auch mit fortschreitender Herausbildung und Stabilisierung des Brachyurentyps die Larvenentwicklung mehr und mehr abgekürzt werden: so wird das Mysisstadium unterdrückt, indem die Exopoditen an den Pereiopoden nicht mehr zur Entwicklung kommen (vgl. im Gegensatz dazu das extrem pelagische Mysisstadium der Phyllosoma!). Zoöa und die unmittelbare Weiterbildung in der Metazoöa sind die einzigen älteren Larvenstadien. Nur das letzte Stadium der Herausbildung des Brachyurentyps, die Umbildung makrurer in brachyure Formen, wird auch in der Ontogenie im Megalopastadium noch ausführlicher wiederholt.

Ungefähr gleichzeitig mit dem Brachyurentypus — also ebenfalls im Jura — erscheinen die *Anomocarida*, ebenfalls als Abkömmlinge der Palinura. Dem gleichzeitigen Erscheinen entspricht auch eine entsprechende Entwicklungsstufe: wie bei den Heteruren bilden sich auch hier rasch Phyllobranchien heraus; wie dort, so ist auch hier eine Tendenz zur Brachyurenbildung bemerkbar, und diesen Gruppen kommt ebenfalls eine Unterdrückung des Mysisstadiums zu und die Herausbildung eines der Megalopa weitgehend entsprechenden Larvenstadiums. Während aber die Brachyuren die eigentlich orthogenetische Weiterbildung der Palinura darstellen,

sind die *Anomocarida* in ihren bezeichnendsten Vertretern degenerativ, indem der makrure, ja der natante Typus sich herausbildet; und in den extremsten Vertretern geht die absteigende Entwicklung

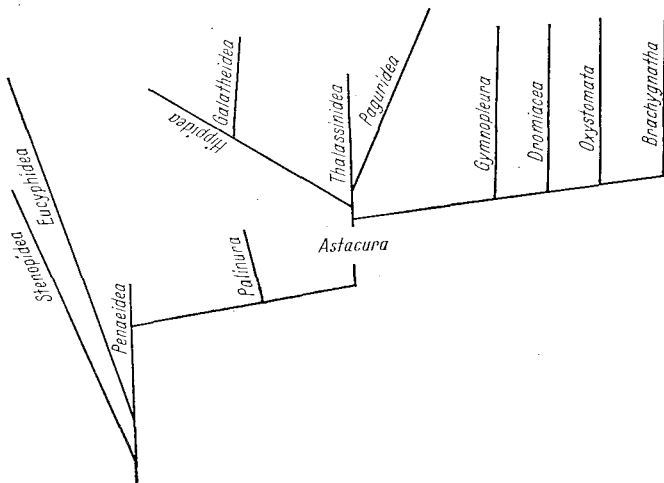


Fig. 55. Stammbaum der Dekapoden nach BORRADAILE und BALSS.

Trias	Jura	Kreide	Tertiär	Gegenwart	
		<i>Nectochelida</i>			Trachelida
		<i>Herpochelida</i>			
	<i>Proherpochelida</i>				Anomocarida
		<i>Nectocarida</i>			
		<i>Herpocarida</i>			
	<i>Glypheidea</i>				Palinura
	<i>Eryonidea</i>		<i>Scyllaridea</i>		
<i>Pemphicoidea</i>					Heterura
		<i>Anomura</i>			
		<i>Brachyura</i>			

Fig. 56. Entwicklungsschema der Dekapoden nach den hier gegebenen Gesichtspunkten.

so weit, daß die Geschlechtsreife gewissermaßen schon im Mysisstadium erreicht wird.

Wir erkennen zusammenfassend:

1. Die Stammesgeschichte der Dekapoden ist durch zwei Hauptentfaltungperioden charakterisiert, eine erste, die ungefähr

mit dem Erscheinen der Dekapoden zeitlich zusammenfällt, und eine zweite im unteren Jura.

2. Außerhalb dieser beiden Zeiten treten keine neuen Gruppen auf. Dafür ist aber die Entfaltung und Neubildung von Typen in diesen Entfaltungsperioden selber eine ausgesprochen explosive.

3. Übergangsformen zwischen den verschiedenen Gruppen sind in keinem einzigen Fall bekannt. Die Neubildung von Gruppen und Typen dürfte in diesen Entfaltungsperioden sprunghaft vor sich gegangen sein.

4. Charakteristisch für beide Perioden explosiver Entfaltung ist, daß jeweils neben der intensiven Gruppenneubildung in orthogenetischer, aufsteigender Entwicklungsrichtung auch absteigend degenerative Gruppen auftreten. Zwischen auf- und absteigender Entwicklung scheint ein innerer Zusammenhang zu bestehen.

5. Die Organisationsstufe der aus der ersten Entfaltungsperiode stammenden Gruppen ist charakterisiert durch das Festhalten des makruren Habitus und das Vorhandensein von Trichobranchien.

6. Die in der zweiten Entfaltungsperiode neu auftretenden Gruppen gehen rasch zum Phyllobranchientypus über und haben — abgesehen von den degenerativen Seitengruppen — die Tendenz, den Brachyurentypus zu bilden.

7. Gegenüber der vom Verfasser früher vorgeschlagenen Zweiteilung der Dekapoden in *Rostralia* und *Arostralia* ist die hier durchgeführte Vierteilung in vier selbständige Unterordnungen vorzuziehen. Zusammenfassen als *Arostralia* ließen sich allenfalls die *Palinura* und *Heterura* als eigentlich orthogenetisch aufsteigende Entwicklungsgruppe oder von anderen Gesichtspunkten aus zwei den Entwicklungsstufen entsprechende Gruppen, die eine, *Trichelida* und *Palinura* umfassende auf dem Trichobranchienstadium stehende, die andere, *Anomocarida* und *Heterura* umfassende, die auf dem Phyllobranchienstadium steht. Die üblichen zoologischen Einteilungen (*Macrura-Anomura-Brachyura*, bzw. *Natantia* und *Reptantia*), die in jedem Fall Heterogenes zusammenfassen, erledigen sich damit von selbst.

D. Herkunft der Dekapoden

Innerhalb der Malakostraken gehören die Dekapoden den Thorakostraken an, die in ihrer Gesamtheit vor allem durch die zwei Merkmale des Cephalothorax und der gestielten Augen

charakterisiert sind. Die Dekapoden sind die weitaus formenreichste und vielseitigste Ordnung der Thorakostraken und gelten als deren höchst entwickelte Vertreter. Die Vorfahren der Dekapoden wären demnach innerhalb einer der anderen Thorakostrakenordnungen zu suchen. Als solche kennen wir die Phyllocariden, die Schizopoden (Mysidaceen), Dichelopoden (Euphausiaceen), sowie die Cumaceen und Stomatopoden.

1. Vergleich der Dekapoden mit den übrigen Thorakostrakenordnungen

A. Rumpfgliederung und Cephalothorax

Der Rumpf ist stets segmentiert und läßt drei Abschnitte erkennen: Kopf, Brust = Thorax und Hinterleib = Abdomen. Die Segmentierung des Kopfes ist in keinem

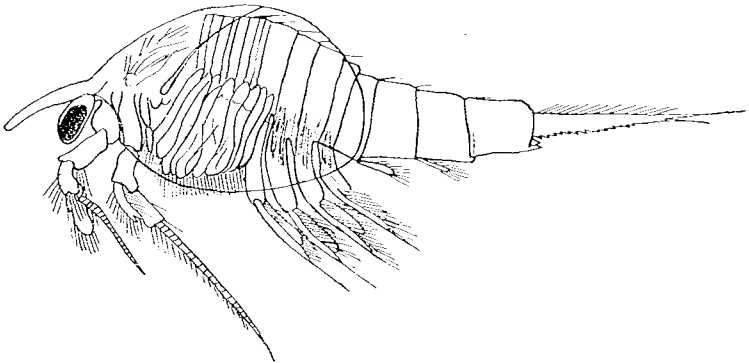


Fig. 57. *Leptostraca, Nebalia*, rezent (n. GERSTAECKER).

Fall erhalten geblieben, sondern nur noch aus der Anzahl der zugehörigen Extremitätenpaare zu erschließen; demnach wären vorhanden ein Augen- und zwei Antennensegmente, sowie drei Mundsegmente. Der Thorax besitzt stets acht Segmente, von denen jedes ein Extremitätenpaar besitzt. Die Ausbildung der Thorakalsegmente, ob frei, ob verwachsen, steht in enger Abhängigkeit von der Ausbildung des Panzers.

Bei den Phyllocariden ist der Karapax dünn und elastisch, vollkommen glatt, aus zwei Schalenhälften bestehend oder verwachsen. Als Hautduplikatur von der Nackenpartie des Kopfes aus gebildet, ist er nur an dieser Stelle mit dem Rumpf verwachsen und umschließt die acht Thorakal- und die vier vorderen Abdominalsegmente ostracodenartig. Infolge eines dorsalen Ausschnittes am Hinterrand können die vorderen Abdominalsegmente von der Dorsalseite aus freiliegen. Die Thorakalbeine befinden sich ganz innerhalb des Panzers, nur die Augen, die beiden Antennenpaare und die beiden Abdominalbeine ragen aus dem Panzer heraus. Vorn läuft der Panzer in einen beweglichen Stirnschnabel aus. Da der Panzer wesentlich höher als breit ist, erscheint seine Form lateral komprimiert. Die freien Thorakalsegmente sind unter sich sehr gleichartig, sehr kurz und hoch.

Bei den Schizopoden und Dichelopoden ist der Cephalothorax ebenfalls nur dünn elastisch entwickelt und nur selten durch Kalkeinlagerungen schwach verfestigt. Zum Unterschied von den Phyllocariden ist er jedoch nie zweiklappig, sondern stets einheitlich: er ist vielfach durch eine Nackenfurche in einen kürzeren Kopf- und einen längeren Thoraxabschnitt geteilt. Der Vorderrand hat oft einen kürzeren oder längeren, fest mit dem Panzer verbundenen Stirnschnabel. Seitlich reicht der Panzer viel weniger weit herab als bei den Phyllocariden, indem die Thorakalbeine frei herausragen, mitunter sogar noch die unteren Teile der Thorakalsegmente. Im ersteren Fall legt sich der Panzer ziemlich eng an die Basen der Thorakalbeine an. Die Thorakalsegmente werden vom Panzer sämtlich eingeschlossen; doch läßt ein dorsaler Ausschnitt am Hinterrand vielfach die hintersten dorsal frei zutage treten. Die Abdominalsegmente werden im Gegensatz zu den Phyllocariden nie vom Panzer bedeckt. Während

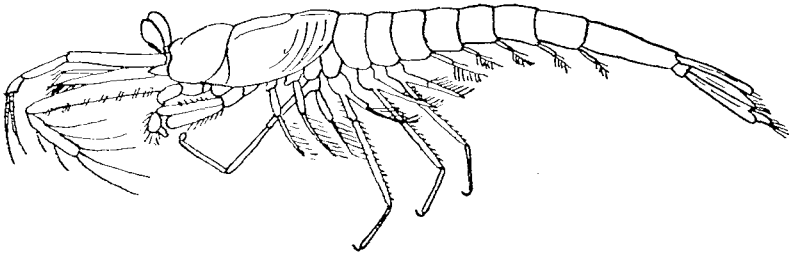


Fig. 58. *Schizopoda*, *Petalophthalmus*, rezent (n. GERSTAECKER).

bei den Schizopoden die hinteren Thorakalsegmente nicht mit dem Panzer verwachsen, sondern nur die vorderen zwei oder drei, sind bei den Dichelopoden sämtliche Segmente mit dem Panzer verwachsen.

Hinsichtlich der dünn elastischen Panzerausbildung stimmen also Phyllocariden, Schizopoden und Dichelopoden unter sich, wie auch mit den natanten Dekapoden überein; hinsichtlich der Ausdehnung und Form des Cephalothorax stehen die Phyllocariden isoliert, während Schizopoden und Dichelopoden sich eng an die Dekapoden anschließen; hinsichtlich des Verwachsungsgrades der Thorakalsegmente und des Panzers schließlich herrscht Übereinstimmung zwischen Dichelopoden und Dekapoden, während die Schizopoden sich mehr den Phyllocariden nähern.

Ganz abweichend verhalten sich Cumaceen und Stomatopoden. Die Thorakalsegmente der Cumaceen sind durchweg kurz und hoch; sie nehmen nach vorn und hinten an Breite und Höhe ab, so daß der gesamte Thorax eine eiförmige Gestalt bekommt. Der Panzer selber ist fest und spröde. Nicht glatt, wie bei den drei besprochenen Gruppen, sondern durch charakteristische, schräg und quer verlaufende Kanten und Furchen verziert. Er läßt die fünf hinteren Thorakalsegmente frei, überdeckt also nur den Kopf und die drei vorderen Brustsegmente, mit welchen er jedoch fest verwächst; seitlich legt er sich eng an die Basen der entsprechenden Extremitäten an. Er ist einheitlich, nicht zweiklappig und läuft vorn vielfach in einen breiten, dreieckigen Stirnschnabel aus, demgegenüber dem Cephalothorax eine beschränkte Beweglichkeit zukommt, in diesem Punkt also an die Phyllocariden erinnernd.

Die Thorakalsegmente der Stomatopoden sind wie bei den Cumaceen nur kurz, zeigen aber im Gegensatz zu der lateralen Kompression dort eine dorsoventrale Abplattung; wie dort sind die fünf hinteren Segmente frei, nicht vom Panzer bedeckt, aber alle sind ungefähr gleich breit oder nehmen nach hinten sogar an Größe zu. Der Panzer selber ist fest, er zerfällt der Länge nach in drei Teile, einen mittleren, der mit dem Rumpf fest verwachsen ist und zwei seitliche, die als flügelartige Verbreiterungen sich breit

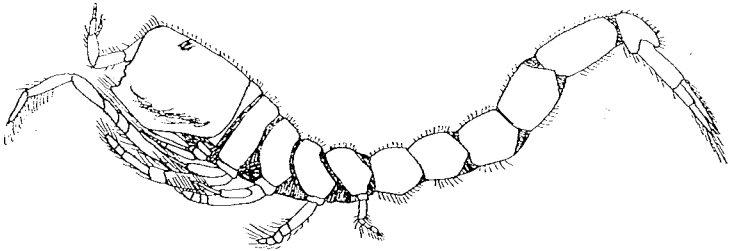


Fig. 59. *Cumacea, Eudorella*, rezent (n. GERSTAECKER).

über die Ansatzstellen der Extremitäten wölben. Nach vorn bedeckt der Panzer nicht den gesamten Kopf, sondern läßt das Augen- und vordere Antennensegment frei.

In der Ausdehnung des Carapax erinnern sonach Cumaceen und Stomatopoden sehr aneinander und stehen in scharfem Gegensatz zu sämtlichen anderen Thorakostraken; in der Ausbildung und Form des Carapax und der Brustsegmente sind jedoch auch Cumaceen und Stomatopoden grundsätzlich verschieden.

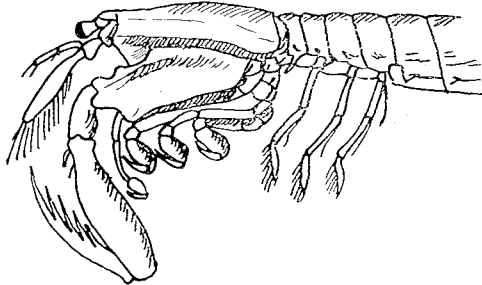


Fig. 60. *Stomatopoda, Squilla*, rezent (n. GERSTAECKER).

Die Abdominalsegmente sind in sämtlichen Fällen frei entwickelt. Die Trennung zwischen Thorakal- und Abdominalsegmenten ist verschieden scharf ausgeprägt. Die Phyllocariden besitzen acht, sämtliche anderen Gruppen sieben Abdominalsegmente. Das letzte (siebente) Segment ist stets zu einem Telson umgebildet, wieder im Gegensatz zu dem letzten Segment der Phyllocariden, das in eine Furca ausläuft. Die Phyllocariden stehen also im Gegensatz zu sämtlichen übrigen Thorakostraken.

Im einzelnen nehmen bei den Phyllocariden, die verhältnismäßig langgestreckten Abdominalsegmente von vorn nach hinten an Länge zu, an Höhe ab; durch die durchweg größere Länge unterscheiden sie sich deutlich von den Thorakalsegmenten; abgesehen

davon ist die Grenze zwischen Thorax und Abdomen wenig scharf. Hinsichtlich des Verhältnisses der Längen- und Breitenentwicklung der Abdominal- im Gegensatz zu den Thorakalsegmenten zeigen ähnliche Verhältnisse die Cumaceen: auch hier sind die abdominalen Segmente durchweg länger und schmaler als die thorakalen, eine Längenzunahme nach hinten findet jedoch im allgemeinen nicht statt, mit Ausnahme vom zweitletzten Segment, das stets länger als die vorhergehenden ist. Eine scharfe Grenze zwischen Thorax und Abdomen ist nur teilweise vorhanden, vielfach ist der Übergang von der einen zu der andern Segmentgruppe fluktuierend; also auch hierin gewisse Ähnlichkeit mit den Phyllocariden. Nur die Segmentzahl (sieben Abd.-Segm.) unterscheidet die Cumaceen deutlich von den Phyllocariden und nähert sie den übrigen Thorakostraken.

Die Schizopoden und Dichelopoden schließen sich, wie in der Form des Karapax, auch in der Ausbildung der Abdominalsegmente eng an die natanten Dekapoden an. Im allgemeinen zeigen die einzelnen Segmente, und damit auch das ganze Abdomen eine stärkere Längenentwicklung im Verhältnis zum Cephalothorax als bei den Dekapoden und damit erinnern beide Gruppen auch etwas an Phyllocariden; im Gegensatz zu diesen, wie auch den Cumaceen, besteht jedoch zwischen der Breite des Cephalothorax und des Abdomens kein nennenswerter Unterschied, ein sehr charakteristisches Verhalten. Nur eine schwache Breitenabnahme nach hinten ist zu beobachten.

Ganz abweichend verhalten sich auch hierin wieder die Stomatopoden. Die sieben Abdominalsegmente sind sehr gleichartig entwickelt — die beiden letzten etwas abweichend — und nehmen im Gegensatz zu sämtlichen übrigen Formen nach hinten schwach an Breite zu, wie sie auch wesentlich breiter und voluminöser sind als die Thorakalsegmente.

B. Extremitäten

Die Differenzierung der verschiedenartigen Extremitäten entspricht in großen Zügen den verschiedenen Rumpfabschnitten. Die Extremitäten des Kopfes dienen im Gegensatz zu den Entomostraken nie mehr der Fortbewegung, vielleicht mit einer Ausnahme bei den Phyllocariden.

Das vorderste Extremitätenpaar ist zum Auge umgestaltet. Dieses ist stets gestielt mit der einzigen Ausnahme der Cumaceen, bei denen die ursprünglich paarigen Augen zu einer unpaaren Pigmentanhäufung im Vorderrand des Panzers, ehe er in den Stirnschnabel übergeht, und wenigen sehr kleinen, darin eingesenkten, lichtbrechenden Linsen reduziert sind, oft auch vollkommen fehlen. Irgendwelche Beziehungen dieses rudimentären unpaaren Auges zu dem Stirnauge der Entomostracen bestehen nicht.

Bei den Phyllocariden inseriert der Augensiel unter der Basis des Stirnschnabels; das Auge selber erinnert durch seine birnenähnliche Form an das der Schizopoden, die sich in jeder Hinsicht ähnlich verhalten, ebenso die Dichelopoden. Auch die Stomatopoden stimmen im wesentlichen damit überein, abgesehen davon natürlich, daß das Augensegment nicht mehr vom Panzer bedeckt ist. Bemerkenswert ist höchstens, daß gegenüber dem verhältnismäßig großen Auge der Phyllocariden und Schizopoden, Dichelopoden bei den Stomatopoden die Augen ziemlich klein sind.

Die Antennen bestehen bei den Phyllocariden in beiden Paaren aus einem geknietem, dreigliedrigen Stiel, an den je eine vielgliedrige Geißel anschließt. Das dritte Stielglied der oberen Antenne setzt sich neben der Geißel noch in eine kurze ovale Platte fort, die wohl der zweiten Antennengeißel der übrigen Thorakostraken entspricht.

Schizopoden und Dichelopoden haben ebenfalls an beiden Antennenpaaren je einen dreigliedrigen Stiel — die Größenverhältnisse der einzelnen Stielglieder zueinander sind großen Schwankungen unterworfen —, an den jedoch bei der Antennule zwei gleichartig gebaute, vielgliedrige Geißeln anschließen. Die Geißel der Antenne ist nur einfach. Am Basalglied des Antennenstiels entspringt eine den gesamten Stiel bedeckende Deckschuppe.

Bei den Cumaceen besitzt die Antennule ebenfalls einen dreigliedrigen Stiel, an den sich zwei wenig lange Geißeln anschließen, von denen die innere stets kürzer ist. Die Antenne hat beim Männchen einen zweigliedrigen Stiel ohne Deckschuppe und eine mehr oder weniger lange Geißel, beim Weibchen ist sie stark rudimentär und besteht aus einem stiellosen, weniggliedrigen, oder ganz ungliederten Stummel. Die Antennulen bei den Stomatopoden haben einen dreigliedrigen Stiel, dessen einzelne Glieder lang und schlank sind, und drei mäßig lange Geißeln; wesentlich schwächer ist stets die Antenne entwickelt: auf zwei kurze, dicke Basalglieder folgt einerseits eine Deckschuppe und anderseits eine kurze, mit zwei dünnen Stielgliedern versehene Antennengeißel.

Die Cumaceen und die Stomatopoden stehen sonach hinsichtlich ihrer präoralen Extremitäten isoliert; Schizopoden und Dichelopoden kommen in der Ausbildung der Augen und der beiden Antennenpaare den Dekapoden am nächsten; doch zeigen auch die Phyllocariden enge Beziehungen.

Die Mandibeln bestehen bei den Phyllocariden aus einer rechtwinklig vom Grundglied abgehenden einzelnen Kaulade und einem langen, dreigliedrigen Taster, dessen zweites Glied lappig verbreitert ist; bei den Schizopoden ist die Kaulade durch einen tiefen Einschnitt in einen gezähnten vorderen Incisorfortsatz und einen ungezähnten hinteren Molarfortsatz geteilt, der dreigliedrige Taster hat ein sehr kurzes Basalglied und ein verhältnismäßig großes zweites Glied; die Dichelopoden verhalten sich wie die Schizopoden, doch besteht keine Trennung der Kaulade in Incisor- und Molarfortsatz.

Bei den Cumaceen sind die Mandibeln sehr kräftig entwickelt; ein Taster fehlt ganz: doch ist ein kräftiger gezählter, zweiteiliger Incisorfortsatz gebildet, von dem unter einem rechten Winkel ein ebenfalls kräftiger Molarfortsatz sich abzweigt. Auch die Stomatopoden besitzen sehr stark differenzierte Mandibeln: von einem rechteckigen kräftigen Basalstück mit einer Höhlung zur Aufnahme von Muskeln entspringen zwei kräftige, beweglich befestigte, gezähnte Kauladen sowie ein kleiner dreigliedriger Taster. Diesen stärker differenzierten Mandibeln der Cumaceen und Stomatopoden gegenüber erinnern die der Dekapoden durch die einfache Entwicklung der meist zweigeteilten Kaulade und des dreigliedrigen Tasters, dessen Basalglied bei den primitiveren Formen ebenfalls das kürzeste und dessen zweites Glied das längste ist, am meisten an die der Schizopoden. Extrem angepaßte Natantier zeigen ähnlich den Dichelopoden eine Reduktion der gezähnten Kaulade. Auch bei den Brachyuren wird die Schneide glatt und einfach. Bei Natantiern kann schließlich wie bei den Cumaceen der Taster rückgebildet werden. Es zeigen sonach die Dekapoden unter sich eine Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der Mandibeln, die die Verhältnisse fast sämtlicher übriger Thorakostraken widerspiegelt; das ist sehr wohl verständlich, da die Dekapoden, wie in ihrer übrigen Organisation, so auch hinsichtlich der Nahrung die verschiedenartigste Differenzierung und Anpassung zeigen.

Den Mandibeln folgen durchweg zwei Maxillenpaare. Bei den Phyllocariden zeigt die erste Maxille eine in zwei randlich beborstete Lappen geteilte Kaulade, sowie einen sehr langen, schwach gekrümmten Taster, der gegen den Rückenschild zu gerichtet ist. Die zweite Maxille besteht aus einem rechteckigen, dreigelappten Kautheil, an den

ein zweigliedriger Taster und auf dessen Außenseite eine ungegliederte Lamelle sich anschließt. Das erste Maxillenpaar besteht bei Schizopoden ähnlich wie bei Phyllocariden aus zwei hintereinander liegenden Kauladen, doch fehlt fast stets ein Taster; die Schneide der Kauladen ist mit Borsten besetzt. Ähnlich gestaltet sind ferner die ersten Maxillen der Cumaceen: auch hier zwei hintereinander liegende beborstete Kauladen, nur daß ein Taster vorhanden ist, der aber herabhängt und in zwei lange Geißeln ausläuft. Bei den Dichelopoden fehlt der Taster, aber es sind drei hintereinander liegende Kauladen und ein breiter lamellöser Anhang vorhanden; die Dichelopoden zeigen also wesentlich kompliziertere Verhältnisse. Noch stärker differenziert ist die ebenfalls tasterlose, kleine erste Maxille der Stomatopoden, da die beiden vorhandenen Kauladen verschiedenartig entwickelt sind: eine vordere klauenförmige und eine hintere breit blattförmige. Ähnlich verhalten sich die zweiten Maxillen: bei den Cumaceen tasterlos mit drei Kauladen, zwei kleinen vorderen und einer großen hinteren, deren Schneide stachelbesetzt ist, bei den Schizopoden aus drei, einander teilweise überdeckenden, beborsteten Kauladen und einem kurzen, zweigliedrigen Taster gebildet und bei den Dichelopoden aus drei hintereinander liegenden gleichartigen Kauladen und einem vierten lamellosen Anhang. Verhältnismäßig beinförmig ist die zweite Maxille der Stomatopoden, in dem fünf lappenartige Glieder aufeinander folgen, denen sich außen eine dreigliedrige Parallelreihe — der Taster anschließt. — Bei den Dekapoden schließlich ist die erste Maxille stets klein, mit zwei Kauladen, von denen die vordere größer ist, und einem schwachen Taster versehen; die zweite Maxille besteht meist aus vier kleinen Kauladen — durch Teilung von zwei Kauladen entstanden — und dem Epipoditen. Die Phyllocariden und Schizopoden nähern sich also den Dekapoden am meisten, während Cumaceen, Dichelopoden und Stomatopoden etwas kompliziertere Verhältnisse aufweisen.

Wichtiger für die Systematik sind die Thorakalbeine. Bei den Phyllocariden sind sämtliche acht Paare vollkommen gleichartig entwickelt: sieben aufeinanderfolgende, distalwärts kleiner werdende Glieder, die ein tasterähnliches Gebilde darstellen, und eine dünnhäutige breite Lamelle, die sich an die beiden Basalglieder nach außen hin ansetzt. Bei den Schizopoden und Dichelopoden sind die Thorakalbeine als normale Spaltfüße entwickelt. Der Endopodit ist beinförmig, ursprünglich siebengliedrig, doch kann die Zahl durch Verschmelzung, bzw. Aufteilung in einzelnen verringert oder erhöht werden. Bemerkenswert ist, daß bei den Dichelopoden mitunter an einigen Thorakalbeinen der Endopodit ganz verkümmert. Der Exopodit besteht gewöhnlich aus einem lamellosen Basalglied und einer acht- bis zwölfgliedrigen Geißel, die meist Ruderborsten trägt. Eine vollkommen gleichartige Ausbildung sämtlicher acht Beinpaare kommt wohl in keinem Fall vor; das vorderste, meist die beiden vorderen, ja sogar die drei und vier vorderen Beinpaare können in den Dienst der Nahrungsaufnahme gestellt sein, als *Pedes maxillares*; sie zeigen dann im allgemeinen Verkürzung und Verbreiterung des Endopodits und vielfach eine weitgehende Reduktion des Exopodits, ohne sich jedoch formell allzu stark vom Grundtypus des normalen Thorakalbeines zu unterscheiden; auch besteht nie eine scharfe Grenze zwischen Maxillarbeinen und Pereiopoden. Bei den Cumaceen sind stets die beiden vorderen Thorakopoden als Kieferfüße entwickelt: der Exopodit fehlt ganz; der Endopodit ist verhältnismäßig kurz, mit kleinem Basal-, sehr langem, zweitem und klauenähnlichem letztem Glied. Bei dem ersten Kieferfuß verbreitert sich das zweite Glied zu einer ovalen Lade. Die folgenden drei, vier oder mitunter noch mehr Thorakalbeinpaare sind als normale Spaltfüße mit siebengliedrigem Endo- und kleinerem, tasterförmigem Exopodit entwickelt, während den hintersten Thorakalbeinen der Exopodit

stets abgeht. Eigenartige Verhältnisse zeigen die Stomatopoden, indem hier die fünf vorderen Thorakopodenpaare zu Greiforganen, und damit gewissermaßen zu Maxillipeden umgebildet sind. Es sind siebengliedrige ziemlich lange Beine, denen ein Exopodit fehlt und deren letztes Glied klauenartig eingeklappt wird; bekannt ist die mächtige Entwicklung des zweiten Paares. Die drei hinteren Thorakalbeine sind nur klein und kurz, ein fünfgliederiger Endopodit mit einem kleinen Exopoditast.

Die Differenzierung der Thorakalbeine der Dekapoden in drei Maxillipeden- und fünf Pereiopodenpaare ist bekannt. Die Pereiopoden sind stets mit Ausnahme der degenerativ veränderten Natantier, reine Gehbeine ohne Exopoditen, ursprünglich sieben-, bei differenzierteren Formen vielfach sechsgliedrig. Demgegenüber sind die Maxillipeden als Spaltfüße entwickelt: der erste Kieferfuß hat nur Basis und Coxa in Form von Kauladen und einen tasterähnlichen Exopoditen; im zweiten Kieferfuß folgen auf die beiden Basalglieder stets ein fünfgliederiger Endopodit und ein Exopodit mit Stielglied und Geißel, die bei natanten Formen reduziert sein kann. Der dritte Maxilliped hat bei den primitiveren Formen einen kräftigen, beinähnlichen Endopoditen, der bei den höher differenzierten Formen mancherlei Modifikationen erleiden kann, und einen schwächeren Exopoditen. Der Spaltfußcharakter der Maxillipeden bei Dekapoden gemahnt an Schizopoden und Dichelopoden, während die Cumaceen und Stomatopoden mit ihren nur aus dem Endopodit bestehenden Kieferfüßen und die Phyllocariden, denen Kieferfüße ganz abgehen, mehr abseits stehen.

Sehr verschiedenartig sind die Abdominalbeine entwickelt. Bei den Phyllocariden sind die vorderen vier Paare als die eigentlichen Fortbewegungsorgane recht kräftig ausgebildet, als Spaltbeine mit kräftigem breitem Basalglied, an dem distal zwei Ruderlamellen inserieren; zwei weitere Paare, am fünften und sechsten Abdominalsegment sind nur als einästige, kurze Rudimente entwickelt. Bei den Schizopoden und Dichelopoden sind die fünf vorderen Pleopodenpaare gleichartig entwickelt und zwar als Spaltbeine mit einem kräftigen zweigliedrigen Basalteil, an dem zwei Borsten tragende Geißeln ansetzen. Bei den Männchen normal, sind sie bei den Weibchen meist rudimentär und höchstens einästig. Auch die Stomatopoden haben fünf unter sich gleichartig entwickelte vordere Pleopoden, die aus sehr charakteristisch, breit blattförmig entwickelten Spaltbeinen gebildet sind (ein breites Basalglied und zwei breite, daran anschließende Endglieder). Das sechste Abdominalbeinpaar zeigt bei Schizopoden, Dichelopoden und Stomatopoden prinzipielle Übereinstimmung, indem es teilhat an der Bildung eines Ruderschwanzfächers. Bei Schizopoden und Dichelopoden ist das Basalglied sehr kurz und breit, und die beiden daran anschließenden Spaltäste blattförmig oval, der äußere stets breiter als der innere; die Länge ist verschieden, teils länger, teils kürzer als das zum Telson umgestaltete siebente Abdominalsegment. Sehr eigenartig sind die Uropoden bei den Stomatopoden: das unpaare kurze quadratische Basalglied entsendet einen kräftigen Fortsatz zwischen den beiden Spaltästen, von denen der innere aus einer ovalen Lamelle, der äußere aus zwei gerundet rechteckigen Gliedern besteht. — Bei den Cumaceen ist stets das sechste Abdominalbeinpaar entwickelt, und zwar in Form eines rund griffelförmigen Basalgliedes, an das zwei zweigliedrige, spitz endigende Spaltäste inserieren. Die übrigen Abdominalsegmente sind entweder ganz oder zum größten Teil extremitätenlos. Die vordersten Segmente tragen vielfach rudimentäre Spaltbeine.

Die Differenzierung der Abdominalbeine in fünf Pleopoden und ein sechstes Uropodenpaar, wie sie den Schizopoden, Dichelopoden und Stomatopoden zukommt, kehrt bei den Dekapoden wieder. Die Pleopoden sind als Spaltbein mit zwei schmal blatt-

förmigen Spaltästen entwickelt, schließen also morphologisch am engsten an die der Schizopoden und Dichelopoden an. Die Uropoden sind breit blattförmig. Der Exopodit ist bei sämtlichen primitiveren und geologisch älteren Formen durch die Diäresis zweigliedrig, erinnert dadurch etwas an den zweigliedrigen Exopoditen der Uropoden bei Stomatopoden; dagegen fehlt der eigenartige, die beiden Spaltäste trennende Fortsatz des Basalgliedes.

Zusammenfassung. Hinsichtlich der Entwicklung der Augen herrscht große Gleichförmigkeit; nur die Cumaceen sind aberrant; auch die Antennen, Mandibeln und Maxillen zeigen relativ geringe Differenzen; verhältnismäßig nahe stehen sich Schizopoden und Dekapoden; Cumaceen und Stomatopoden zeigen stärkere Differenzierung, auch die Dichelopoden.

Mit Ausnahme der hierin isoliert stehenden Phyllocariden sind die Thorakalbeine die wichtigsten Bewegungsorgane. Schizopoden, Dichelopoden und Dekapoden stehen unter sich verhältnismäßig nahe. Aberrant sind die Stomatopoden.

Die Differenzierung der Abdominalbeine in 5+1 ist den Schizopoden, Dichelopoden, Stomatopoden und Dekapoden gemeinsam. Bei den Phyllocariden sind die vier vorderen Paare als Hauptschwimmorgane sehr kräftig. Die Cumaceen verhalten sich aberrant durch weitgehende Reduktion.

C. Respirationsorgane

Bei den Phyllocariden wird die Atmung teilweise zweifellos durch die Körperoberfläche besorgt. Daneben sind jedoch noch eigentliche Kiemen vorhanden, und zwar in Form breit lappiger Auswüchse von den Basalgliedern der Thorakalbeine. Ebenfalls an der Basis der Thorakalbeine befindliche Kiemenausstülpungen besitzen die Dichelopoden; dem ersten Thorakalbeinpaar im allgemeinen fehlend haben die folgenden Paare mehr oder weniger stark zerschlitzte und verästelte Kiemen, die am letzten oder den beiden letzten Paaren auch fehlen können. Bei den Schizopoden treten mitunter ähnliche, jedoch stets einfache Kiemen auf, häufiger fehlen die Kiemen an den Thorakalbeinen mehr oder weniger ganz; in solchen Fällen treten vielfach lamellöse, als Kiemen funktionierende Anhänge an den Pleopoden auf.

Eigenartig verhalten sich die Cumaceen, bei denen die Kiemen an sämtlichen Thorakalbeinen fehlen und nur am ersten Paar, das als Kieferfußpaar entwickelt ist, eine sehr große Kieme noch vorhanden ist. Diese Beschränkung der Kiemen auf ein Thorakalbeinpaar ist zweifellos eine sekundäre Reduktionserscheinung, wie auch das Fehlen der Kiemen bei den Schizopoden nicht als primär, sondern nur als degenerativ aufgefaßt werden kann. Bei den Stomatopoden kommen den fünf vorderen Thorakalbeinen nur rudimentäre Kiemenausstülpungen zu; in der Hauptsache wird die Atmung durch kräftig entwickelte Kiemenanhänge an den Pleopoden besorgt. Auch das ist zweifellos ein sekundärer Zustand: die Pleopodenkiemen treten in der Ontogenie sehr spät auf, während in den Jugendstadien die Atmung neben der Körperoberfläche vor allem durch die Kiemen der Thorakalbeine besorgt wird.

Bei den Dekapoden befinden sich bekanntlich die Kiemenanhänge primär an den Basalgliedern sämtlicher Thorakalbeine, werden aber vielfach an einzelnen Paaren, insbesondere an den vorderen Maxillipedenpaaren reduziert, während sie den Pereiopoden eigentlich stets zukommen. Die Dekapoden schließen dadurch am engsten an

die Dichelopoden und die Phyllocariden an, während die in dieser Hinsicht degenerativen Schizopoden sich abweichend verhalten. Aberrant sind auch hinsichtlich der Kiemen wieder die Cumaceen und Stomatopoden.

D. Zusammenfassung

Die Betrachtung der Rumpfgliederung, des Cephalothorax, der Extremitäten und Respirationsorgane, auf die wir uns hier beschränkten — die übrigen Organsysteme ergeben genau das gleiche Bild und würden daher nur wiederholen —, ergeben hinsichtlich der verwandtschaftlichen Verhältnisse innerhalb der Thorakostraken folgende erste Anhaltspunkte:

1. Die Phyllocariden verhalten sich in vielen Punkten ganz besonders primitiv, zeigen aber doch in manchen Merkmalen — z. B. der Ausbildung der Pleopoden usw. — eine ganz abweichende Spezialisationsrichtung gegenüber sämtlichen übrigen Thorakostraken.

2. Cumaceen und Stomatopoden zeigen in fast allen Punkten aberrantes Verhalten und aberrante Anpassungsrichtung. Beide scheiden dadurch aus der Vorfahrenreihe der Dekapoden aus.

3. Schizopoden und Dichelopoden zeigen unter sich sehr enge Beziehungen, geben aber auch viele Vergleichspunkte mit den Dekapoden. Die Schizopoden selber scheiden durch die starke Reduktion der Kiemen als degenerative Formen aus der unmittelbaren Vorfahrenreihe aus.

4. Es sind daher vor allem zu verfolgen an Hand des fossilen Materials die Phyllocariden, Schizopoden und Dichelopoden.

2. Beziehungen zwischen Schizopoden, Dichelopoden und Dekapoden auf Grund der fossilen Reste

Betont sei nochmals, daß die Ausgangsform der Dekapoden eine reptante Form vom *Pemphix*-Typ war mit kräftigem, schwach dorsoventral abgeplattetem Karapax, mit einästigen Pereiopoden, denen ein Exopodit abging, mit wenig scharfer Grenze zwischen den drei Maxillipeden und den fünf Pereiopoden, mit Diäresis an dem Exopodit der Uropoden. Demgegenüber stellen Schizopoden und Dichelopoden ausgesprochen natante Typen dar, wie sie in den *Penaeidea* und *Eucyphidea* später auch innerhalb der Dekapoden gebildet werden, mit lateral komprimierter Körperform, schwachem Panzer, mit zweiästigen Pereiopoden, ohne scharfe Grenze zwischen Maxillipeden und Pereiopoden, ohne Zweiteilung des Exopoditen der Uropoden. —

Sichere Dichelopoden sind fossil nicht bekannt.

Schizopoden sind verschiedentlich beschrieben worden: aus dem oberen Malm die Gattungen *Elder* MÜNSTER und *Francocaris* BROILI; aus dem Callovien die Gattungen *Dollocaris* VAN STRAEL. und *Kilianicaris* VAN STRAEL.; aus dem Buntsandstein schließlich *Schimperella* BILL. Diese mesozoischen Formen sind in ihrer Zugehörigkeit zu den Schizopoden sicher. Mit recht großer Wahrscheinlichkeit dürften hierher auch noch *Palaeomysis* PEACH und *Teallicaris* PEACH aus dem Unterkarbon gehören. Die Schizopoden lassen sich demnach bis zum Unterkarbon zurückverfolgen, sind also wesentlich älter als die Dekapoden und könnten, unter diesem Gesichtspunkt gesehen, sehr wohl die wirklichen Vorfahren der Dekapoden sein. Die Kiemen sind bei diesen älteren Formen natürlich nicht bekannt; doch ist es naheliegend, daß sie noch nicht so stark reduziert waren, wie bei den rezenten Schizopoden. Es würde somit auch von dieser Seite keine prinzipielle Schwierigkeit bestehen. Eine Schwierigkeit liegt jedoch darin, daß all diese fossile Formen, wie auch die rezenten, extrem natante Anpassung zeigen mit all den dafür charakteristischen Merkmalen, während die primitivsten Dekapoden ausgesprochene Reptantier waren. Zwischen den primitivsten Dekapoden und den Schizopoden besteht sonach eine große Lücke, die um so ausgesprochener ist als ja die Schizopoden offensichtlich eine absteigende Entwicklungslinie darstellen (Kiemen!).

Nun kennen wir aus dem jüngeren Paläozoikum eine Reihe von Formen, die im allgemeinen zu den Schizopoden gestellt werden, sich von diesen aber doch in einer ganzen Reihe von Punkten unterscheiden. Diese scheinen für die vorliegende Frage von grundsätzlicher Bedeutung; sie seien daher kurz besprochen.

Die Gattung *Pygocephalus* HUXLEY ist in einer ganzen Reihe von Stücken aus dem englischen Karbon bekannt geworden, die jedoch alle nur die Unterseite erkennen lassen. Die Antennulen haben einen verhältnismäßig schlanken, langen dreigliedrigen Stiel; der Stiel der Antennen besteht aus drei kurzen, dicken Gliedern, eine breit ovale Antennenschuppe ist vorhanden. Die Mundgliedmaßen sind unbekannt. Von den Thorakalbeinen liegen sicher sieben Paare vor, die alle in Größe und Ausbildung sehr gleichartig sind: ein relativ kräftiger Endopodit und ein wesentlich kleinerer Exopodit. Die Pereiopoden sind also als typische Spaltbeine entwickelt. Da sie in der Siebenzahl vorhanden sind, kann

höchstens das vorderste Paar zu einem Kieferfuß umgestaltet sein. Die Abdominalbeine sind nicht bekannt. Nach den Pereiopoden liegt also ein typischer Schizopode, sicher jedoch kein Dekapode vor. Einer unmittelbaren Zureihung zu den Schizopoden widerspricht jedoch die Ausbildung des Schwanzes. Schon HUXLEY wies darauf hin, daß der sehr breite Schwanzfächer kein Analogon unter den Schizopoden habe, sondern eher an Stomatopoden erinnere. Ein Vergleich mit Stomatopoden kommt ja freilich nach der Ausbildung der Pereiopoden nicht in Betracht; auffällig bleibt aber die breit gerundete Ausbildung des Telson, dem sich ebenfalls breite Uropoden seitlich anschließen. Diese sind von HUXLEY einfach und ungeteilt gezeichnet, während später WOODWARD nach einem allerdings unsicheren Exemplar angibt, daß die Blätter der Uropoden durch Quernähte in verschiedene Glieder zerfallen. Abgesehen davon ist die breite Gestalt des Schwanzfächers die gleiche, wie sie von den Dekapoden bekannt ist. Dazu kommt noch die Ausbildung des Sternums. Eigentliche Sternalplatten gehen den Schizopoden ab, treten aber bei den Dekapoden — mit Ausnahme der extrem natanten Anpassungsformen — überall auf. In gleicher Weise finden wir sie auch bei *Pygocephalus* in Form breit hexagonaler Platten zwischen den Basalgliedern der Pereiopoden. Diesen beiden Merkmalen entspricht es, daß *Pygocephalus*, soweit sich das aus der Unteransicht beurteilen läßt, auch im übrigen ziemlich breit war; das Abdomen zum mindesten zeigt recht auffällige Breite; für den Karapax ist eine entsprechende Rechteckform anzunehmen. Ferner deutet die Tatsache, daß kein einziges Stück in Seitenlage erhalten ist, auf dorsoventrale Abplattung. *Pygocephalus* verbindet somit mit der Organisationsstufe der Schizopoden (Pereiopoden) Merkmale, die sonst nur bei reptanten Dekapoden wiederkehren (Schwanz, dorsoventrale Abplattung, breite Körperform, stark entwickeltes Sternum). Diese Merkmale deuten auf reptante Lebensweise.

Wesentlich weniger vollständig ist die gleichaltrige Gattung *Anthropalaemon* SALTER. Die Extremitäten sind nicht bekannt; dagegen liegen sämtliche bekannt gewordenen Stücke in Dorsalansicht vor. Antennulen und Antennen scheinen mit *Pygocephalus* übereinzustimmen. Der Karapax ist breit, rechteckig, mit geschwungenem Seitenrand, der vorn in einen Stachel ausläuft und dadurch eine scharfe Trennung zwischen Vorder- und Seitenrand bedingt. Das Abdomen ist verhältnismäßig kurz und annähernd

gleich breit, wie der Karapax. Telson und Uropoden scheinen mit den entsprechenden Teilen von *Pygocephalus* übereinzustimmen. Das ganze Tier zeigt dorsoventrale Abplattung. Sehr charakteristisch ist ein mächtig entwickeltes Rostrum, das sich scharf abgesetzt auch noch auf dem Karapax fortsetzt. Es läßt sich leider nach den Abbildungen nicht feststellen, ob dieses Rostrum fest mit dem Panzer verwachsen war oder nicht. Im Gesamthabitus

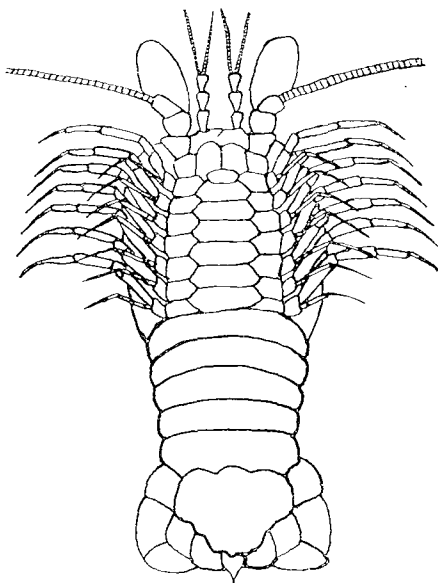


Fig. 61. *Pygocephalus Cooperi* HUXLEY, von der Unterseite, Rekonstruktion (n. WOODWARD), Karbon.

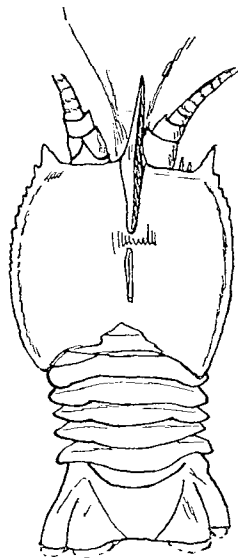


Fig. 62. *Anthrapalaemon Grossarti* SALTER (n. SALTER), Karbon.

erinnert *Anthrapalaemon* an die Eryoniden: und wie diesen dürfte auch der vorliegenden Karbongattung eine rein benthonische Lebensweise zukommen. Da den beiden Gattungen *Pygocephalus* und *Anthrapalaemon* die Verbreitung und sämtliche Eigenschaften, die sich bei beiden feststellen lassen, gemeinsam sind, wird der Gedanke nahegelegt, daß *Pygocephalus* nur die Unterseite von *Anthrapalaemon* darstellt. Zum mindesten sind beide Gattungen sehr nahe verwandt und ergänzen sich sehr schön zu einem Gesamtbild.

Ebenfalls aus dem Karbon stammt die Gattung *Crangopsis* SALTER (= *Palaeocrangon* SALTER). Extremitäten unbekannt; auch sonst ist diese Gattung recht ungenügend bekannt. Da

seitliche Lage im Gestein vorherrscht, dürfte der Karapax zylindrisch oder sogar schwach lateral komprimiert gewesen sein. Ein auf der Dorsalseite zugespitztes und gesägtes Rostrum — also ähnlich wie bei *Anthropalaemon* — soll vorhanden gewesen sein. Bemerkenswert ist, daß, wie bei den beiden besprochenen Gattungen der Schwanzfächer durch seine breit blattförmige Entwicklung Dekapodenhabitus, nicht Schizopodenhabitus zeigt. Entsprechend dem hohen Alter dürften die Pereiopoden auf einer ähnlich primitiven Organisationsstufe gestanden haben, wie bei *Pygocephalus*, d. h. also Schizopodencharakter zeigen.

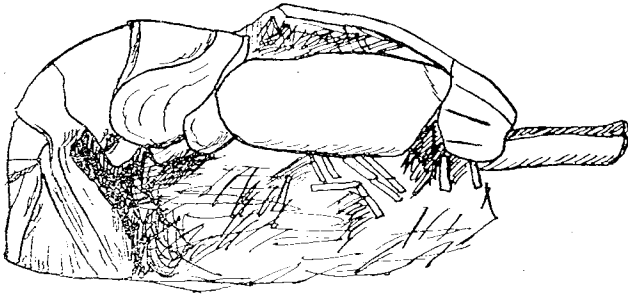


Fig. 63. *Palaeopalaemon*, Devon (n. HALL u. CLARKE).

Von sehr großer Bedeutung wegen ihres hohen Alters — Devon —, aber leider ebenfalls ungenügend bekannt ist die Gattung *Palaeopalaemon* WHITFIELD. Ein zylindrischer oder schwach seitlich zusammengedrückter Karapax umgibt den ganzen Kopf- und Brustteil. Der Karapax ist einheitlich und läßt keine Naht erkennen. Verziert ist er mit einigen Längskanten, und zwar einer medianen und zwei seitlichen. Das siebengliedrige Abdomen ist wenig höher als breit; die Epimeren der Abdominalsegmente greifen seitlich ziemlich weit herab. Die vordersten Segmente sind gleich breit, wie der Karapax, doch verschmälert sich das Abdomen nach hinten. Der Schwanzfächer ist breit und vom Habitus der Dekapoden. Das Telson ist allerdings nur schmal, spitz dreieckig, im Gegensatz zu dem breit rechteckigen Telson bei *Pygocephalus* und *Anthropalaemon*. Aber die Uropoden sind breit ovale Blätter: somit ist der Schwanzfächer in seiner Gesamtheit wesentlich breiter als die letzten Abdominalsegmente. Die Augen selber sind nicht erhalten, waren aber nach den Angaben von HALL und CLARKE gestielt. Von den Thorakalextrimitäten sind nicht identifizierbare Reste unterhalb des Seitenrandes des

Karapax zu erkennen, aus denen nur soviel hervorgeht, daß kräftige Gehbeine nicht vorhanden waren. Vermutlich waren es schizopodenähnlichen Spaltbeine. Ihre Anzahl läßt sich natürlich nicht feststellen, die Frage, ob und wieviel von den Brustbeinen als Maxillipeden ausgebildet waren, ist daher nicht zu beantworten. Auffallend sind zwei sehr kräftige, zylindrische und große Extremitätenglieder ganz vorne in der Mitte und nach vorne gerichtet. Sie sind wesentlich kräftiger als die Reste der Brustbeine. Man könnte an ein besonders stark entwickeltes vorderes Brustbein denken, nach Analogie mit den Scherenbeinen der Dekapoden. Wahrscheinlicher ist die auch von HALL und CLARKE gemachte Annahme, daß es sich um ein Stielglied der Antenne handelt.

Diese jungpaläozoischen Gattungen, denen schon vermöge ihres Alters besondere Bedeutung zukommt, nehmen somit eine charakteristische Zwischenstellung zwischen den Dekapoden und den Schizopoden ein, indem der feste und breite, mit Rostrum versehene Cephalothorax und der breite Schwanzfächer mit den Dekapoden gemeinsam sind, während die Ausbildung der Pereiopoden die Verhältnisse der Schizopoden zeigt. Eine Zureihung zu den Dekapoden ist daher ebensowenig möglich, wie eine solche zu den Schizopoden. Vielmehr handelt es sich um eine selbständige, diesen gegenüber stehende Ordnung von Thorakostraken, die nach der best bekannten Gattung als *Pygocephalomorpha* bezeichnet seien.

Ein Vergleich zwischen den Pygocephalomorphen und den primitivsten Dekapodenformen (*Pemphicoidea*) deutet auf unmittelbare Beziehungen. Der zylindrische bis schwach dorsoventrale Karapax der *Pemphicoidea* kehrt hier wieder, ebenso das Rostrum, die Bildung eines breiten Schwanzfächers aus dem Telson und den zu Uropoden umgestalteten Spaltbeinen des sechsten Abdominalsegments. Die Differenzierung von drei Maxillipedenpaaren gegenüber den Pereiopoden fehlt im einen Fall (*Pygoceph.*) noch und ist im andern (*Pemph.*) ganz orimentär; ebenso sind die noch einfachen Spaltbeine der älteren Gruppe zu noch kaum differenzierten Gehbeinen unter Verlust des Exopoditen reduziert. Da beiden Gruppen zweifellos die gleiche Lebensweise zukam als benthonischen Schlammbewohnern, ist eine gleichsinnig, orthogenetisch verlaufende, fortschreitende Anpassung an eben diese Lebensverhältnisse, die zu einer allmählichen Reduktion der Schwimfußäste, und damit folgerichtig zu den *Pemphicoidea* führen mußte, wahrscheinlich. Mit

andern Worten: da die Rückbildung des Schwimmfußastes nur bei benthonisch lebenden Formen möglich ist, für natante Formen, bei denen der Schwimmfußast in dauernder Funktion steht, aber ausgeschlossen werden muß, können nur die benthonischen Pygo-

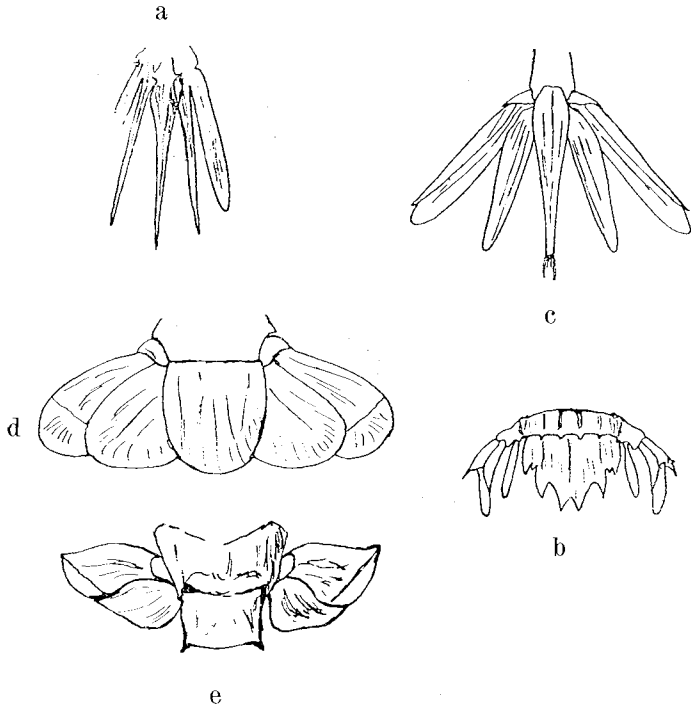


Fig. 64. Schwanzfächer von Malakostraken: a *Euphausia* (*Dichelopoda*); b *Squilla* (*Stomatopoda*); c *Parapandalus* (*Decapoda*, *Eucyphidea*); d *Penphix* (*Decapoda*, *Palinura*); e *Nephrops* (*Decapoda*, *Nephropsidea*).

cephalomorphen, unter keinen Umständen aber die natanten Schizopoden und Dichelopoden die Vorfahren der Dekapoden sein.

In gleicher Richtung deutet die Bildung des Schwanzfächers. Dieser ist nur verständlich als Anpassungsmerkmal bei benthonisch reptanter Lebensweise. Darauf deutet zunächst einmal die Tatsache, daß die reptanten *Palinura* einen breiten und kräftigen Schwanzfächer besitzen, ebenso die reptanten Erymiden, Astacuren, Thalassiniden, Galatheiden, daß aber die natanten Penaeiden, Stenopiden und Eucyphiden nur einen schmalen Schwanz-

fächer haben. Die Uropoden werden schmal und langgestreckt und sind um so schmaler, je einseitiger die betreffende Gattung natant pelagisch angepaßt ist: so sind innerhalb der *Penaeidea* die Uropoden der Sergestiden im Durchschnitt schmaler als bei den Penaeiden, und innerhalb der Sergestiden wiederum besitzen die Luciferinen schmalere Uropoden als die Sergestinen. Und wenn bei den Stomatopoden der Schwanzfächer relativ breit ist, so finden wir bei Dichelopoden und Schizopoden ganz auffällig schmale Uropoden. Und abgesehen von diesen Tatsachen ist auch theoretisch schwer vorstellbar, weshalb bei natanter Lebensweise, wobei die Ruderbewegung durch die gleichartig ausgebildeten Abdominal- bzw. Thorakalbeine ausgeführt wird, das letzte Beinpaar eine besondere Differenzierung erfahren haben soll, eine Differenzierung zudem, durch die dieses Beinpaar aus der Ruderbewegung ausgeschaltet wurde. Tatsächlich verlieren denn auch bei den natanten Formen die Uropoden den Uropodenhabitus weitgehend und nähern sich formell stark den Abdominalbeinen — so zahlreiche Mysideen und Eucyphiden. Auf der andern Seite aber ist diese besondere Differenzierung des hinteren Abdominalbeinpaars von ganz besonderer Bedeutung für die benthonischen Formen, da dadurch nach Aufgabe der eigentlichen Schwimmfähigkeit ein rasches, stoßartiges Rückstoßschwimmen ermöglicht wird.

Wenn durch diese Feststellungen auch von dieser Seite wieder erhärtet wird, daß die natanten Dekapoden abgeleitete, degenerative Seitenlinien sind und die reptanten *Palinura* die zentrale Ausgangsgruppe darstellen, so fällt durch sie auch ein bedeutsames Licht auf die Stellung der Schizopoden und Dichelopöden. Beide Gruppen besitzen einen Schwanzfächer, der allerdings in Rückbildung begriffen ist, und damit ein Merkmal, das auf ursprünglich reptante Anpassung hindeutet. Die Uropoden der Schizopoden und Dichelopoden sind nur als Relikt zu verstehen. Was nun die Stammformen betrifft, so liegen die Verhältnisse für die Schizopoden relativ klar: Die Ausbildung der Pereiopoden der Schizopoden zeigt so weitgehende Übereinstimmung mit denen der Pygocephalomorphen, daß die Schizopoden nur von diesen ableitbar sind, zudem da auch das geologische Auftreten vom Karbon ab, derartige Beziehungen bestätigt. Die Schizopoden verhalten sich demnach zu den Pygocephalomorphen genau so wie die *Trichelida* und *Anomocarida* zu den reptanten *Palinura*.

Die Dichelopoden stehen dadurch, daß der Karapax mit sämtlichen Thorakalsegmenten verwachsen ist, und durch die Entwicklung der Kiemen auf einer höheren Organisationsstufe. Das legt, da ja die Schizopoden eine absteigende Linie repräsentieren, den Gedanken nahe, daß sie auf etwas höherer Organisationsstufe diese abgespalten sind, in einer Periode, da die Pygocephalomorphen schon wesentlich mehr dem Dekapodentyp genähert waren.

Daraus resultiert folgendes Gesamtbild:

1. Die Pygocephalomorphen sind eine reptant angepaßte, benthonisch lebende Thorakostrakenordnung, auf schizopodider Organisationsstufe stehend, aber infolge der benthonischen Lebensweise dem reptanten Dekapodenhabitus stark angenähert.

2. Orthogenetische Weiterbildung, gleichsinnig fortschreitende Anpassung führt zu einer allmählichen Rückbildung der bei benthonischer Lebensweise funktionslosen Organe: der Schwimmfüße; außerdem bedingt die Lebensweise eine Verwachsung des Karapax mit dem gesamten Thorax. Dadurch bildet sich der primitive *Pemphix*-Typus heraus.

3. Von dieser zentralen Stammlinie spalten von Zeit zu Zeit degenerative Seitenlinien ab, die sich infolge natanter Anpassung mehr und mehr von dem reptanten Grundtypus entfernen, und zwar umso weiter auf je früherem Stadium die Abspaltung erfolgt.

4. Auf dem schizopodoiden Entwicklungsstadium spalten ab die Schizopoden, zu einer Zeit, als Thorax und Karapax noch unvollständig verwachsen waren. Etwas später — nachdem diese Verwachsung schon vollständig war — die Dichelopoden (nicht ausgeschlossen ist, daß die Dichelopoden auf einem ganz primitiven Dekapodidstadium abspalten und die Exopodite eine sekundäre Rückentwicklung darstellen, ähnlich wie bei vielen Eucyphiden).

5. Auf dem Dekapodidstadium schließlich spalten ab die *Trichelida* und *Anomocarida*.

6. Bemerkenswert ist, daß diese absteigenden Linien stets in den Zeiten abspalten, in denen der zentrale Hauptstamm grundsätzliche Veränderungen durchmacht: Gleichzeitig mit der Bildung des Brachyurentyps entstehen die *Anomocarida*, mit dem *Pemphix*-Typ entstehen die Tricheliden, gleichzeitig mit der Verwachsung von Karapax und Thorax bilden sich die Dichelopoden, und mit der Bildung des Hauptstamms er-

scheinen auch die Schizopoden. Die fortschreitende Umbildung des Hauptstamms und die Abspaltung der Seitenlinien dürfte demnach in innerem Zusammenhang stehen.

3. Herkunft der *Pygocephalomorpha*

Die Cumaceen mit ihrem stark reduzierten, nur noch unpaar entwickelten Auge, sowie den stark reduzierten Abdominalbeinen, ebenso die Stomatopoden mit ihren extrem und aberrant differenzierten Thorakalbeinen scheiden als mögliche Ausgangsgruppe für die Pygocephalomorphen von vornherein aus. Es bleibt die Gruppe der Phyllocariden. Echte Phyllocariden sind fossil nicht bekannt und auch kaum zu erwarten, da ja der ganze Panzer nur chitinös ist, und demnach normalerweise nicht fossil erhaltungsfähig. Dagegen sind phyllocaridenähnliche Formen aus dem Palaeozoikum in größerer Menge bekannt geworden, so die Gattungen *Hymenocaris* SALTER (Kambrium), *Ceratiocaris* M. COY (Silur), *Echinocaris* WHITFIELD (Devon), *Nahecaris* JAEKEL (Devon), um nur einige wenige zu erwähnen. Wenn vielfach, insbesondere früher, diese fossilen Formen mit den rezenten Phyllocariden (= Leptostraken) unmittelbar vereinigt wurden, so hat doch schon GERSTAECKER in BRONNS Klassen und Ordnungen mit vollem Recht ausdrücklich darauf hingewiesen, daß eine unmittelbare Vereinigung nicht in Frage käme; auch POMPECKJ weist auf den großen, durch keine Verbindungsglieder ausgefüllten Zeitraum hin und v. STROMER faßt die paläozoischen Formen als *Archaeostraca* zusammen und stellt sie den rezenten Leptostracen (*Nebalia*) gegenüber, da in der sehr stark wechselnden Segmentzahl und der Ausbildung des Endsegments grundsätzliche Unterschiede bestehen.

Die Organisation dieser Archaeostraken ist noch wenig bekannt. Der Karapax ist zweiklappig oder einheitlich, wobei sämtliche Übergänge bestehen. Im einzelnen ist die Ausbildung sehr variabel; neben einfachen *Nebalia*-ähnlichen Formen, wie z. B. *Ceratiocaris* MC.COY und *Elymocaris* BEECHER und anderen treten Formen auf, bei denen der Karapax stark mit Höckern verziert ist, wie z. B. *Echinocaris* WHITFIELD u. a. und schließlich kann der Panzer auch noch in verschiedener Weise mit Längskanten verziert sein, wie bei den *Tropidocaris* BEECHER, *Mesothyra* HALL und CLARKE u. a. Ein Rostrum ist in den meisten Fällen vorhanden, und wie bei den Nebalien als freie, nicht fest mit dem Karapax verwachsene Platte. — Die Thorakalsegmente waren

zweifellos mit dem Karapax nicht verwachsen. Die Anzahl der Segmente ist nur in seltenen Fällen bekannt, sie scheint im einzelnen verschieden gewesen zu sein. Der Hinterrand des Panzers ist dorsal wie bei den Nebalien vielfach stark ausgebuchtet und läßt nicht allein die vorderen Abdominal-, sondern wohl auch noch mitunter einige Thorakalsegmente dorsal frei liegen.

Sehr charakteristisch und durchaus abweichend von den Leptostraken ist die Ausbildung des letzten Abdominalsegmentes. Bei den Nebalien endigt es, wie erwähnt, in zwei spitze Fortsätze; bei den Archaeostraken läuft es in einen langen medianen Stachel

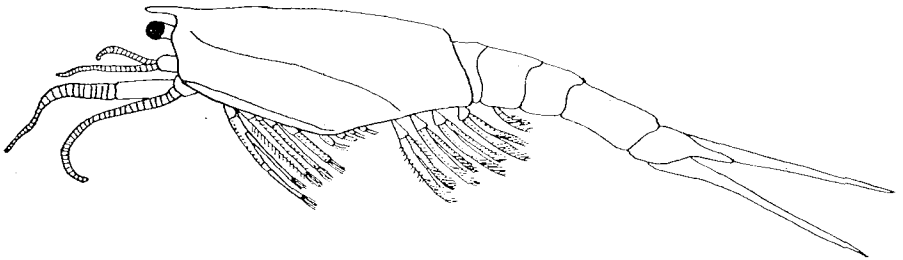


Fig. 65. *Phyllocarida, Naheccaris* JAECKEL, Devon, Rekonstruktion (u. BROILI).

aus und seitlich davon tritt jederseits noch ein weiterer, ebenso kräftiger Stachel auf; der Schwanz ist sonach dreispitzig, ermangelt aber ebenso wie bei den Nebalien eines Schwanzfächers. Bei den ältesten Formen ist der Schwanz sogar vier- bis sechsspitzig.

Häufig ist im vorderen Teil des Panzers, jederseits vom Hinterrand des Rostrums, ein rundlicher Höcker, der gewöhnlich als Augenhöcker gedeutet wird. Ist diese Deutung richtig, so wäre auch dieses Merkmal ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal gegenüber den Leptostraken, da diese ja wohl entwickelte gestielte Augen besitzen, die unter dem Rostrum nach vorn aus dem Panzer heraustreten. Aber, wie auch schon HENNIG betonte, liegen diese Höcker viel zu weit hinten für Augenhöcker, abgesehen davon, daß sie vielfach auch ganz fehlen. Überdies konnte aber BROILI neuerdings — nach freundlicher persönlicher Mitteilung von Herrn Professor BROILI — auch normale gestielte Augen bei *Naheccaris* feststellen, und zwar in der gleichen Lage, wie sie auf der durch BROILI gegebenen Rekonstruktion hypothetisch eingezeichnet worden sind. Das Auge entspricht sonach nach Lage und Ausbildung dem Auge von *Nebalia*; außerdem konnte BROILI zeigen,

daß der Exopodit der Antenne nicht als Deckschuppe, sondern in Form einer zweiten Antennengeißel ausgebildet war. Wie die Antenne war bei *Nahecaris* auch die Antennula zweigeißlig; bei *Nebalia* ist die zweite Geißel der Antennula nur noch rudimentär vorhanden.

Die Thorakalbeine, die an den Stücken von *Nahecaris*, die HENNIG vorlagen, nicht sicher erkennbar waren, konnte an späteren Exemplaren BROILI bekannt machen. Demzufolge besteht der Thorax — wie bei den rezenten Nebalien und Malakostraken überhaupt — aus acht Segmenten, von denen jedes ein Beinpaar besitzt. In Übereinstimmung mit *Nebalia* fehlt eine Umbildung des oder der vorderen Thorakalbeine zu sekundären Mundextremitäten, immerhin deutet das Vorhandensein eines Exopoditastes am vordersten Thorakopodenpaar im Gegensatz zu den folgenden Paaren eine besondere Funktion dieses vorderen Paares — vermutlich im Dienst der Nahrungsaufnahme — an. Die übrigen Thorakopoden scheinen einästig gewesen zu sein; sie waren relativ kräftig und dienten vermutlich noch als Fortbewegungsorgane. Von den Pleopoden sind — in Übereinstimmung mit *Nebalia* — die vier vorderen Paare als schlanke, aber wohl entwickelte Spaltbeine ausgebildet.

Die kambrische Gattung *Hymenocaris* SALTER zeigt neben weitgehenden Ähnlichkeiten doch auch manche Unterschiede von *Nahecaris*; so sind dort die Thorakopoden stets zweiästig entwickelt; der Schwanz ist nicht mit nur drei Stacheln, sondern mit vier bis sechs versehen. Auch sonst dürften in Wirklichkeit zwischen den verschiedenen als Archaeostraken beschriebenen Formen noch mannigfache Unterschiede bestehen, die sich vorläufig, da wir von den Extremitäten im allgemeinen noch zu wenig wissen, nur noch nicht erfassen lassen können. Abgesehen davon stimmen aber die gesamten als Archaeostraken bestimmten und beschriebenen Formen in einer Reihe grundsätzlicher Merkmale überein, so die Art des Karapax, die Ausbildung des Telson und der Furka, außerdem relativ kräftige Magenzähne, die Ausbildung der Thorakopoden als Fortbewegungsorgane. Eine Zusammenfassung all dieser Formen als *Archaeostraca* scheint daher vorläufig durchaus zweckmäßig.

Damit läßt sich zusammenfassen, daß die Archaeostraken in den Grundzügen ihrer Organisation weitgehend mit den Leptostraken übereinstimmen (Ausbildung des Karapax, gestielte Augen, Vorhandensein der Furka, Schmalheit des Abdomens im Gegensatz

zum Karapax, stärkere Entwicklung der vier vorderen Pleopodenpaare), daß sie aber in einer Reihe von Punkten auch grundsätzlich abweichen (Drei- oder Mehrspitzigkeit des Schwanzendes, Ausbildung der Thorakalbeine als Fortbewegungsorgane, Zweigeißligkeit von Antennula und Antenne, vielfach wechselnde Segmentzahl). Wenn das letztere Merkmal an Entomostraken erinnert, so sind doch engere Beziehungen zu diesen auszuschließen, da das Abdomen kräftig entwickelt und mit Extremitäten versehen ist — offenbar mit Ausnahme von *Hymenocaris* —, während es bei den Entomostraken starke Rückbildung zeigt und stets extremitätenlos ist.

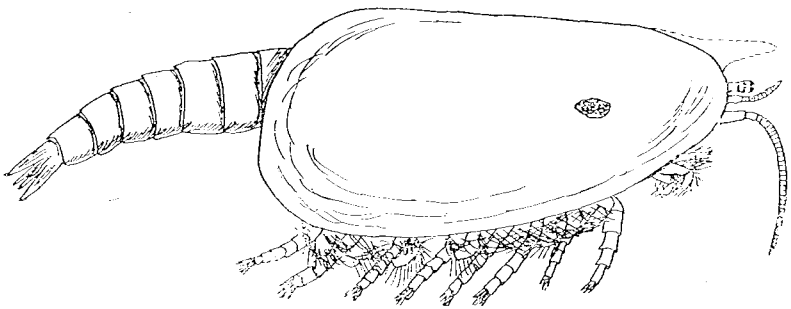


Fig. 66. *Hymenocaris* (*Phyllocarida*), Mittelkambrium (Rekonstruktion n. d. Abbild. WALCOTTS).

Die Archaeostraken gehören sonach trotz äußerlicher Ähnlichkeit mit Entomostraken zweifellos der Entwicklungsgruppe der Thorakostraken an. Wechselnde Segmentzahl, kräftigere Entwicklung der Thorakalbeine, Zweigeißligkeit von Antennula und Antenne sind primitive Merkmale.

Daß die Leptostraken die unmittelbaren Abkömmlinge der Archaeostraken sind, dürfte aus dem Gesagten schon hervorgehen. Die Phyllocariden in ihrer Gesamtheit zeigen also ihre Hauptentfaltungperiode im Palaeozoikum mit der Gruppe der Archaeostraken, bei denen der Karapax schon typisch entwickelt war, die Thorakalbeine noch nicht reduziert waren, die Abdominalbeine anscheinend noch keine besonderen Differenzierungen erkennen ließen. Die Leptostraken stellen nur noch ein letztes, stark degenerativ spezialisiertes Relikt dieser palaeozoischen Gruppe dar: die Thorakalbeine sind meist zu Kiementrägern reduziert, die Bewegung wird nur noch von den vier vorderen, besonders differenzierten Ab-

dominalbeinen besorgt; der Telsonstachel des letzten Abdominal-segments ist verloren gegangen. Infolge der geringeren Größenentwicklung zeigt schließlich auch der Triturationsapparat des Kaumagens Reduktionserscheinungen.

Wie verhalten sich die Phyllocariden zu den Pygocephalomorphen? Daß die Leptostraken als Vorfahrenformen für die Pygocephalomorphen nicht in Frage kommen, ist offensichtlich; denn während hier, wie bei sämtlichen höheren Thorakostraken die Thorakalextrimitäten die Hauptentwicklung zeigen, sind diese dort reduziert zu einfachen Kiementrägern. Anders die Archaeostraken: hier waren auch die Thorakalbeine noch normal entwickelt, eine schizopodenähnliche Differenzierung also noch möglich. Dazu kommt eine starke formelle Annäherung: der älteste Pygocephalomorphe, der devonische *Palaeopalaemon*, besitzt auf dem zylindrischen, ziemlich hoch gewölbten Karapax einige kräftige Längskanten; eine ganz ähnliche Verzierung mit Längskanten zeigt die devonische Archaeostrakengruppe der *Rhinocaridae*. Für *Nahecaris* hat ja schon HENNIG aus eben diesem Grunde auf die auffällige Ähnlichkeit mit *Palaeopalaemon* hingewiesen. Auch der relativ breite, kurze dreieckige Telsonstachel erinnert an diese Gattung. Grundsätzliche Unterschiede neben diesen Ähnlichkeiten liegen in dem breiten Schwanzfächer und dem breiteren Abdomen von *Palaeopalaemon*, beides Merkmale, die auf die Fähigkeit des Rückstoßschwimmens deuten, die den Archaeostraken mit ihrem schmalen Abdomen und den Schwanzstacheln natürlich abgeht. Zwar waren auch die Archaeostraken größtenteils sicher benthonische Formen. Der kräftige, vielfach dorsoventral abgeplattete Karapax, das Fehlen eigentlicher Ruderorgane — weder die Antennen, wie bei den Entomostraken, sind als Ruder entwickelt, noch scheinen größere Ruderbeine vorhanden gewesen zu sein — deutet in dieses Richtung. Die Fortbewegung auf dem Boden ging wohl weitgehend springend vor sich, mit Hilfe der stets kräftigen Schwanzstacheln, die als Springstacheln benützt wurden. Nun zeigen aber gerade die Rhinocariden, z. B. *Mesothyra* ein relativ breites und kurzes Abdomen und am Innenrand der seitlichen Schwanzstacheln eine dichte Borstenreihe, so daß diese uropodenähnlich verbreitert sind. Das macht es wahrscheinlich, daß das Abdomen gelegentlich nach der Art makrurer Dekapoden als Ruderschwanz zum Rückstoßschwimmen benützt wurde. Die devonischen Rhinocariden zeigen sonach biologisch habituell, wie auch morphologisch

eine deutliche Annäherung an *Palaeopalaemon*, bzw. eine auf Pygocephalomorphen hindeutende Entwicklungstendenz. Das kann aber praktisch nur bedeuten, daß die Wurzel der Pygocephalomorphen bei den Rhinocariden oder in deren Nähe zu suchen ist.

Schon innerhalb der Archaeostraken hat eine Sonderung in verschiedener Richtung stattgefunden. Wenn die primitivsten Formen wohl pelagische Formen waren — die Bildung und Art des Karapax deutet darauf hin —, so ging mit dem allmählichen Größerwerden ein Teil desselben zu mehr benthonischer Lebensweise über; der Panzer wurde mehr dorsoventral abgeplattet, er brauchte den Körper nur noch von der Dorsalseite her zu schützen, nicht mehr allseitig wie bei pelagischer Lebensweise. Als Folge dieser Anpassung wurde schließlich die Fähigkeit des Rückstoßschwimmens erworben, die zu einer Rückbildung der Abdominalextremitäten und einer verstärkten Ausbildung der Thorakalbeine Anlaß geben mußte. Die übrigen Archaeostraken verharrten bei der ursprünglichen Lebensweise; ein Anstoß zu Neubildungen, zu Neuanpassungen fehlte und dementsprechend blieb die lateral komprimierte Gesamtform erhalten. Die Beine, die dem Rande des Karapax am nächsten lagen und daher auch am weitesten hervorragten wurden zu Ruderorganen, das sind die Extremitäten der vorderen Abdominalsegmente, während die Thorakalbeine, die nur mit ihren distalen Enden aus dem Panzer hervorragten und daher als Ruderorgane nur geringe Wirkung ausüben konnten, eine starke Rückbildung durchmachten.

Bestätigend in der gleichen Richtung ist es, daß der bei den Phyllocariden typisch auftretende und bei der Zweiklappigkeit der

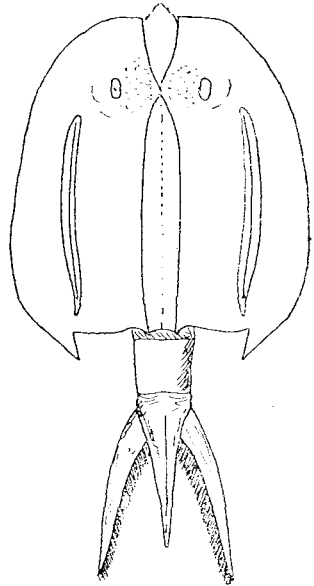


Fig. 67. *Phyllocarida*, *Mesothyra*
(n. HALL u. CLARKE, verkleinert). Den
Borstenbesatz des „Schwanzfächers“ dieser
dorsoventral abgeplatteten, benthonisch
lebenden Form zeigend.

Schale auch funktionell notwendige Schalenschließmuskel als Rudiment bei den primitiveren Dekapoden noch vorhanden ist und bei den Paranephropsiden sogar noch in Funktion stand, wie an anderer Stelle gezeigt werden konnte, während bei den nicht in der Linie der unmittelbaren, orthogenetischen Weiterbildung liegenden Schizopoden und Dichelopoden dieser Muskel fehlt, also schon vollkommen reduziert ist; auch diese Tatsache spricht dagegen, daß die Dekapoden über Schizopoden und Dichelopoden sich aus den Phyllocariden entwickelt haben. Weiterhin spricht in dieser Richtung, daß die Ontogenie der Leptostraken ganz auffällige Übereinstimmung zeigt mit der Ontogenie der Schizopoden, also der Thorakostrakenordnung, die auf der gleichen Organisationsstufe steht wie die Pygocephalomorphen, die unmittelbaren Abkömmlinge der Phyllocariden.

Die Gesamtheit der als Thorakostraken, bzw. Podophthalmen zusammengefaßten Formen läßt sonach zwei Hauptetappen der Entwicklung erkennen, die erste, die Phyllocariden-Hauptentfaltung im Palaeozoikum, postpalaeozoisch nur noch die wenigen degenerierten Reliktformen der Leptostraken, mit zweiklappigem, den Körper entomostrakenähnlich umschließendem Karapax, im Gegensatz zum Panzer schmalem Abdomen und Schwanzstacheln, und die zweite (Pygocephalomorphen, Schizopoden, Dichelopoden und Dekapoden), — Hauptentfaltung vom Mesozoikum an — mit dem am Kopf und Thorax fest anliegenden Panzer, breitem Abdomen und Schwanzfächer.

4. Stellung der Cumaceen, Stomatopoden und Syncariden

Allen drei Gruppen fehlt ein den gesamten Thorax umfassender Panzer, es geht ihnen also das eigentliche Charaktermerkmal der Thorakostraken ab; auf der andern Seite zeigen sie in ihrer Organisation und der Ausbildung der Extremitäten, wie auch in der Einteilung des Körpers in einen einheitlichen Kopf, acht dem Thorax und sieben dem Abdomen angehörigen Segmente so weitgehende Übereinstimmung mit den eigentlichen Thorakostraken, daß an ihrer Zugehörigkeit zu diesen noch kaum einmal gezweifelt wurde. Auch das Merkmal der gestielten Augen, das allein für die Thorakostraken charakteristisch ist, kommt wenigstens den Stomatopoden und Syncariden zu; bei den Cumaceen fehlt es, aber wohl bloß im Zusammenhang damit, daß die Augen bei diesen ausgesprochenen Nachttieren in Rückbildung begriffen sind. Wie

verhalten sich diese drei Ordnungen zu den Thorakostraken? Stellen sie, wie vielfach angenommen wird, Vorstufen zu diesen dar, die hinsichtlich der Cephalothoraxentwicklung noch primitiver sind? Mit den im Vorhergehenden gewonnenen Zusammenhängen steht diese Annahme im Widerspruch; denn es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die entomotrakenähnliche Schale der Phyllocariden als ganze erworben wurde, und zwar wie bei den Entomotraken als Anpassung an die pelagische Lebensweise, um bei diesen schwimmenden Formen, den Körper möglichst allseitig zu schützen. Der Karapax müßte sonach bei den drei zur Diskussion stehenden Ordnungen entweder reduziert sein, oder aber die oben skizzierte Herleitung der Dekapoden würde nicht der Wirklichkeit entsprechen. Die Frage nach der Stellung dieser Gruppen ist also für die vorliegende Frage von grundsätzlicher Bedeutung.

Rein theoretisch ist hierzu zu bemerken: ein einheitlicher, den Körper ganz oder großenteils umschließender Karapax ist ein Anpassungsmerkmal an pelagische, frei schwimmende Lebensweise, wie bei den Phyllocariden, so auch bei den Entomotraken; bei rein benthonischen Formen ist ein derartiger Karapax hinderlich und kann daher auch nicht entstehen. Vielmehr ist eine möglichst große Beweglichkeit der einzelnen Segmente gegeneinander zweckmäßig, wie leicht einzusehen. Primär benthonische Crustaceen, wie die Trilobiten besitzen demnach außer den verschmolzenen Kopfsegmenten keinen Karapax. Gehen nun pelagische Formen mit großer, den Körper umhüllender Schale zu benthonischer Lebensweise über, so bestehen zwei grundsätzlich verschiedene Möglichkeiten: entweder der Karapax geht verloren und die Beweglichkeit der Segmente wird wieder hergestellt, oder aber der Karapax bleibt erhalten, beschränkt sich aber auf die Dorsalseite und läßt die Ventralseite frei und verwächst fest mit den einzelnen Segmenten, bildet also ein festes, unmittelbares Hautskelett; diesen zweiten Weg haben die Dekapoden eingeschlagen. Bildung eines Cephalothorax durch allmählich fortschreitende Verwachsung der Körpersegmente ist sonach unwahrscheinlich. Wenn dadurch auf der einen Seite die geschilderte Herleitung der Thorakostraken im engeren Sinne (Phygocephalomorphen, Schizopoden, Dekapoden) auch von diesem Gesichtspunkt aus bestätigt wird, so wird auf der andern Seite der Gedanke nahegelegt, daß bei Syncariden, Cumaceen und Stomatopoden der Panzer rückgebildet ist.

Tatsächlich haben wir nun ein Merkmal, das diese Ansicht zu stützen vermag, das sind die gestielten Augen. Primär sind bei den Crustaceen die Augen nicht gestielt; so haben die Entomostraken und die Trilobiten sitzende Augen. Irgend ein Anlaß, die Augen durch einen Augenstiel beweglicher zu gestalten, liegt auch nicht vor, solange der Kopf gegenüber dem Thorax frei beweglich ist. Sobald jedoch durch die Bildung des Panzers der Kopf seine freie Beweglichkeit verliert, wird das Gesichtsfeld stark eingeschränkt, ein Mangel, der durch die Bildung der Augenstiele wieder ausgeglichen wird. Die gestielten Augen der Podophthalmen sind sonach als unmittelbare Reaktion auf die Bildung des Karapax entstanden. Vorhandensein gestielter Augen deutet auf ursprüngliches Vorhandensein eines Cephalothorax.

Den Syncariden fehlt ein Cephalothorax vollkommen. Der einheitliche Kopfpanzer ist durch eine Nackenfurche in zwei Abschnitte geteilt und umfaßt sechs Segmente, außer den beiden Antennen-, dem Mandibel- und den beiden Maxillensegmenten noch ein Segment mit einem Paar Maxillarfüßen; das vorderste Thoraxsegment ist sonach noch in den Kopf einbezogen. Über den Antennulen befinden sich die gestielten Augen. Infolge der Zuziehung des ersten Thoraxsegments zum Kopf sind noch sieben freie Thoraxsegmente vorhanden, deren Extremitäten als normale Spaltbeine vom Typus der Schizopoden ausgebildet sind. Von den sieben Abdominalsegmenten tragen die fünf vorderen normale, als Spaltbeine entwickelte Pleopoden, ebenfalls vom Typus der Schizopoden; das siebente Segment ist als Telson extremitätenlos, die Extremitäten des sechsten Paares sind als Uropoden ausgebildet und bilden mit dem Telson zusammen einen Schwanzfächer. Die Kiemen sind als Anhänge an den Coxopoditen der Thorakalbeine entwickelt. Die Ausbildung der Extremitäten zeigt demnach starke Anklänge an Schizopoden und Pygocephalomorphen. Fossil sind die Syncariden in einer Anzahl von Gattungen aus dem Karbon und dem Rotliegenden bekannt, und zwar aus Süßwasserablagerungen, wie auch die rezenten Syncariden Süßwasserbewohner sind. Die auffällige Übereinstimmung mit Pygocephalomorphen und Schizopoden deutet auf Verwandtschaft mit diesen, das Vorhandensein gestielter Augen auf Vorhandensein eines Karapax bei den Stammformen. Herleitung von einer dieser beiden Ordnungen dürfte demnach anzunehmen sein, und zwar dürften aus folgenden Gründen die Pygocephalomorphen die Vorfahren

sein: Die Beibehaltung der trög benthonischen Lebensweise dieser Gruppe führt in allmählicher Umbildung zu den Dekapoden, wie oben ausgeführt. Der Karapax, der mit den Thorakalsegmenten noch nicht verwachsen war, blieb in dieser Stammlinie als Schutz für die Dorsalseite erhalten. Übergang zu natanter Lebensweise führt zu den Schizopoden, bei denen der Karapax ebenfalls erhalten bleiben konnte. Anpassung an eine lebhaftere benthonische Lebensweise konnte in diesem Entwicklungsstadium nur dadurch erreicht werden, daß der noch nicht mit dem Thorax verwachsene Karapax unterdrückt wurde, die Thorakalsegmente also wieder freie Beweglichkeit erhielten. Die Syncariden sind sonach zu verstehen

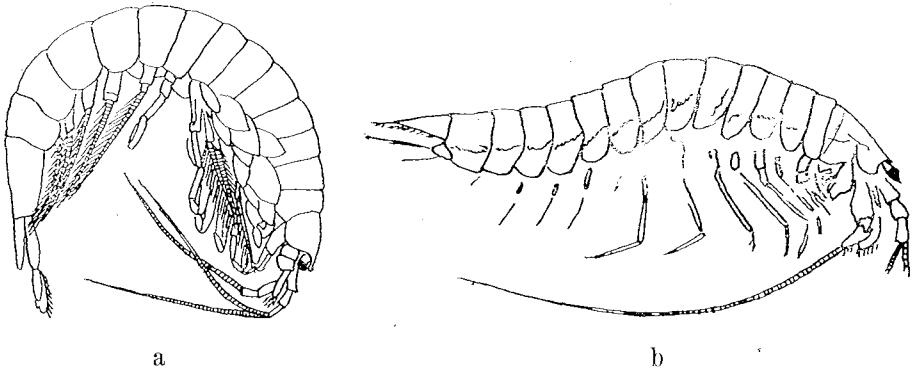


Fig 68. Syncarida. a *Anaspides*, rezent (n. ORTMANN); b *Palaeocaris praecursor* WOODWARD, Karbon (n. CALMAN).

als Anpassung an eine lebhaftere Reptantierlebensweise im Entwicklungsstadium der Pygocephalomorphen; im Dekapodenstadium, wo der Karapax zu einem Hautskelett und Träger für Muskelansatzstellen geworden ist, war bei entsprechender Lebensweise und Anpassung eine Rückbildung des Karapax natürlich nicht mehr möglich.

Die eigenartige aberrante Differenzierung der Stomatopoden in den Extremitäten ist schon kurz beleuchtet worden; sie ist vor allem dadurch bedingt, daß fünf Thorakalbeinpaare im Dienste der Nahrungsaufnahme stehen. Im Zusammenhang damit steht es auch, daß die wichtigeren Organsysteme aus der Brust in das Abdomen verlegt sind (Herz, Geschlechtsorgane, Kiemen). Fossile Stomatopoden sind selten. Sichere Reste kennen wir aus dem Jura und der Kreide (*Sculda* MÜNST., *Pseudosculda* DAMES); die

heute noch lebende *Squilla* reicht bis zur Kreide zurück. Sehr wahrscheinlich gehört auch *Necroscylla* WOODWARD aus dem Karbon hierher. Die Stomatopoden würden demnach bis zum Karbon zurückreichen und mit lebenden Gattungen ins jüngere Mesozoikum. Daß ein ursprünglich vollständiger Cephalothorax vorhanden war, geht aus den gestielten Augen hervor. Die Rückbildung des Karapax ist wie bei den Syncariden, so auch hier aus der ganzen Anpassung sehr wohl zu verstehen. Die Ausbildung der Brust ist vollkommen beherrscht von der Entwicklung der starken Raubarme. Eine volle Ausnützung dieser Raubarme ist naturgemäß nur möglich, wenn dem vorderen Körperabschnitt eine freie Beweglichkeit zukommt. Diese Raubarme konnten sich sonach nur entwickeln unter gleichzeitiger Rückbildung des Karapax. Daß der nur wenige Segmente umfassende Karapax der Stomatopoden nicht primär ist, sondern durch Reduktion zustande kam, ist gerade bei den Stomatopoden sehr deutlich: nicht allein die hinteren Thorakalsegmente sind hier frei, sondern auch — im Gegensatz zu sämtlichen Malacostraken — die vordersten Kopfsegmente (Augen- und Antennulensegment). Was die Herkunft der Stomatopoden betrifft, so deutet die dorsoventrale Abplattung des Körpers auf benthonische Stammformen; Vorhandensein des Schwanzfächers und eines breiten Abdomens schließt die Archaeostraken aus. Die eigentümliche Differenzierung der Thorakalbeine ist nur von den wenig differenzierten Thorakalbeinen schizopoder Formen aus zu verstehen. Ebenso deutet die Rückbildung des Karapax darauf hin, daß wenigstens die hinteren Thorakalsegmente noch nicht mit dem Panzer verschmolzen waren. Es kommen somit nur die Pygocephalomorphen als Stammgruppe in Frage. Tatsächlich hat denn auch SALTER schon auf Ähnlichkeiten von *Pygocephalus* mit Stomatopoden in der Ausbildung des Schwanzes hingewiesen. Das karbonische Alter der Stomatopoden deutet in gleicher Richtung. Die Organisation der Pygocephalomorphen zeigt keine einzige Differenzierung, die dem widersprechen könnte.

Schwierig ist die Frage nach der Stellung der Cumaceen. Das Fehlen gestielter Augen ist zweifellos durch sekundäre Rückbildung bedingt. Rückbildung von Augen ist bei entsprechender Lebensweise eine durchaus häufige Erscheinung; leben ja doch die Cumaceen vorwiegend im Schlamm eingegraben als typische Nachttiere. Das Fehlen eines Schwanzfächers stellt die Cumaceen in Gegensatz zu sämtlichen übrigen Thorakostraken,

mit Ausnahme der Phyllocariden. Mit diesen stimmt auch das im Verhältnis zum Thorax nur schmale, langgestreckte Abdomen überein, sowie die große Kürze der Thorakalsegmente und die Beweglichkeit der Rostralplatte, durchweg Merkmale, die den übrigen Thorakostraken abgehen. Das legt den Gedanken nahe, daß die Cumaceen unmittelbare Abkömmlinge von Phyllocariden sind. Dieser Annahme stehen freilich auch wieder andere Merkmale gegenüber, so die normale Siebenzahl der Abdominalsegmente, die griffelförmigen Spaltbeine des sechsten Abdominalsegments, die trotz habitueller und funktioneller Übereinstimmung mit den Schwanzstacheln der Phyllocariden nichts zu tun haben, sondern den Uropoden der Thorakostraken homolog sind. Eine durch die besondere Lebensweise bedingte, sehr weitgehende degenerative Umbildung von pygocephalomorphen- oder schizopodenähnlichen Thorakostraken aus wäre daher ebenfalls in den Bereich der Möglichkeiten zu ziehen. Irgend welche fossilen Formen, die eine Lösung dieser Frage erlaubten, sind nicht bekannt. Fossile Cumaceen sind bis jetzt noch nicht gefunden. Sicher ist nur, daß die Cumaceen nicht als primitiv an den Anfang der Thorakostraken gestellt werden können, sondern sehr extrem und aberrant differenziert sind.

5. Zusammenfassung. System der Thorakostraken

1. Die Thorakostraken lassen drei Hauptetappen ihrer Entwicklung erkennen, eine Phyllocaride, eine Schizopode und eine Dekapode.

2. Der Phyllocaridenstufe gehören die Ordnungen *Achaeostraca* und *Leptostraca* an, außerdem anhangsweise die *Cumacea*.

3. Der Schizopodenstufe sind außer den zentral stehenden Pygocephalomorphen, die z. T. stark divergierenden, aber durchweg von diesem Grundtypus ausgehenden Schizopoden, Dichelopoden, Stomatopoden und Syncariden zuzuordnen.

4. Die Dekapodenstufe umfaßt nur eine, aber die weitaus formenreichste Ordnung, die *Decapoda*, die unmittelbar an die jungpaläozoischen Pygocephalomorphen anschließen.

5. Die Vorfahrenreihe der *Decapoda* umfaßt innerhalb der *Thoracostraca* nur Archaeostraken und Pygocephalomorphen.

6. Leptostraken, Cumaceen, Schizopoden, Dichelopoden, Stomatopoden und Syncariden sind z. T. aberrierende, einseitig und

hoch spezialisierte, z. T. absteigende, degenerative Seitenlinien, die von diesem zentralen Stamm ihren Ursprung nehmen, ebenso wie auch innerhalb der *Decapoda* die *Trichelida* und *Anomocarida* nicht in der Vorfahrenreihe der *Brachyura* stehen, sondern absteigende Seitenlinien darstellen.

7. Was das System der Thorakostraken betrifft, so ist es offensichtlich, daß eine einfache seriale Anordnung der Kategorien diesen Verhältnissen nicht gerecht werden kann, da auf diese Weise Zusammengehöriges auseinander gerissen werden muß. Denn die ganze Form und Grundlage unseres Systems ist ja letzten Endes geschaffen ohne Rücksicht auf die Dimension Zeit, auf die historisch phylogenetischen Beziehungen, sondern einzig und allein vom Gesichtspunkt einer einheitlichen, allmählich aufsteigenden Tierreihe. Den Versuch, die Form des Systems auch in historischer Richtung dehnbarer zu machen, hat JAEKEL gemacht und seine Vorschläge an dem Beispiel der Wirbeltiere auch praktisch durchgeführt. Für den vorliegenden Fall der Thorakostraken sind diese Vorschläge unmittelbar anwendbar (vgl. unten).

Literatur

1. ASSMANN, P., 1927, Die Dekapodenkrebse des deutschen Muschelkalks. Jahrb. d. Preuß. Geol. Landesanst., Bd. 48.
2. BALSS, H., 1912, Die Paguriden der deutschen Tiefsee-Expedition. Wissensch. Erg. d. Deutsch. Tiefsee-Exped. a. d. Dampfer Valdivia 1898—1899, Bd. 20, Jena.
3. — 1913, Über fossile Galatheiden. Centralblatt f. Min. usw.
4. — 1923, Studien an fossilen Dekapoden, I. Paläont. Zeitschr., Bd. 5.
5. — 1924, Studien an fossilen Dekapoden, II. Ibidem, Bd. 6.
6. — 1925 a, Macrura der Deutschen Tiefsee-Expedition, I. Palinura, Astacura, Thalassinidea. Valdivia, Bd. 20.
7. — 1925 b, Macrura der Deutschen Tiefsee-Expedition, II. Natantia, Teil A. Valdivia, Bd. 20.
8. — 1927 a, Macrura der Deutschen Tiefsee-Expedition, III. Natantia, Teil B. Valdivia, Bd. 23.
9. — 1927 b, Decapoda, in Handbuch der Zoologie, gegr. v. KÜKENTHAL, her. v. KRUMBACH, Bd. 3.
10. — 1929 a, Über ostafrikanische Potamonidae (Decapoda) mit Anhang: Potamoniden von Madagaskar. Zool. Jahrb. Abt. f. Systematik usw., Bd. 58.
11. — 1929 b, Dekapoden des Roten Meeres, IV. Oxyrrhyncha und Schlußbemerkungen. Denkschr. d. Akad. d. Wiss. Wien, Mathem. naturw. Kl., Bd. 102.

12. BEECHER, CH. E., **1902**, Revision of the phyllocarida from the Chemung and Waverly groups of Pennsylvania. Quart. Journ. Geol. Soc. of London, Bd. 58.
13. BELL, **1857**, A monograph of the fossil malacostracous crustacea of Great Britain, Part I. Crustacea of the London clay. Palaeontograph. Soc., London.
14. — **1862**, Idem, Part II. Crustacea of the Gault and Greensand. Ibidem.
15. BEURLEN, K., **1925**, Über Brachyuren- und Anomurenreste des Schwäbischen Jura. N. Jahrb. f. Min. usw., Abt. B, Beilagebd. 52.
16. — **1926**, Zur Stammesgeschichte der jurassischen Macruren. Paläontol. Zeitschr., Bd. 8.
17. — **1928 a**, Die Dekapoden des Schwäbischen Jura. Paläontographika, Bd. 70.
18. — **1928 b**, Die Dromiacen und ihre Stammesgeschichte. Paläontol. Zeitschr., Bd. 10.
19. — **1929 a**, Untersuchungen über Prosoponiden. Centralbl. f. Min. usw., Abt. B.
20. — **1929 b**, Zur Organisation mesozoischer Dekapoden. Ibidem.
21. — **1929 c**, Parallelentwicklung und Iterationen bei Dekapoden. Paläontol. Zeitschr., Bd. 11.
22. — (**1930**), Monographie der Gattung *Coeloma* (Erscheint vermutl., Senckenberg. Abh.).
23. BILL, Ph., **1914**, Über Crustaceen aus dem Voltziensandstein des Elsaß. Mitt. d. Geol. Landesanst. v. Elsaß-Lothringen, Bd. 8.
24. BITTNER, Al., **1875**, Die Brachyuren des vizeantinischen Tertiärgebirges. Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, Math. naturw. Kl., Bd. 34. *
25. — **1883**, Neue Beiträge zur Kenntnis der Brachyurenfauna des Alttertiärs von Vicenza und Verona. Ibidem, Bd. 46.
26. — **1884**, Beiträge zur Kenntnis tertiärer Brachyurenfaunen. Ibidem, Bd. 48.
27. — **1893**, Dekapoden des pannonischen Tertiärs. Ibidem, Sitzungsber., Bd. 102.
28. BÖHM, Joh., **1922**, Arthropoda, Crustacea. Aus „Samml. d. geol. Reichs-Mus. in Leiden“, N. F., Bd. 1, Zweite Abt.
29. BROCCI, P., **1877**, Description de quelques crustacés fossiles appartenant à la tribu des raminiens. Ann. d. sciences géol., Bd. 8.
30. BROILJ, F., **1917**, Eine neue Crustaceen-(Mysidaceen) Form aus dem lithographischen Schiefer des oberen Jura in Franken. Centralbl. f. Min. usw.
31. — **1928**, Beobachtungen an *Naheccaris*. Sitzungsber. d. Bayer. Ak. d. Wiss. Math. naturw. Kl.
32. BRONN, **1858**, Beiträge zur triasischen Fauna von Raibl. N. Jahrb. f. Min. usw.
33. CALMAN, W. T., **1911 a**, On *Pleurocaris*, a new crustacean from the English coal-measures. Geol. Magazine.
34. — **1911 b**, On some crustacea of the division Syncarida from the English coal-measures. Ibidem.
35. CARTER, J., **1872**, On *Orithopsis Bonneyi*, a new fossil crustacean. Geol. Mag.
36. — **1898**, A contribution to palaeontology of the decapod crustacea of England. Quart. Journ. Geol. Soc. London, Bd. 54.
37. DAMES, W., **1886**, Über einige Crustaceen aus den Kreideablagerungen des Libanon. Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 38.
38. DAWSON, J. W., **1877**, Note on two paleozoic Crustaceans from Nova Scotia. Geol. Magazine.
39. DOPLEIN, F., **1906**, Brachyura der deutschen Tiefsee-Expedition. Valdivia, Bd. 6.
40. — u. BALSS, H., **1913**, Die Galatheiden der deutschen Tiefsee-Expedition. Ibidem, Bd. 20.

41. EBERT, Th., 1886, Beiträge zur Kenntnis der tertiären Decapoden Deutschlands. Jahrb. d. Preuß. Geol. Landesanst. f. 1886.
42. — 1888, Die Raninen des Kressenbergs. Ibidem, Jahrg. 1888.
43. ETHERIDGE, R., 1879, On the occurrence of the genus *Dibhyrocaris* in the lower carboniferous or calciferous Sandstone series of Scotland, and on that of a second species of *Anthrapalaemon* in these beds. Quart. Journ. Geol. Soc. London, Bd. 35.
44. GIESBRECHT, W., 1921, Crustacea, Handb. d. Morphologie d. Wirbellosen, her. v. A. Lang, Bd. 4, 3. Aufl., Jena.
45. GERSTAECKER, A., 1901, Phyllocarida, Cumacea, Schizopoda, Stomatopoda. Bronns Klassen und Ordnungen d. Tierreichs, Bd. 5, 2. Abt.
46. GLAESSNER, M., 1924, Über eine neue miozäne Krabbe und die Brachyurenfauna des Wiener Beckens. Verh. Geol. Bundesanst. Wien.
47. — 1928, Die Dekapodenfauna des österreichischen Jungtertiärs. Jahrb. geol. Bundesanst. Wien, Bd. 78.
48. — 1929 a, Zur Kenntnis der Häutung bei fossilen Krebsen. Paläobiologica, Bd. 2.
49. — 1929 b, Dekapodenstudien. N. Jahrb. f. Min. usw., Abt. B, Beil. Bd. 63.
50. — 1929 c, Fossilium Catalogus, Animalia, Pars 41, Crustacea decapoda.
51. HALL, J. a. CLARKE, J., 1888, Trilobites and other crustacea of the Oriskany, Upper Helderberg usw. Paleont. of New York, Bd. 7.
52. HENNIG, E., 1922, Arthropodenfunde aus den Bundenbacher Schiefen (Unterdeven). Paläontographika, Bd. 64.
53. HUXLEY, T. H., 1857, Description of a new crustacean (*Pygocephalus Cooperi* HUXLEY) from the coal-measures. Quart. Journ. Geol. Soc., Bd. 13.
54. ILLIG, G., 1927, Die Sergestiden der deutschen Tiefsee-Expedition. Valdivia, Bd. 23.
55. JORDAN, H. u. MEYER, H. V., 1854, Über Crustaceen der Steinkohlenformation von Saarbrücken. Paläontogr., Bd. 4.
56. KNEBEL, W. V., 1907, Die Eryoniden des oberen weißen Juras von Süddeutschland. Arch. f. Biontologie, Bd. 2.
57. KRAUSE, P. G., 1891, Die Dekapoden des norddeutschen Jura. Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 43.
58. LÖRENTHEY, E., 1898, Über die Brachyuren der paläontologischen Sammlung des Bayer. Staates. Természetráizi Füzetek, Bd. 21.
59. — 1907, Beiträge zur tertiären Dekapodenfauna Sardinien. Math. u. naturw. Ber. aus Ungarn, Bd. 24.
60. — u. BEURLEN, K., 1929, Die fossilen Dekapoden Ungarns. Geol. Hungarica, Ser. palaeont., Fasc. 3.
61. MEYER, H. V., 1847, *Selenisca* und *Eumorphia* aus der Oolithgruppe Württembergs. Paläontogr., Bd. 1.
62. MILNE EDWARDS, A., 1860 a, Monographie des décapodes macroures fossiles de la famille des Thalassiniens. Ann. sc. natur. Zool., 4. Ser., Bd. 14.
63. — 1860 b, Histoire des crustacés podophthalmiques, Portuniens, Ibidem.
64. — 1862—1865, Monographie des crustacés fossiles de la famille des Cancériens. Ibidem, 4. Serie, Bd. 18, 20, 5. Ser., Bd. 1, 3.
65. — 1881, Note sur quelques crustacés fossiles des environs de Biarritz. Ann. sciences géol., Bd. 11.
66. MOERICKE, W., 1897, Die Crustaceen der Stramberger Schichten. Paläontogr., Suppl. II, 6. Abt.

67. NOETLING, F., 1881, Über einige Brachyuren aus dem Senon von Maastricht und dem Tertiär Norddeutschlands. Zeitschr. Deutsch. geol. Ges., Bd. 33.
68. — 1885, Die Fauna des samländischen Tertiärs. Abh. z. Spezialk. v. Preußen u. d. Thür. Staaten, Bd. 6.
69. OPPEL, A., 1862, Paläontologische Mitteilungen aus dem Museum des Königl. Bayr. Staates. Stuttgart, 1862.
70. ORTMANN, A. E., 1901, Dekapoda, Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 5, 2. Abt.
71. PELSENEER, P., 1886a, Notices sur les crustacés décapodes du Maestrichtien du Limbourg. Bull. Musée. roy. d'hist. nat. d. Belgique, Bd. 4.
72. — 1886b, Notice sur un crustacé de la craie brune des environs de Mons. Ibidem.
73. RATHBUN, M. J., 1917, New spezies of South Dakota cretaceous crabs. Proceed. of the U. S. A. Nat. Mus., Bd. 52.
74. — 1626a, The fossil stalk eyed crustacean of the Pazific slope of North America. U. S. A. Nat. Mus. Bull., Nr. 138.
75. — 1926b, Dekapoda in WADE, The fauna of the Ripley formation usw. U. S. A. geol. Survey, Professor Papers, Nr. 137.
76. RISTORI, 1886, I crostacei brachyuri e anomuri del pliocene italiano. Boll. societ. geol. Ital., Bd. 5.
77. SALTER, J. W., 1861, On some of the higher crustacean from the British coal-measures. Quart. journ. geol. Soc., London. Bd. 17.
78. SCHLÜTER, Cl., 1862, Die macruren Dekapoden der Senon- und Cenomanbildungen Westfalens. Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 14.
79. — 1864 und 1868, Neue Fische und Krebse aus der Kreide Westfalens. Paläontographika, Bd. 11 und 14.
80. — 1874, Über jurassische Dekapodentypen aus der oberen Kreide. Verh. d. naturh. Ver. Westf. u. d. preuß. Rheinlande.
81. — 1879, Neue und weniger bekannte Kreide- und Tertiärkrebse des nördlichen Deutschlands. Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 31.
82. SCHÜTZE, 1907, Über einige *Glyphea*-Arten aus dem Schwäbischen Jura. Württemberg. Jahresh., Bd. 63.
83. SEGERBERG, K. O., 1900, De anomura och brachyura Dekapoderna inom Skandinavien yngre krita. Geol. fören. förhandl., Bd. 22.
84. SMIRNOW, W. P., 1929, Dekapoda aus den Fischechiefern am Schwarzen Flusse in der Nähe von Wladikawkas. Arb. d. nordkaukas. Verbandes wissensch. Forschungsinst. Nr. 59.
85. STOLICZKA, F., 1871, Observations on fossil crabs from tertiary deposits in Sind and Kutch. Pal. Indica, Ser. VII. Calcutta.
86. STRAELEN, V. VAN, 1923a, Description des crustacés décapodes nouveaux des terrains tertiaires de Borneo. Kon. Akad. v. Weetensch. Amsterdam, Proceed., Bd. 26.
87. — 1923b, Description des Raniniens nouveaux des terrains tertiaires de Borneo. Ibidem.
88. — 1923c, Note sur la position systématique de quelques crustacés décapodes de l'époque crétacé. Bull. Acad. roy. d. Belgique, Cl. d. Sciences.
89. — 1923d, Les mysidacées du Callovien de la Voulte sur Rhone. Bull. soc. géolog. de France, 4. Ser. Bd. 23.
90. — 1925, Contribution à l'étude des crustacés décapodes de la période jurassique. Ac. roy. d. Belg. Cl. d. Sci. Mém. (Coll. in 4^o), Bd. 7.

91. STRAELEN, V. VAN, **1927**, Contribution à l'étude des crustacés décapodes de la péninsule ibérique. *Eos, revista española de Entom.*, Bd. 3.
92. — **1928a**, *Astacus Edwardsi* MUN. CHALM. Astacidae du paléocène de Sézanne (Champagne). *Bull. soc. géol. d. France*, 4. Ser., Bd. 28.
93. — **1928b**, Sur les crustacés décapodes triasiques et sur l'origine d'un phylum de brachyours. *Acad. roy. d. Belg. Bull. d. l. Classe d. Sciences*.
94. — **1928c**, Sur un Prosoponide nouveau du Hauterivien du Diois et sur les »Dromiacea« crétacés en général. *Ibidem*.
95. WITHERS, Th. H., **1922**, On a new brachyurous crustacean from the upper cretaceous of Jamaica. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 9. Ser., Bd. 10.
96. — **1924**, Some cretaceous and tertiary decapod crustaceans from Jamaica. *Ibidem*, 9. Ser., Bd. 13.
97. — **1928**, New cretaceous crabs from England and Syria. *Ibidem*, 10. Ser., Bd. 2.
98. WÖHRMANN u. KOKEN, **1892**, Die Fauna der Raibler Schichten. *Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges.*, Bd. 44.
99. WOODWARD, H., **1867**, On a new genus of shore-crab, *Goniocyropa Edwardsi*, from the lower eocene of Hampshire. *Geol. Magaz.*
100. — **1868**, Contributions to British fossil Crustacea. *Ibidem*.
101. — **1873a**, On some specimens of *Dithyrocaris* from the carboniferous limestone series, East Kilbridge, and from the old red sandstone of Lanarkshire. *Ibidem*.
102. — **1873b**, Further notes on eocene crustacea from Portsmouth. *Quart. journ. geol. Soc. London*, Bd. 29.
103. — **1876**, On some new macrurous crustacea from the Kimmeridge clay of the sub-wealden boring, Sussex, and from Boulogne sur mer. *Ibidem*, Bd. 32.
104. — **1878**, On a new undescribed macruran decapod crustacean from the lower lias, Barrow on oar. *Geol. Magaz.*
105. — **1879**, Contributions to the knowledge of fossil crustacea. *Quart. journ. geol. Soc. London*, Bd. 35.
106. — **1898**, On a new species of brachyurous crustacean from the Chert beds, Bay Cliff, near Maiden Bradley. *Geol. Magaz.*
107. — **1900**, Further notes on podophthalmous crustaceans from the upper cretaceous formation of British Columbia, *Ibidem*.
108. — **1907**, On the genus *Pygocephalus* (HUXLEY), a primitive schizopode crustacean, from the coal-measures. *Ibidem*.
109. — **1908**, Some coal-measures crustaceans with modern representatives. *Ibidem*.
110. WÜST, E., **1903**, Untersuchungen über die Dekapodenkrebse der germanischen Trias. Fischer, Jena.

II. Teil

Vergleichend stammesgeschichtliche Analyse

A. Der Ablauf der Entwicklung in Einzelfällen

1. Die Crustaceen¹⁾

Die aus der eingehenden Besprechung der phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Thorakostraken gewonnenen Gesichtspunkte ermöglichen eine Ausdehnung der Betrachtungen auf die Gesamtheit der Crustaceen. Es soll demnach im folgenden kurz der Ablauf der Entfaltung und Entwicklung dieser Klasse dargestellt werden. Voraussetzung dabei sind folgende Punkte:

1. Der Crustaceenkörper ist metamer gegliedert. Verwischte oder fehlende Segmentgliederung ist eine sekundäre Erscheinung.
2. Vollkommene Gleichwertigkeit sämtlicher Körpersegmente ist in keinem Fall verwirklicht; vielmehr ist mindestens ein aus fünf Segmenten bestehender Kopf gegenüber dem Rumpf abgegliedert. Weitere Differenzierung der Körpergliederung — Trennung von Vorderrumpf, bzw. Thorax und Hinterrumpf bzw. Abdomen, Zuziehung einzelner Thorakalsegmente zum Kopf — ist sekundär.
3. Wechselnde Anzahl der Körpersegmente ist primitiv, Konstanz der Segmentzahl ist Beweis weitgehender Spezialisierung.
4. Bewegliche Artikulation einzelner Segmente zueinander ist primitiv. Vorhandensein einer Schale oder eines Karapax ist eine sekundäre Erwerbung; doch kann freie Segmentierung auch sekundär durch Verlust einer schon vorhandenen Schale entstanden sein.

Von diesen Voraussetzungen aus scheiden als primitive Crustaceen aus:

1. Sämtliche Malakostraken wegen der stets vorhandenen Konstanz der Anzahl der Körpersegmente, wozu bei den Arthro-

straken noch die Zuziehung des vordersten Thorakalsegments zum Kopfverband und bei den Thorakostraken das Vorhandensein des Karapax und der gestielten Augen kommt.

2. Unter den Entomostraken die *Cirripedia* und *Ostracoda* wegen der vollkommen unterdrückten Körpersegmentierung, die Cladoceren wegen der stark beschränkten und nahezu konstanten Segmentzahl und des Vorhandenseins einer Schale und die Copepoden wegen ihrer ebenfalls konstanten Segmentzahl und der Einbeziehung des ersten Thorakalsegments in den Kopfverband.

Es bleiben die Phyllopoden und die Trilobiten. Beiden ist gemeinsam die ungemein wechselnde Segmentzahl und die Beschränkung des Kopfes auf die fünf eigentlichen Kopfsegmente. Grundsätzlich verschieden bei beiden Gruppen ist die Ausbildung der Extremitäten indem den Phyllopoden einfache Blattfüße, den Trilobiten typische Spaltbeine zukommen. Welche dieser beiden Gruppen ist die primitivere?

Innerhalb der Phyllopoden stehen die Notostraken (Apsiden) und die Conchostraken (Estherien) außer Diskussion, da Panzerbildungen in größerem Ausmaß vorhanden sind. Den Anostraken (Branchiopoden) fehlen Panzerbildungen vollkommen. Der Körper zerfällt in einen ungegliederten Kopf- und einen gut segmentierten Rumpfabschnitt. Der Rumpfabschnitt gliedert sich in einen vorderen beintragenden „Thorax“ und ein beinloses „Abdomen“. Die Segmentzahl beider Abschnitte variiert in weiten Grenzen, selbst innerhalb der Gattung. — Die Augen sind gestielt. Die Antennule ist klein, stabförmig, kaum oder gar nicht gegliedert. Die Antenne ist ebenfalls kaum gegliedert und zeigt sexuelle Dimorphismen. Die drei Mundextremitäten sind reduziert und werden bezeichnenderweise in der Ontogenie verspätet angelegt. Die Thorakopoden sind einfache Blattbeine, die nicht gegeneinander differenziert sind. Nach hinten werden sie allmählich kleiner, um mit dem letzten Thoraxsegment ganz zu verschwinden. Das Abdomen ist extremitätenlos.

Bei den Trilobiten ist der einheitliche Kopf ebenfalls gegenüber dem segmentierten Rumpf abgegliedert. Doch deuten Querfurchen auf der Glabella des Kopfschildes die ursprüngliche Segmentierung noch an. Der Rumpf ist von einer wechselnden Anzahl von Segmenten zusammengesetzt, die unter sich sehr gleichartig ausgebildet sind. Die hintersten Segmente sind als Schwanz oder Pygidium abgegliedert und zu einer einheitlichen Schwanzplatte verschmolzen. Bemerkenswert ist, daß bei den primitivsten Formen, z. B. *Mesonacidae*, die Anzahl der Rumpfsegmente relativ groß ist und der Schwanzschild nur aus wenigen Segmenten besteht, wobei zudem die ursprüngliche Segmentierung noch deutlich erkennbar ist, während bei stärker differenzierten Formen, z. B. *Iliaenidae*, *Bronteidae*, die Anzahl der Rumpfsegmente vermindert, die der Schwanzsegmente vermehrt ist und die ursprüngliche Segmentierung des Schwanzes mehr oder weniger vollkommen verwischt wird. Der Rumpf ist sonach bei den ältesten und primitivsten Formen nahezu vollkommen homonom gegliedert, während die jüngeren abgeleiteten Formen durch fortschreitende Differenzierung von Brust und Schwanz deutliche heteronome Metamerie erkennen lassen. Noch ausgeprägter als im Dorsalpanzer ist die Homonomie bei den

Extremitäten. Am Kopf sitzt ein Paar vielgliedriger Antennen mit je einer Antennen-geißel, die als vorderstes Extremitätenpaar den Antennulen entsprechen müssen. Es folgen vier Paar normaler Spaltfüße, die sich von denen des Rumpfes nur dadurch unterscheiden, daß der Coxopodit etwas breiter ist. Diese vier Paar von Kopfe Extremitäten müssen der Antenne, der Mandibel und den beiden Maxillen der übrigen Crustaceen entsprechen. Im Rumpf trägt jedes Segment ein paar Spaltfüße; diese sind an jedem Segment vollkommen gleichartig, auch im Schwanz, nur daß sie hier an Größe abnehmen. Im allgemeinen bestehen die Spaltbeine aus einem Coxopodit, an den sich ein meist sechsgliedriger Endopodit und ein geißelförmiger, vielgliedriger Exopodit von ungefähr gleicher Länge wie der Endopodit anschließen, außerdem ein Kiemenanhang (Epipodit). Daß dieses Grundschema in der verschiedensten Weise modifiziert wurde, braucht nicht besonders betont zu werden; auch ist die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß bei Formen vom Habitus der Illaeniden mit großem Pygidium die Homonomie der Extremitäten durch teilweise oder ganze Reduktion der Extremitäten im Schwanz verlassen wurde. Abgesehen davon jedoch ist festzustellen, daß bei den primitiveren Trilobiten die Extremitäten einfache, kaum modifizierte Spaltbeine waren und, mit Ausnahme des vordersten Paares (Antennule) fast vollkommene Homonomie zeigten. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß auch die innere Organisation sehr einfach gestaltet war. Die Homonomie der Extremitäten läßt eine weitgehend homonom metamere Muskulatur erwarten, der zudem, wie R. RICHTER zeigte, keine große Bedeutung zukam. Aus den gleichen Gründen muß auch das Nervensystem sehr primitiv annelidenähnlich gewesen sein. Der relativ kleine Körperhohlraum läßt nur einen einfachen Darmtraktus erwarten, an dem größere Drüsen (Leberschläuche) kaum nennenswert entwickelt gewesen sein dürften.

Diese Gegenüberstellung zeigt, daß die Trilobiten um ein wesentliches primitiver sind als wenigstens die heute lebenden Anostraken und Phyllopoden. Der ausgesprochenen Homonomie der Trilobitenextremitäten steht bei den Anostraken ein Fehlen der Extremitäten am Abdomen und eine Differenzierung der Kopfextremitäten gegenüber, indem die Reduktion der Antennulen, der sexuelle Dimorphismus der Antennen und die Reduktionserscheinungen an Mandibel und Maxillen auf starke Abwandlung vom Grundtyp schließen lassen. Abgesehen davon ist die Ausbildung der Augen von Bedeutung. Die Trilobiten haben Fazettenaugen, die seitlich der Glabella auf dem Kopschild sitzen und nur bei spezialisierten Formen (Asaphiden) stielartig vorgewölbt werden, ohne daß jedoch ein eigentlicher Augens tiel sich bildet, der ja bei diesen cephalothoraxlosen Formen auch gar nicht zu erwarten ist. Demgegenüber sind bei den Anostraken die Augen gestielt. Das deutet — vgl. oben — auf das Vorhandensein eines Panzers oder einer Schale bei den Vorfahren hin, so daß auch aus diesem Grunde die Anostraken nicht primitiv sein können. Apusiden und Estherien haben allerdings sitzende Augen und einen Panzer; doch scheinen hier die Augen in Rückbildung begriffen zu sein.

Wenn sonach die Trilobiten in jeder Hinsicht als die primitiveren erscheinen, so bleibt noch eine Schwierigkeit, nämlich die Ausbildung der Extremitäten. Nach allgemeiner Ansicht — auch GIESBRECHT vertritt diese Meinung — soll der Blattfuß der Phyllopoden die Vorstufe des Spaltfußes sein und unmittelbar an die Parapodien der Anneliden anschließen. Wenn es nun schon schwer fällt, anzunehmen, daß bei den Anostraken ausgerechnet die Thorakopoden das primitivste Stadium der Crustaceenextremität repräsentieren sollen, wo doch sämtliche übrigen Extremitäten eine so

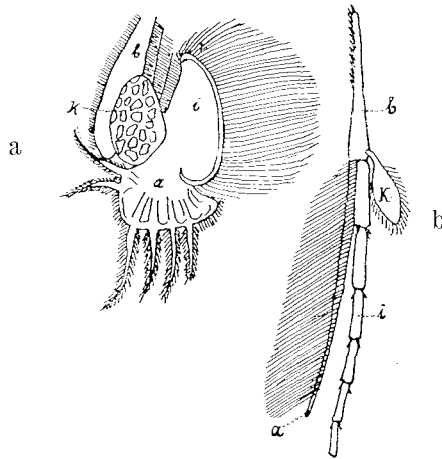


Fig. 69. Crustaceenextremitäten. a Blattbein von *Daphnia* (*Phyllopoda*), rezent; b Spaltbein von *Triarthrus* (*Trilobitae*); (b Basipodit, a Exopodit, i Endopodit, k Kiemenanhang).

weitgehende Differenzierung zeigen, so hat neuerdings STEINMANN, allerdings von Myriapoden ausgehend, mit guten Gründen die Ansicht vertreten können, daß der Grundtyp der Arthropodenextremität durch lange geißelförmige, gegliederte Anhänge repräsentiert wird. Und in der Tat scheint die Vorstellung, daß bei frei schwimmenden Chaetopoden die Borsten sich zu langen, fein gegliederten Geißeln auswachsen und die Grundlage der Arthropodenextremität abgeben, viel plausibler, als die, daß die Parapodien sich allmählich abgliedern²⁾. *Peripatus* kann als einseitig spezialisierte und an bestimmte Lebensweise angepaßte Form demgegenüber nicht ins Feld geführt werden, da hier vermutlich Rückbildungen vorliegen. Die Blattfüße der Phyllopoden wären demnach ebenfalls als Rück-

bildungen zu betrachten gegenüber den einfachen noch geißelähnlichen Spaltbeinen der Trilobiten.

Diese Folgerungen werden durch die palaeontologischen Befunde in schönster Weise bestätigt. Zwar gehen die Phyllopoden vereinzelt ebenfalls bis ins Unterkambrium zurück, allerdings nur Formen mit Panzer, während Anostraken erst vom Mittelkambrium angegeben werden, aber sie persistieren bis zur Gegenwart. Demgegenüber zeigen die Trilobiten dadurch, daß sie sich auf das Palaeozoikum beschränken, daß sie — mit dem Unterkambrium zahlreich auftretend — schon im Oberkambrium und Untersilur ihre Hauptblüte erleben und schon vom Devon an rasch zurückgehen und verschwinden, ihre aneztrale Stellung im System so deutlich, daß eine Umdeutung nicht möglich ist.

Die Trilobiten sind sonach die primitivste, zentrale Ausgangsgruppe der *Crustacea* überhaupt, die durch die Primitivität ihrer Spaltbeine und die ausgesprochene Homonomie ihres Körpers, von der — wenigstens bei den primitivsten Vertretern — nur der einfache aus fünf Segmenten bestehende Kopf auszunehmen ist, all das verwirklichen, was wir von einer hypothetischen Stammform der Crustaceen theoretisch fordern müßten, und zwar in so schöner Weise, wie das im gesamten Tierreich kaum einmal wieder der Fall sein dürfte. Von hier aus wird die Entfaltung des Crustaceenstamms nunmehr verständlich³).

Hinsichtlich der Inkonstanz der Segmentzahl auf dem gleichen Entwicklungsstadium wie die Trilobiten stehen die Phyllopoden. Sie müssen sich demnach schon auf sehr frühem Entwicklungsstadium, wie auch ihr unterkambrisches Alter zeigt, abgespalten haben, und zwar, im Gegensatz zu den benthonischen Trilobiten, durch Übergang zu pelagischer Lebensweise. Sämtliche Unterschiede gegenüber den Trilobiten sind dadurch verständlich. Der kräftige metamer gegliederte Dorsalpanzer ist bei pelagischer Lebensweise hinderlich und nutzlos, wird reduziert, dafür aber eine den Körper allseitig umschließende einheitliche Schale gebildet. Die Extremitäten werden zu breiten Ruderplatten (Blattfüße); parallel mit der nur den Thorax umschließenden Schale wird das Abdomen rückgebildet und extremitätenlos. Augenstiele können zur Entwicklung kommen. Die Schale ist offenbar auf zwei verschiedenen Wegen gebildet worden, einerseits als unpaare, dorsale Hautduplikatur (Apsiden), andererseits als Doppelschale (Estherien). Wenn durch den ersten Typus

nur eine unvollkommene Umhüllung des Körpers erreicht wurde — die Apusiden gingen daher sekundär zu benthonischer Lebensweise über — „Dekapodentyp“ des Phyllopodenstadiums — so war durch den zweiten Typus eine vollkommene Umhüllung sicher gewährleistet; diese Lösung führte daher zu reicher Entfaltung (Cladoceren, Ostracoden, letztere vom Silur an häufig). Die umhüllende Schale führte zu einer Beschränkung der Segmentzahl und zu einer Verwischung der Segmentgrenzen. Auf der andern Seite freilich bedingte diese Schale, daß die zu kurzen, breiten Blattfüßen (Rudern) umgestalteten Thorakopoden nicht mehr über die Schale herausreichten, daher als Ruderorgane funktionslos wurden; sie erlitten daher eine weitere, starke Reduktion, dafür traten die Antennen als Ruder in Funktion. Eine dritte Gruppe schließlich, die Anostraken, verlor ihren Panzer frühzeitig wieder, nachdem vermutlich das unzweckmäßigere Apusidenstadium durchlaufen war. Es sprechen alle Anzeichen dafür, daß gleich mit dem ersten Auftreten dieser pelagischen Gruppe auch die drei verschiedenen Anpassungstypen — Anostraken, Notostraken, Conchostraken — gebildet wurden. Als wirklich umbildungsfähig und entwicklungsfähig erwies sich nur der zweiklappige Conchostrakentyp.

Ebenfalls durch Übergang zu pelagischer Lebensweise spalten die Archaeostraken ab — vermutlich aus gleicher Wurzel, wie die Phyllopoden. Darauf deutet nicht allein das ebenfalls kambrische Alter der Archaeostraken, sondern vielmehr die gleichartige Umbildungstendenz: wie bei den Phyllopoden bildet sich das zweite Extremitätenpaar des Kopfes zu einer den Spaltfußcharakter behaltenden Antenne um, das dritte Paar zur Mandibel, das vierte und fünfte Paar zu den beiden Maxillenpaaren. Wie dort bleibt auch hier der Kopf auf die fünf ursprünglichen Kopfsegmente beschränkt. Wie dort (Anostraken) bildet sich ein Augenstiel und wie dort differenziert sich der Thorax gegenüber einem Abdomen und wird eine den Körper umhüllende Doppelschale gebildet. Wodurch Archaeostraken und primitivste Phyllopoden sich unterscheiden, das ist die geringere Umbildung der Rumpfextremitäten bei den Archaeostraken: der Spaltfußcharakter bleibt erhalten, die Abdominalextremitäten werden nicht vollkommen reduziert. Dadurch bleiben die Archaeostraken umbildungsfähiger. Während von dem stark reduzierten Blattfuß der Phyllopoden eine Differenzierung zu einer Gehextremität nicht mehr möglich ist — die benthonisch werdenden Apusiden zeigen daher nie eine reichere Entfaltung — läßt der

primitiverer Spaltfuß der Archaeostraken eine solche zu. Als daher der allmählich einsetzende Größenwuchs die Archaeostraken zwang, die frei schwimmende Lebensweise aufzugeben, konnte eine durchgreifende Umbildung der Extremitäten diese Formen auch an die Bedingungen des Bodenlebens anpassen. Bemerkenswert ist, daß bei den mehr pelagisch bleibenden Leptostraken die Thorakopoden sich dem Blattfußtypus nähern. Wenn die Reduktion der Thorakalbeine zum Blattfußtypus bei den Phyllopoden somit eine Einengung der Anpassungsfähigkeit und eine Beschränkung des Lebensraums bedeutet, so ist es nur die Folge davon, daß stärkeres Größenwachstum — als unzumutbar bei pelagischen Formen — ausgeschlossen blieb — die relativ großwüchsigen Leperditien des Silur verschwanden rasch wieder — und daß die Mundextremitäten schwach blieben, ja teilweise reduziert wurden. Im Gegensatz dazu mußte bei den plastischeren Archaeostraken und ihren Abkömmlingen Größenwachstum und Differenzierung der Mundextremitäten — in Folge davon auch die Ausbildung der Sinnesorgane — aufsteigende Tendenz zeigen. Mit der Bildung der Schale und der Gliederung des Rumpfes in Thorax und Abdomen mußte auch bei den Archaeostraken rasch eine Beschränkung der Segmentzahl auf einen konstanten Wert einsetzen, wie bei den Estherien und ihren Abkömmlingen.

Gleicher Grundtypus der Organisation und weitgehend parallele Umbildung in der Anpassung an pelagische Lebensweise läßt Phyllopoden und Archaeostraken als Abkömmlinge der gleichen Stammgruppe erscheinen (primitivste Formen des Trilobitentypus). Während aber bei Archaeostraken die Extremitäten primitiv erhalten bleiben, daher in verschiedenster Weise und Richtung umbildungs- und anpassungsfähig sind — aufsteigende Entwicklung der Thorakostraken —, machen die Extremitäten der Phyllopoden eine rasche durchgreifende Umbildung zu Ruderplatten durch und verlieren daher weitere Umbildungsfähigkeit — absteigende Entwicklung der Phyllopoden und ihrer Abkömmlinge (Cladoceren, Ostracoden).

Weitestgehende Abweichung vom Grundtyp der Crustaceen zeigen die *Cirripedia* infolge ihrer sessilen Lebensweise und dem dadurch bedingten Verlust der Segmentierung. Ihre geißelförmigen Extremitäten zeigen einen sehr primitiven Habitus. Die Ontogenie macht ein frei schwimmendes Vorfahrenstadium wahrscheinlich

(Cyprisstadium). Die Phyllopoden kommen infolge ihrer differenzierten Blattfüße als Vorfahren nicht in Betracht. Ihr hohes Alter — Untersilur — und die Primitivität ihrer Organisation macht es wahrscheinlich, daß die *Cirripectida* sessil gewordene und dadurch stark modifizierte Abkömmlinge einer dritten, von den Trilobiten durch Übergang zu pelagischer und sekundär zu sessiler Lebensweise abgespaltenen Gruppe darstellen. Die Phylogenie im einzelnen ist noch sehr wenig geklärt.

Die als Arthrostraken zusammengefaßte Gruppe der Ordnungen *Anisopoda*, *Isopoda* und *Amphipoda* hat mit den Thorakostraken gemeinsam die Konstanz der Körpersegmente, indem, wie dort, acht Thorakal- und sieben Abdominalsegmente vorhanden sind. Das letzte Segment ist ebenfalls als Telson extremitätenlos und die Extremitäten des zweitletzten Segments sind als Uropoden entwickelt. Diese Merkmale deuten auf Verwandtschaft mit den Thorakostraken und meist werden daher die Arthrostraken auch als deren Vorfahrenformen aufgefaßt, da das Fehlen eines eigentlichen Cephalothorax, sowie der Augenstiele sie als primitiver erscheinen läßt. Dem steht jedoch entgegen, daß der Augenstiel bei den Thorakostraken schon auf dem ersten Entwicklungsstadium der Archaeostraken entwickelt wird, daß die Thorakopoden der Arthrostraken stets nur einästig sind, indem der Exopodit fehlt, und meist auch in der Ontogenie nicht mehr angelegt wird — nur auf frühen ontogenetischen Stadien der Isopoden wird der Exopodit noch angelegt —, daß ferner die Antenne nur ausnahmsweise noch den ursprünglichen Spaltfußcharakter erkennen läßt, im Gegensatz zu den Thorakostraken, wo selbst noch bei den Dekapoden der Spaltfußcharakter der Antenne deutlich ist, schließlich, daß in sämtlichen Fällen das erste, mitunter auch das zweite Thoraxsegment in den Kopfverband einbezogen sind, während bei den Thorakostraken primär der Kopf auf die fünf Kopfsegmente beschränkt ist.

Der Kopf ist bei den Anisopoden stets mit den beiden vorderen Thoraxsegmenten verbunden und von ungefähr gleicher Breite wie die freien Thorakalsegmente, ähnlich bei den Amphipoden, bei denen aber meist nur ein Thorakalsegment mit dem Kopf vereinigt ist. Bei den Isopoden tritt stets nur ein Segment zum Kopf, aber der Kopf ist stets klein und schmaler als die freien Thoraxsegmente, vielfach vom ersten freien Thoraxsegment auch seitlich noch umgeben. Innerhalb der Abdominalsegmente können weitgehende Verschmelzungen eintreten, primär sind sieben freie Segmente vorhanden; nur selten sind die Thoraxsegmente miteinander verschmolzen. Antennulen entweder mit einer Geißel und vielfach rudimentär (Isopoden) oder mit zwei sehr verschieden langen Geißeln (Amphipoden und Anisopoden). Die Antenne sehr verschiedenartig modifiziert, vielfach rückgebildet; Exopoditanhang meist vollkommen reduziert (Isopoden, Amphipoden), nur mitunter noch

rudimentär vorhanden (ein Teil der Anisopoden). Mandibel und die beiden Maxillen entweder gut entwickelt, vielfach noch den Spaltfußcharakter zeigend, oder teilweise rückgebildet. Erster Thorakopod in allen Fällen als Maxilliped stark verkürzt und umgebildet, stark nach der Medianlinie verschoben. Die sieben hinteren Thorakopodien sind als einästige, meist sechsgliedrige Beine relativ gleichartig nur bei den Isopoden entwickelt, obwohl nach Haltung und Funktion eine vordere Gruppe (meist Thorakopod zwei bis vier)

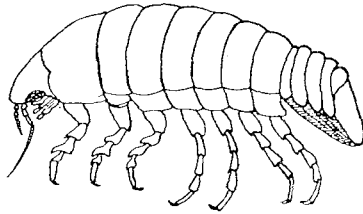


Fig. 70. *Isopoda*, Gatt. *Cirolana*, rezent (n. GERSTAECKER).

und eine hintere (fünf bis sieben) deutlich geschieden ist. Bei den Anisopoden ist der zweite Thorakopod als Scherenbein, die übrigen als normale Gehbeine ausgebildet. Bei den Amphipoden sind das zweite bis fünfte Paar als Greiforgan mit Klaue, das sechste bis achte Paar als Kriechorgan entwickelt; das zweite und dritte Paar können als Kieferbeine noch besondere Umbildung zeigen. Die Pleopoden sind bei den Anisopoden als einfache Spaltbeine mit je eingliedrigem, blattförmigem Spaltast ausgebildet; bei den Uropoden können die Spaltäste als lange gegliederte Geißeln entwickelt sein. Die fünf Pleopodenpaare der Isopoden zeigen ähnliche Ausbildung, können aber stark verbreitert

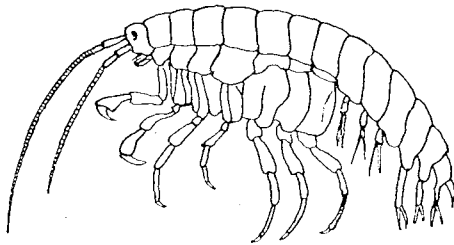


Fig. 71. *Amphipoda*, Gatt. *Amphitoë*, rezent (n. GERSTAECKER).

sein; die Uropoden sind meist kurz und schmal reduziert. Bei den Amphipoden sind die drei vorderen Abdominalextrimitäten gleichartig, indem an das einfache Basalglied die beiden Spaltäste in Form von geißelähnlichen Anhängen ansetzen. Die drei hinteren Paare sind unter sich wiederum gleichartig, indem an das Basalglied die beiden Spaltäste als ovale ungliederte Platten inserieren. Die Respiration wird bei den Anisopoden durch die Innenwand der nach unten umgebogenen Epimere des Kopfes besorgt, bei den Isopoden durch die blattförmigen Endopodite der Pleopoden, bei den Amphipoden durch Anhängen an den Basalgliedern der Thorakopoden.

Die Differenzierung der drei hierher gehörigen Ordnungen ist somit sehr verschiedenartig, so daß keine als primitiv den beiden andern gegenüber charakterisiert werden kann. Das allen gemein-

same, daß der Exopodit an den Thorakopoden und in der Ontogenie nicht mehr oder höchstens in sehr frühen Stadien angelegt wird, deutet auf primär benthonische Lebensweise; die freischwimmende, pelagische Lebensweise ist schon bei den anzunehmenden Vorfahren endgültig aufgegeben worden. In der gleichen Richtung deutet auch das Fehlen eines Karapax, das demnach wohl auch als primär zu deuten ist, wofür ja auch das Fehlen gestielter Augen spricht. Die Differenzierung des vordersten Thorakopodenpaares und die Einbeziehung des ersten Thoraxsegments in den Kopf kann dieser Annahme nicht widersprechen. Aber die Differenzierung in Thorax und Abdomen, und zwar an der gleichen Stelle wie bei den Thorakostraken und die Entwicklung von Uropoden? Sollte hierin nicht doch ein Hinweis darauf zu sehen sein, daß ein thorakostrakenähnlicher Karapax vorhanden war? Dieser Gedanke ist nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, zudem da die Lage der Geschlechtsöffnungen am 11., bzw. 13. Segment die gleiche ist wie bei den Thorakostraken, ein auffälliger Hinweis auf Verwandtschaft. Bemerkenswert ist auch, daß bei den Thorakostraken auf der Entwicklungsstufe der Pygocephalomorphen das vorderste Thorakopodenpaar zu Maxillipeden schon umgebildet war, aber noch sieben vollkommen homonome Pereiopodenpaare vorhanden waren, daß fernerhin auf diesem Stadium die Syncariden durch Verlust des Karapax sich herausgebildet haben, die damit einen Typus darstellen, der in seiner Körpergliederung vollkommen den Arthrostraken entspricht und sich von ihnen nur durch die geringere Differenzierung der Thorakal Extremitäten unterscheidet. Das unterscheidende Merkmal des Augentiels, der ja nach Reduktion des Karapax funktionslos wird, ist bei den Syncariden in Reduktion begriffen, indem der Augentiel bei vereinzelt Gattungen fehlt. Alle weiteren Unterschiede sind nur gradueller Natur — ist die Antennule der Syncariden normal zweigeißlig, so tritt bei den Arthrostraken mitunter noch eine rudimentäre zweite Antennulengeißel auf, ist der Exopodit der Antenne bei den Syncariden noch deutlich vorhanden, so tritt er hier schwach rudimentär vielfach noch auf; der Exopodit der Thorakopoden bei den Arthrostraken ist deutlich nur rückgebildet, usf. —; all diese Unterschiede sind vollkommen zu verstehen aus der fortschreitenden Anpassung an benthonische Lebensbedingungen der Arthrostraken; daß die Syncariden in der gleichen Entwicklungsrichtung liegen, wurde schon früher gezeigt. Aus all diesem geht

eindeutig hervor, daß die Arthrostraken stark differenzierte Abkömmlinge der Syncariden sind*).

Eine positive Entscheidung dieser Frage durch Übergangsformen aus dem palaeontologischen Material ist nicht zu erbringen. Anisopoden kennen wir fossil überhaupt nicht, Amphipoden nur aus dem Tertiär, Isopoden erst von Beginn des Mesozoikums an (ausführliche Zusammenstellung des Materials bei VAN STRAELEN). Immerhin deutet gerade diese Tatsache, daß wir Isopoden, wenn auch nicht häufig, so doch aus ziemlich allen Formationen vom Mesozoikum an kennen, während sie in den Ablagerungen des Rotliegenden und des Karbon, wo doch Crustaceen relativ häufig sind, vollkommen fehlen, darauf hin, daß Isopoden in dem jüngeren Paläozoikum noch fehlten, bzw. durch ihre Vorstufe, die Syncariden vertreten sind. Vielleicht dürfte auf diese Frage einiges Licht fallen, wenn die Syncariden des jüngeren Palaeozoikums einmal eingehend und kritisch revidiert sein werden; daß deren Umbildung auf den Typus der Arthrostraken hin geht, ergibt sich aus der Tatsache, daß neben Formen mit normalen Spaltbeinen auch solche mit einfachen Gehbeinen auftreten z. B. *Gampsonyx*.

Dem könnten einige als Arthrostraken oder Vorfahrenformen derselben beschriebene palaeozoische Formen entgegengehalten werden. So werden *Necrogammarus* WOODWARD aus dem Ludlow und *Prosoponiscus* KIRKBY aus dem Zechstein meist zu den Amphipoden gestellt. Von beiden Gattungen kennen wir die Extremitäten nicht. Was von ihnen bekannt ist, könnte eine Zureihung zu Pygocephalomorphen oder Syncariden oder aberranten Phyllopoden mit dem gleichen Recht ermöglichen. Zum mindesten ist eine Gegenbeweiskführung von hier aus nicht möglich, wenn gleich natürlich solche fragmentarischen Funde „durch Ergänzung der fehlenden Teile und besonders durch die Ausstattung mit Gammaridengliedmaßen“ sich jederzeit „zu einem Amphipodenbilde vervollständigen“ lassen (GERSTAEKER). Ebenso verhält es sich mit den angeblichen Vorfahrenformen der Isopoden. Von *Arthropleura* kennen wir einige Extremitäten, aber in einer Unvollständigkeit, daß keinerlei Schlüsse daraus zu ziehen sind. Das Vorhandensein von Scheren, das ANDRÉE nachwies, beweist nichts, da Scheren sowohl innerhalb der Crustaceen überall auftreten können, aber auch außerhalb der Crustaceen bei Arthropoden bekannt sind. Die Ausbildung der Sternalplatten hat keinerlei Parallelen unter anderen Crustaceen, so daß schon dieses Merkmal der Gattung eine vollkommen isolierte Stellung zuschreibt. Die hohe Zahl der Segmente — nach CALMAN außer dem Kopf mindestens 28 — spricht eindeutig gegen die Malakostrakennatur, ebenso das Fehlen einer Diffe-

*) Zu einer prinzipiell ganz ähnlichen Auffassung hinsichtlich der Arthrostraken und ihrer Beziehungen zu den Thorakostraken ist, wie Verf. nachträglich feststellte, schon BOAS 1883 auf Grund vergleichend anatomischer Untersuchungen gelangt, ohne freilich diese Ansicht zu allgemeiner Anerkennung bringen zu können. (BOAS, J. E. V., Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malakostraken. Morpholog. Jahrb. Bd. 8, Leipzig 1883.)

renzierung von Thorax und Abdomen, zudem da Herausbildung einer solchen ohne die Annahme eines thorakostraken Durchgangsstadiums unvorstellbar ist. Auf der andern Seite läßt die sehr vollständige *Arthropl. Moysseyi* CALM. die Möglichkeit einer Zugehörigkeit zu Myriapoden ins Auge fassen (große Zahl und Homonomie der Körpersegmente). Die Größe und das Vorhandensein der Epimeren ist nicht ausschlaggebend; denn wir wissen von den jungpalaeozoischen Myriapoden, daß sie sowohl relativ groß wurden, wie auch, daß vielfach epimerenähnliche Auswüchse an den Segmenten auftreten (*Euphoberia* und ähnliche Gattungen). Wesentlich näher dem Isopoden-Typus kommt die devonische Gattung *Oxyuropoda* CARPENTER und SWAIN. Nicht allein die Differenzierung des Körpers in Thorakal- und Abdominalsegmente die Zahl von sieben freien Thorakal- und sechs Abdominalsegmenten, sondern auch der kleine Kopfschild nähern diese Form stark den Isopoden. Andererseits zeigen die Augen eine den Trilobiten entsprechende Lage auf der Dorsalseite des Kopfschildes — bei den Isopoden liegen die Augen randlich. Außerdem fehlen Uropoden, dafür ist eine Furca vorhanden. Die Extremitäten sind überhaupt nicht bekannt. Die Dorsalseite der Segmente zeigt so weitgehende Übereinstimmung mit *Arthropleura*, daß CALMAN sogar schreiben konnte: „Wenn *Arthropleura* kein Isopode ist“ daß davon keine Rede sein kann, ja daß *Arthropleura* vermutlich nicht einmal ein Crustacee ist, wurde gezeigt — „so gewinnen die Zweifel an der Isopodenatur von *Oxyuropoda* an Stärke“. Auch diese Gattung muß demnach als zu den Isopoden gehörig ausscheiden. Die oben gewonnenen Zusammenhänge sind durch das palaeontologische Material sonach wenigstens durch negative Befunde durchaus zu bestätigen.

Damit scheiden auch alle möglichen Beziehungen zwischen Isopoden und Trilobiten, die immer wieder angenommen wurden, aus dem Bereich der Möglichkeit. Die Ähnlichkeiten zwischen den Trilobiten und einigen Isopodengattungen sind einzig das Ergebnis konvergenter Anpassung. Jede Andeutung zu einer Differenzierung des Rumpfes in Thorax und Abdomen geht ja den Trilobiten ab und bei dem primären Fehlen jeglicher Karapaxbildung kann eine solche auch gar nicht statthaben, zeigen uns ja doch die Isopoden, daß — eben infolge des Verlustes eines Karapax — diese vorhandene Scheidung, wenigstens äußerlich, sich nahezu vollkommen verwischt! Schon diese Tatsache spricht so klar, daß jede weitere Bemerkung hinfällig wird.

Es bleiben noch die beiden Gruppen der Copepoden und der ausgestorbenen Cycloidea. Die konstante Segmentzahl des Copepodenkörpers deutet auf stärkere Differenzierung. Die Trennung von Thorax und Abdomen ist ein Zeichen dafür, daß ein mit Karapax versehenes Entwicklungsstadium durchlaufen wurde. Die unpaare Ausbildung der Geschlechtsorgane (Ovar und Hoden) ist Beweis dafür, daß eine stark degenerative Gruppe vorliegt. Die Tatsache, daß das vorderste Thoraxsegment mit dem Kopf vereinigt ist, wie bei Pygocephalomorphen und Arthrostraken, im Gegensatz zu Phyllopoden und Archaeostraken, deutet dahin, daß stark degenerierte Abkömmlinge der Arthrostraken oder Pygocephalomorphen vorliegen. In gleicher Richtung deutet die mit den Malakostraken gemeinsame Lage der Genitalöffnung im 13. Segment. Die geringe Anzahl von Körpersegmenten kann nicht dagegen sprechen. Sie ist vielmehr unmittelbare Folge der degenerativen Umbildung,

indem die fortschreitende Abgliederung von Segmenten einfach schon frühzeitig abgebrochen wird; daß dem tatsächlich so ist, geht aus der Verteilung der Segmente hervor: hinter dem Kopf folgen vier oder fünf Thoraxsegmente; die beiden vorderen Abdomensegmente gehören aber morphologisch und dadurch, daß sie vielfach noch Extremitäten tragen enge zum Thorax. Der Thorax ist also — einschließlich des hintersten, in Wirklichkeit zum Thorax gehörigen Kopfsegments — mit acht Segmenten noch normal entwickelt, aber die beiden hinteren sind in Rückbildung begriffen. Demgegenüber ist das Abdomen mit zwei oder drei oder vier freien Segmenten — exkl. der beiden vorderen, die zum Thorax zu rechnen sind — deutlich reduziert. Es erfolgt mit andern Worten eine Verminderung der Segmentzahl durch Abbau vom hinteren Körperende her, bzw. da die Abgliederung der Segmente in der Ontogenie stets am hinteren Körperende erfolgt, ein verfrühter Abbruch der Ontogenie; die Copepoden sind gewissermaßen auf Jugendstadien stehen gebliebene, degenerative — neotenische — Pygocephalomorphen. Ein Vergleich der Copepoden mit Jugendstadien der Schizopoden illustriert dies sehr schön.

Die Stellung der *Cycloidea* ist — soweit dies im Rahmen unserer heutigen Kenntnisse von diesen Formen möglich ist — erst neuerdings durch GLAESSNER diskutiert worden, so daß ein Eingehen hierauf erübrigt wird. Die *Cycloidea* sind demnach als frühzeitig benthonisch angepaßte Phyllopoden oder Phyllocariden — das letztere scheint mir wahrscheinlicher — anzusehen.

Daraus resultiert:

1. Der primitivste Crustaceentyp besaß einen aus fünf Segmenten zusammengesetzten einheitlichen Kopf mit einem ein- geißligen Paar von Antennulen und vier Paaren als Mundglied- maßen funktionierender, nicht oder kaum modifizierter Spaltbeine. Der Körper war von einer wechselnden Anzahl vollkommen homo- nom gebauter Segmente gebildet, von denen jedes ein einfaches Spaltbeinpaar mit einem Kiemenanhang trug. Das letzte Segment war extremitätenlos (Telson). Diesem Typus kommen die primi- tiven Trilobiten am nächsten.

2. Dieser Grundtypus tritt im Kambrium in vier verschiedenen Anpassungsformen auf.

3. Die am geringsten modifizierte Anpassungsform ist der Trilobitentypus. Der kräftige Dorsalpanzer und die Pleuren — als

Schutz für die Extremitäten und Kiemenanhänge gegen die Dorsal-seite infolge benthonischer Lebensweise — sind das einzige, was den Trilobitenkörper primär vom Grundtypus unterscheidet. Die fortschreitende Differenzierung bedingt mannigfache Modifikationen, ohne die Grundorganisation zu ändern.

4. Der Typus der *Cirripedia* ist bedingt durch Aufgabe freier Beweglichkeit (Festwachsen).

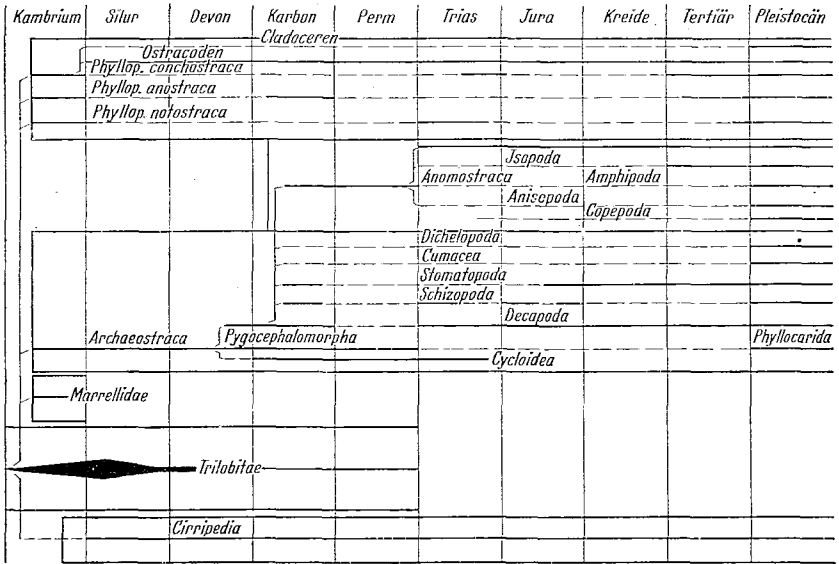


Fig. 72. Entwicklungsschema der Crustacea.

5. Dem steht das andere Extrem gegenüber, das durch pelagische Anpassung bedingt ist: der notwendige allseitige Schutz für den Körper führt zur Bildung einer Schale und damit zur Differenzierung des Körpers in Thorax und Abdomen. Rasch durchgreifende pelagische Umbildung führt zum Verlust des Spaltbeines — absteigende Linie der Phyllopoden.

6. Geringere Umbildung führt zu der aufsteigenden Linie der Archaeostraken, bei denen das Spaltbein erhalten bleibt.

7. Sekundärer Verlust der Schale im Verfolg bestimmter Anpassung bedingt in der Gruppe der *Phyllopoda* die Anostraken, und in der Gruppe der Archaeostraken die Arthrostraken, wobei das ursprüngliche Vorhandensein des Karapax durch die Körperdifferenzierung — Thorax und Abdomen — immer noch angedeutet wird.

8. Im System würden sich diese Ergebnisse folgendermaßen ausdrücken:

Unterstamm: *Arthropoda branchiata* = *Crustacea*.

1. Klasse: *Trilobitae*.

Zweites Extremitätenpaar noch als normaler Spaltfuß ausgebildet; Mundgliedmaßen kaum modifizierte Spaltbeine. Körpergliedmaßen homonom, ebenfalls einfache Spaltbeine. Seitenteile der Segmente zu den die Extremitäten überdeckenden Pleuren verbreitert.

2. Klasse: *Cirripedia*.

Extremitäten primitiv geißelförmig. Segmentierung unterdrückt. Infolge fossiler Lebensweise aberrant umgebildet.

3. Klasse: *Eucrustacea*.

Zweites Extremitätenpaar als Antenne, drittes als Mandibel, viertes und fünftes als Maxillen ausgebildet. Differenzierung der Körpersegmente in einen Thorax (acht Segmente) und ein Abdomen (meist sieben Segmente). Karapax primär vorhanden.

1. Unterklasse: *Phyllocarida*.

Die fünf Kopf- und acht Thorakalsegmente deutlich getrennt. Schale zweiklappig. Telson mit Furka.

1. Ordnung *Archaeostraca*.

Nebenordnung *Leptostraca*.

Anhang: *Cycloidea*.

2. Unterklasse: *Thoracostraca*.

Sämtliche oder nur die vorderen Thorakalsegmente mit dem Kopf vereinigt. Einheitlicher Karapax vorhanden. Vordere Thorakopodenpaare im Dienst der Nahrungsaufnahme. Durch Telson und Uropoden ein Schwanzfächer gebildet.

2. Ordnung *Pygocephalomorpha*.

Nebenordnungen: *Schizopoda*, *Dichelopoda*, *Stomatopoda*, *Cumacea*.

3. Ordnung *Decapoda*.

Unterklasse 2a: *Anomostraca*.

Wie die *Thorakostraca*, aber mit rückgebildetem Panzer, so daß nur noch das vorderste Thorakalsegment mit dem Kopf vereinigt ist.

4. Ordnung *Syncaerida*.Unterklasse 2b: *Arthrostraca*.

Wie *Anomostraca*, aber stets mit sitzenden Augen und ohne Exopodit an den Thorakopoden.

5. Ordnung *Anisopoda*,6. Ordnung *Isopoda*,7. Ordnung *Amphipoda*.

Nebenordnung *Copepoda*.

Nebenklasse 3a: *Entomostraca*.

Differenzierung der Kopfextremitäten wie bei *Eucrustacea*, Thorakalbeine zu Blattfüßen reduziert; Abdominalsegmente extremitätenlos; Telson mit Furca.

1. Ordnung *Phyllopoda*,2. Ordnung *Cladocera*,3. Ordnung *Ostracoda*.

9. Übergangsformen zwischen den vier Anpassungstypen der *Crustacea* gibt es nicht, auch nicht zwischen Trilobiten und Phyllopoden trotz den mittelkambrischen *Marellidae* WALC. (vgl. Anm. 3).

10. Die *Trilobitae* treten formenreich schon im Unterkambrium auf. *Eucrustacea* (*Archaeostraca*) und *Entomostraca* (*Phyllopoda*) sind im Unterkambrium selten und erscheinen reichlich und typisch im Mittelkambrium. Die *Cirripedia* treten erst mit Untersilur auf (ältere Reste fraglich).

11. Die Aufspaltung ging also schon im Unterkambrium vor sich, und zwar zweifellos von primitivsten Trilobitentypen. Das Fehlen jeglicher Übergangsformen läßt ein plötzlich sprunghaftes Aufspalten vermuten. Denn es wäre sonst nicht einzusehen, weshalb in der doch recht gut bekannten kambrischen Fauna nur typische Trilobiten, Phyllopoden usw. gefunden wurden, aber nie Übergangsformen. Ein Zurückverlegen der Übergangsformen in vorkambrische Zeiten steht in

Widerspruch zu der Tatsache, daß Archaeostraken und Phyllopoden im Gegensatz zu den Trilobiten erst mit dem Mittelkambrium typisch auftreten.

12. Das gleich sprunghafte Aufspalten und Auftreten neuer Anpassungs- und Organisationstypen ohne Übergangsformen charakterisiert die Entwicklung der *Crustacea* auch sonst: so läßt sich wohl eine Annäherung zwischen Archaeostraken und Pygocephalomorphen feststellen, aber der Übergang ist sprunghaft, ebenso zwischen Pygocephalomorphen und Syncariden, zwischen Syncariden und Isopoden, zwischen *Palinura* und *Eryonidea*, zwischen *Palinura* und *Dromiacea*, zwischen Dromiaceen einer- und Xanthoiden und Oxytomen anderseits. In scharfem Gegensatz zu diesem sprunghaften Auftreten neuer Typen steht die kontinuierliche Fortentwicklung, sobald ein Typus einmal da ist, so bei den *Palinura* bei den *Eryonidea*, ebenso innerhalb zahlreicher Trilobitenlinien usw.

2. Die Vertebraten⁴).

Die ältesten Stadien des Entwicklungsganges und der Entfaltung im Wirbeltierstamm sind nur recht lückenhaft bekannt, so daß eine genauere Rekonstruktion desselben noch nicht gewagt werden kann. Immerhin geben die grundlegenden Untersuchungen O. JAEKELS, sodann neuerdings KIAERS und vor allem A. STENSJÖS die Möglichkeit zu einigen eindeutigen, aber grundsätzlichen Feststellungen.

1. Vereinzelt im Untersilur schon, in reicher Entfaltung aber im Obersilur treten die Cyclostomen auf, und zwar gleich getrennt in zwei Hauptgruppen (*Cephalaspidomorpha* und *Pteraspidomorpha*), die beide mit verschiedenartigen Anpassungstypen vertreten sind (*Cephalaspida*, *Anaspida*, bzw. *Pteraspida*, *Drepanaspida*). Gemeinsam mit den rezenten Cyclostomen ist das Fehlen eigentlicher Kiefer (*Agnathi*), Vorhandensein einer nur unpaaren Riechplakode (*Monorhina*), Ausbildung der Kiemen als Ausstülpungen vom Entoderm ohne Mitwirkung des Ektoderms, sowie das Fehlen paariger Extremitäten. Den palaeozoischen Formen im Gegensatz zu den rezenten kommt außerdem noch zu ein kräftiges, knöchernes Hautskelett, sowie ein wenigstens teilweise verknöchertes Endokranium; beide Eigenschaften zeigen aber schon innerhalb der palaeozoischen Formen die eindeutige Tendenz der Rückbildung (allmählicher Zerfall des Panzers in kleinere Platten bei den

Pteraspidae; Abbau des Panzers bei *Tremataspidae* und *Cephalaspidae* usw. vgl. STENSJÖ). Es kann demnach keinem Zweifel unterliegen, daß Vorhandensein eines Hautpanzers, sowie eines knöchernen Innenskeletts ein primäres Merkmal der Cyclostomen war, daß somit das Knorpelkranium der rezenten Cyclostomen nicht primitiv ist, sondern Ergebnis absteigend degenerativer Entwicklung. Das Vorhandensein der unpaaren Riechplakode schon bei den noch nicht degenerativen Silurformen ist beweisend dafür, daß die unpaare Nasenöffnung der rezenten Cyclostomen kein sekundäres Merkmal ist und auf eine normal paarige zurückgeht (wie bei Krokodiliern und Testudinaten), sondern daß sie in dieser Weise von vornherein schon ausgebildet war. Das entspricht der aus der Ontogenie gewonnenen Ansicht, daß die Riechplakode dem Urmund homolog und die paarige Nase der übrigen Vertebraten eine sekundäre Neubildung ist. Die paarige Anlage der *Lobi olfactorii* spricht nicht dagegen; denn sie ist nicht durch das paarige Nasenorgan, sondern durch die bilaterale Anlage des Gehirns bedingt. Im einzelnen darauf einzugehen würde zu weit führen; vgl. bei JAEKEL. Die Atmungsorgane (Atmung durch einfache Ausbuchtungen vom Vorderdarm), der noch deutlich vorhandene Urmund, das Fehlen von Kiefern und paarigen Extremitäten läßt die silurischen Cyclostomen — in Übereinstimmung mit ihrem geologischen Alter — als die primitivste Stufe des Vertebratenstamms erkennen. Die Vorstellung der Entstehung des Vertebratentypus aus vermoiden Formen infolge der durch die Gehirnentwicklung bedingten Körperumkehr (JAEKEL) stößt auf keine allzu großen Schwierigkeiten. Anzeichen für terrestrische Herkunft der Cyclostomen (rudimentäre Extremitäten) sind nicht vorhanden, wenn gleich das Wohngebiet z. T. wohl im Süßwasser war. Die vielfach benthonische Lebensweise, z. T. als Schlammbewohner, ermöglichte den Übergang zu halb terrestrischer — amphibischer — Lebensweise.

2. Fast gleichzeitig mit den Cyclostomen, nur wenig später, tritt die zweite Stufe der Entwicklung des Vertebratenstamms auf, im Unterdevon, wiederum mit reicher und ganz verschiedenartig differenzierter rascher Entfaltung: *Antiarchi* und *Arthrodira*. Gemeinsam mit den silurischen Cyclostomen ist das Vorhandensein eines Hautskeletts, mit allerdings anderer Platteneinteilung. Dagegen ist die Nasenöffnung schon paarig; ferner sind Kiefer vorhanden, allerdings noch sehr schwach und klein; auch scheint

eine echte Kiefermuskulatur noch nicht entwickelt gewesen zu sein („Fallgeiß“). Kiemen unbekannt, aber vermutlich rein entodermaler Natur. Grundsätzlich aber ist das Auftreten paariger Extremitäten. *Antiarchi* und *Arthrodira* gingen vom Festland — vom Oldredkontinent — aus. Die *Antiarchi* blieben darauf beschränkt, während die *Arthrodira* in die devonischen Meere in großer Formenfülle ausstrahlten. Die Bedingungen des Landlebens führten zur Bildung von paarigen Extremitäten — die Frage nach dem Wie ist vorläufig nicht zu beantworten; im vorliegenden Zusammenhang genügt die Feststellung der Tatsache —, die jedoch in den beiden Gruppen auf grundsätzlich verschiedenem Wege hervorgebracht wurden: bei den *Antiarchi* vom Hautskelett aus (Seitenorgan), bei den *Arthrodira* in Anlehnung an das Achsenskelett. Dem von den *Antiarchi* eingeschlagenen Weg fehlte, da er starr an das Vorhandensein eines kräftigen Panzers gebunden war, Anpassungs- und Entwicklungsfähigkeit. Um so entwicklungsfähiger hat sich der Bauplan der *Arthrodira* erwiesen. Gegenüber Arthrodiren und Antiarchen sind die silurischen Cyclostomen zweifellos ancestral. Die großen Regressionen des Obersilur, die Herausbildung des Oldredkontinents begünstigten den Übergang der — oder eines Teiles der — selber schon infolge ihrer Organisation Tendenz zu amphibischer Lebensweise zeigenden silurischen Cyclostomen auf das feste Land, und dieser Wechsel des Mediums seinerseits dürfte mit Anlaß zu der raschen Umbildung dieser primitiven Formen gewesen sein.

3. Ebenfalls vom Devon ab — wiederum gleich mit relativ großer Formenfülle — treten die Selachier auf. Die ältesten, aus dem Devon bekannten Schädel zeigen großenteils ein knöchernes, wohl entwickeltes Endokranium, so daß auch hier wieder die Annahme unabweislich ist, daß der Knorpelschädel der rezenten und jüngeren Selachier das Ergebnis absteigender Entwicklung ist. Absteigende Entwicklung zeigen auch die paarigen Extremitäten: die ausgesprochen axial gebauten Flossen der vom Devon an auftretenden Cladodontiden sind nur verständlich als ursprüngliche Landextremitäten. Fortschreitende Rückbildung der Flossenachse führte zu allmählicher Herausbildung typischer Ruderflossen. Herkunft vom Festland und sekundärer Übergang zu mariner Lebensweise wird damit auch für die Selachier wahrscheinlich. Die Ausbildung des Endokraniums der Selachier hat viele Ähnlichkeiten mit dem der Arthrodiren (n. STENSJÖ), so daß engere Verwandtschaft

anzunehmen ist. Die vollständige Reduktion des Hautpanzers zu Placoidschuppen — Ähnliches zeigen schon die Coelopiden —, die stärkere Ausbildung der paarigen Extremitäten sowie die normale Entwicklung der Kieferbogen entsprechend den höheren Vertebraten — primitiver Zustand die Amphistylie; Hyostylie der höheren Selachier und Autostylie der Holocephalen sind sekundäre Anpassungserscheinungen — lassen die Selachier jedoch höher differenziert erscheinen als die Arthrodiren; die Umbildung infolge terrestrischer Lebensweise war durchgreifender und rascher als bei den stabileren und daher auf einem primitiveren Stadium verharrenden — oder frühzeitig aberrant angepaßten? — Arthrodiren. Die Rückkehr zu aquatischer Lebensweise bedingt jedoch hier, wie bei den Arthrodiren, eine Rückbildung wichtiger Organisationsmerkmale und damit absteigende Entwicklung, aberrierende Differenzierung, von der aus ebensowenig, wie von den Arthrodiren aus, mehr ein Weg zu den höheren Vertebraten führt. Abgesehen von allem anderen zeigt das schon die Ausbildung des Achsenskeletts (Chordawirbel).

Wenn den silurischen Cyclostomen mit noch teilweise knöchernem Innen- und kräftigem Hautskelette eine ausgesprochen ancestrale Stellung zukommt, so sind die rezenten Formen nur degenerativ aberrante Relikte. Übergang zu terrestrischer Lebensweise gibt der Entwicklung einen starken Anstoß: Während nun die Antiarchen gewissermaßen eine fehlgeschlagene Anpassung darstellen, lassen die Arthrodiren zwar schon den Bauplan der höheren Vertebraten in ihren Extremitäten erkennen, die Gesamtumbildung des Organismus ist aber nur wenig durchgreifend: Rückkehr zu aquatischer Lebensweise, absteigende Entwicklung ist die notwendige Folge. Das gleiche gilt für die Selachier; zwar war die Umbildung wesentlich intensiver, ohne aber doch eine wirkliche Anpassung an die Verhältnisse des Festlandes zu ermöglichen. Eine wirklich weiterbildungs- und anpassungsfähige Umbildung des Organismus findet erst in einem vierten, ebenfalls von hier ausstrahlenden Stamm statt, bei den Crossopterygiern. Wenn diese auf der einen Seite — Erhaltenbleiben des Hautpanzers am Schädel — primitiver bleiben als die Selachier, so tritt auf der andern Seite in dem Organ, das durch den Mediumswechsel am intensivsten betroffen wurde, in dem Atmungsorgan, eine grund-

sätzliche Umstellung auf. Die Selachier — und mit größter Wahrscheinlichkeit die *Antiarchi* und *Arthrodira* — zeigen die grundsätzlich gleichen Verhältnisse wie die Cyclostomen: einfache Kiementaschen, vom Vorderdarm aus gebildet und im hinteren Kopfabchnitt oder im Hals an der Körperoberfläche austretend und von Ektoderm ausgekleidet. Luftatmung war mit diesem, der Ver-trocknung sehr stark ausgesetzten Organ natürlich nicht möglich. Bei dem Crossopterygierstamm wächst nun die hintere Kiementasche stark aus; sie bricht nicht nach der Körperoberfläche, sondern gewissermaßen in den vorderen Teil des Rumpfes durch. Dadurch blieb sie gegenüber Austrocknung stark geschützt und war — als Lunge — ein für Luftatmung geeignetes und weiterbildungsfähiges Organ. Der Bauplan der Crossopterygier wurde dadurch zu dem am mannigfaltigsten sich weiterbildenden.

Die Crossopterygier selber sind typische Wasserbewohner, typische Fische; aber sie sind es ebensowenig primär wie Selachier und Arthrodiren; auch sie zeigen in ihren primitivsten Vertretern ausgesprochen axialen Bau der paarigen Flossen und erst allmählich eine Umbildung zu typischen Ruderplatten durch Reduktion der Längsachse; auch sie strahlen vom Oldredkontinent aus — die primitivsten Formen, die Holoptychidae —, sind noch auf ihn beschränkt; erst stärker differenzierte Formen gehen auch in die Meere über. Der Tatsache des Wasserlebens zufolge erfolgt auch Kiemenatmung, aber auf anderer Grundlage als bei Selachiern und Arthrodiren. Die letzte Kiementasche war schon in den Rumpf zurückverlegt — „Schwimmlase“ —, funktionierte bei den Crossopterygiern aber zweifellos in ähnlicher Weise wie bei den Dipnoern als Lunge. Nur die vorderen Kiementaschen dienten der Kiemenatmung: aber diese Kiemen waren nicht mehr entodermal, sondern, wie aus dem Vorhandensein der Opercularplatten eindeutig hervorgeht, schon ektodermal. Das besagt: der Übergang zur Luftatmung hatte den Durchbruch der Kiementaschen zur äußeren Körperoberfläche unterdrückt; der sekundäre Übergang zum Wasser ließ die Kiemen neu entstehen vom Ektoderm aus, wobei die hintere schon stark umgewandelte Kiementasche sich nicht mehr zur Kieme zurückbildete. Die Crossopterygier sind also nur zu verstehen als Abkömmlinge von Landtieren, zeigen aber schon wieder weitgehende Anpassungen an das Wasserleben.

Während nun Arthrodiren und Selachier — eben da nur eine teilweise Umstellung auf Landleben eingesetzt hatte und gerade

das Atmungsorgan nicht mit betroffen war — ausnahmslos rasch wieder aquatisch werden, ist es innerhalb des Crossopterygierstamms nur ein Teil, der wieder ins Meer zurückwanderte, eben die Crossopterygier i. e. S., für den Rest bestand die Möglichkeit weiterer terrestrischer Anpassung. Ein eigenartiger, auf dem amphibisch-terrestrischen Stadium der primitivsten Crossopterygier stehen gebliebener bzw. von hier aus sich differenzierender Stamm sind die Dipnoer, die im Devon des Oldredkontinents erscheinen, zunächst mit Formen, die sich von primitiven Crossopterygiern nur unscharf trennen. Immerhin bedingte die terrestrische Lebensweise eine grundsätzlich andere Differenzierung der Extremitäten und frühzeitige Ausbildung autostyler Kiefergelenkung, während bei den Crossopterygiern mit der nektonischen Anpassung — wie bei den nektonischen Selachiern — Hyostylie sich herausbildete.

In orthogenetischer Weiterbildung der primär terrestrischen Vertreter des Crossopterygierstamms liegen aber die mit dem Karbon formenreich auftretenden Embolomeren, als die ältesten und primitivsten Vertreter der eigentlichen Tetrapoda. Daß zwischen den Crossopterygiern und primitiven Stegocephalen enge Beziehungen bestehen, ist schon relativ früh erkannt worden. Neuerdings hat WATSON durch die erneute, eingehende Untersuchung der karbonischen Embolomeren die ganzen Verhältnisse wesentlich klären können. Das wohl verknöcherte Endokranium der Embolomeren zeigt demnach weitgehende Ähnlichkeit mit dem ebenfalls verknöcherten Endokranium primitiver Crossopterygier — daß bei diesen ein knöchernes Endokranium vorhanden war, hat auch STENSJÖ zeigen können —, ebenso das aus Hautknochen gebildete Schädeldach, der Gaumen und die Lage der inneren Nasenöffnungen. Von besonderer Bedeutung aber scheint die Ausbildung des Schultergürtels. Den gesamten primitiven Vertebraten ist gemeinsam der Besitz eines Kopf und vorderen Rumpfabschnitt (Brust) umschließenden Panzers (Cephalothorax). Als innerhalb der terrestrischen Abkömmlinge der silurischen Cyclostomen sich paarige Extremitäten entwickelten, konnte das vordere Extremitätenpaar neben seiner Anlehnung an das Achsenskelett sich auch auf die Knochenplatten des Cephalothorax stützen, die damit die Funktion des Schultergürtels mit übernahmen. Eine große Beweglichkeit kann die Vorderextremität dadurch natürlich nicht bekommen, da ja diese Panzerplatten nicht oder nur schwach beweglich mit den übrigen Cephalothoraxknochenplatten verbunden sind.

Dieser primäre Zustand konnte erhalten bleiben bei den Crossopterygiern i. e. S. und ihren Abkömmlingen, da bei ihnen als aquatisch nektonisch lebenden Formen der Vorderextremität bei der Fortbewegung keine allzu große Bedeutung zukam, wenigstens nicht als selbständig stark beweglicher Extremität. Innerhalb des bei terrestrischer Lebensweise verharrenden Hauptstammes aber mußte, um der Vorderextremität Aktionsmöglichkeit zu verschaffen, die starre Verbindung der als Schultergürtel funktionierenden Thoraxplatten mit dem Kopfskelett gelöst werden: diesen Vorgang lassen die Embolomeren noch klar erkennen. Bei *Eogyrinus* schließen an die Tabularia des Hinterhauptes die Posttemporalia, an diese die Supracleithra, die Cleithra und schließlich die Claviculae an. Während bei höher differenzierten Embolomeren die Posttemporalia rasch verschwinden und schließlich auch die Supracleithra, zeigen die Tabularia noch relativ lange einen nach hinten sich erstreckenden Fortsatz. Der Schultergürtel zeigt so die Beziehungen ganz besonders augenfällig.

Embolomeren, Crossopterygier und Dipnoer sind somit unter sich eng verwandt. Die Linie der Entwicklung ging aber zweifellos nicht von den wasserlebenden Crossopterygiern zu den amphibischen Embolomeren. Denn die Crossopterygier besitzen grundsätzliche Organisationsmerkmale, die nur bei terrestrischer Lebensweise erworben werden konnten (Lungenatmung — „Schwimmbase“ — und paarige Extremitäten); außerdem liegt die Entwicklung der Kiemen nicht in der Weiterbildung der Cyclostomen- oder Selachierkiemen, sondern stellt eine sekundäre Neubildung vom Ektoderm aus dar. Während die Dipnoer dieses primäre amphibisch-terrestrische Stadium eigenartig starr erhalten haben, ermöglicht die noch geringe Anpassung an terrestrische Verhältnisse den Crossopterygiern den Übergang zu aquatischer Lebensweise. Und von hier strahlen denn auch die gesamten höheren Fische, „Actinopterygier“, aus. Die axial gebauten Extremitäten machen eine rasche Rückbildung durch zu strahlig gebauten Flossen — ähnlich wie schon bei den Selachiern. Die auf die Crossopterygier folgende Entwicklungsstufe der „Ganoiden“, bei denen die Flossen schon typisch aktinopteryg gebaut sind, bei denen die Schwanzflosse im Gegensatz zu der vielfach noch diphyckerken Schwanzflosse der Crossopterygier stets heterocerk ist und die Schwimm-

blase schon beginnende Reduktion erkennen läßt — wenigstens ist ein knöchernes Netzgerüst derselben, wie es die Dipnoer besitzen und die fossilen Crossopterygier vielfach zeigen, nie mehr nachweisbar —; wie Untersuchungen an *Lepidosteus* gezeigt haben, kann allerdings der Schwimmblase noch eine gewisse Atemfunktion zukommen. Zeitlich schließt die Entwicklungsstufe der Ganoiden mit ihrer Hauptentfaltung vom Karbon bis zur Trias unmittelbar an die Crossopterygier an. Die nächste und letzte Entwicklungsstufe der Teleostier schließt wiederum zeitlich — Hauptentfaltung vom Oberjura an — recht gut an. Die Schwanzflosse wird äußerlich wieder symmetrisch (homocerk); die Ganoidschuppen verschwinden, dafür kommt dem Innenskelett, das stets verknöchert, eine größere Bedeutung zu; die Schwimmblase wird rudimentär, vielfach überhaupt nicht mehr paarig entwickelt (Physostomen-Physoclisten). Im Jura zeigen eine ganze Reihe von Ganoiden Annäherung an den Teleostiertyp (Pycnodonten, Lepidostei). — Die Beziehungen innerhalb dieser drei Entwicklungsstufen der Fische sind noch sehr wenig geklärt. Untersuchungen von STENSJÖ machen es wahrscheinlich, daß das knöcherne Innenskelett der Teleostier nicht eine an das Knorpelskelett der Ganoiden anschließende höhere Entwicklungsstufe darstellt, sondern daß hierin ein ursprüngliches Merkmal zu sehen ist. Primitive Crossopterygier mit noch knöchernem Innenskelett leiteten unmittelbar zu primitiven Palaeoniscoiden mit ebenfalls noch knöchernem Endokranium über und von hier dürften, vielleicht über die Lepidostei, die ja ebenfalls ein weitgehend verknöchertes Innenskelett hatten, die Knochenfische unter Erhaltung dieses Merkmals unmittelbar ausgegangen sein. Die große Masse der Ganoiden und auch Crossopterygier, bei denen das Innenskelett nur noch knorpelig war, stehen somit nicht in der eigentlichen Vorfahrenreihe, sondern verhalten sich hinsichtlich des Skeletts — wie die Selachier und Cyclostomen auf noch früheren Stadien — degenerativ. Die starke Rückbildung des Innenskeletts bei diesen Formen dürfte in unmittelbarer Korrelation mit dem relativ kräftigen Hautskelett stehen (Ganoid- bzw. Cosminschuppen), während bei der aufsteigenden, zu den Teleostei führenden Linie das Hautskelett (Schuppenkleid) allmählich rückgebildet wurde, dafür aber das Innenskelett kräftiger sich entwickelte.

Wenn die Gesamtheit der Fische in der Stufenfolge Crossopterygia—Ganoidea—Teleostei eine fortschreitende Anpassung an

nektonische Lebensweise zeigt und damit in sich eine aufsteigende Entwicklung, so ist diese im Vergleich zu dem tetrapoden Grundtyp der höheren Wirbeltiere durchaus eine absteigende (Rückbildung der Extremitäten, der Lunge zur Schwimmblase, primitiver Zustand im Schultergürtel, Erhaltenbleiben der Schädeldachknochen als echte Hautknochen usf.). Das prägt sich deutlich auch in der Wirbelsäule aus. Zwar werden die Wirbel, wie bei den Tetrapoden, als Bogenwirbel gebildet; aber da der Wirbelsäule keine Stützfunktion für den Körper und die Extremitätengürtel zukommt, besteht auch keine Notwendigkeit, das Achsenskelett grundsätzlich um- und weiterzubilden. Die ursprüngliche Körpersegmentierung bleibt weitgehend erhalten. Die Wirbel selbst zeigen keine nennenswerten Differenzierungen usf. In scharfem Gegensatz dazu stehen die Tetrapoden: mit der Entwicklung der Extremitäten wird die Wirbelsäule schließlich zum Träger des gesamten Körpers. Die erste und grundsätzlichste Differenzierung, die den jungen Tetrapodenstamm betrifft, erstreckt sich daher zunächst auf die Wirbelsäule.

Der primitivste Typus der Wirbelsäule ist der embolomere, schon in seiner vollkommenen Beschränkung auf Karbon und unteres Perm. Je zwei Halbwirbel entsprechen einem Körpersegment. Auf die Ähnlichkeit dieses Wirbeltyps mit den embolomeren Wirbeln bei manchen Ganoiden, z. B. *Amia*, ist ja schon verschiedentlich hingewiesen worden und es besteht kein Grund zu der Annahme, daß der embolomere Wirbel der Embolomeren nicht unmittelbar gleichwertig dem der Ganoiden sei. Die noch geringe Entwicklung der Extremitäten gestattet noch kein Laufen vermittels derselben; vielmehr muß schlängelnde Bewegung des Körpers die Fortbewegung in der Hauptsache besorgen; den Extremitäten kommt lediglich die Aufgabe zu, auf dem Land durch Schieben die Vorwärtsbewegung zu unterstützen und im Wasser den Körper vom Boden abzuheben. Diese Bewegungsweise setzt weitgehende Beweglichkeit des Körpers in sich voraus, und damit auch des Achsenskeletts. Die Anordnung der Längsmuskulatur an den Myosepten verlangt dazu, daß innerhalb des Segments Bewegungsmöglichkeit besteht: die Teilung des segmentalen Achsenskelettanteils in zwei Halbwirbelscheiben entspricht dem in jeder Hinsicht. Da die Fortbewegung durch Schlängeln auch bei Crossopterygiern und primitiveren Ganoiden noch statthat, bleibt der embolomere Wirbeltyp auch dort erhalten; erst innerhalb der Ganoiden wird

der Schwanz zum Hauptfortbewegungsorgan, und damit verschwindet der embolomere Wirbel auch bei den Fischen.

Innerhalb der Tetrapoden macht dieser embolomere Wirbel zwei grundsätzlich verschiedene Arten der Umbildung durch: entweder verschmilzt je der kaudale und der kraniale Halbwirbel zweier aufeinander folgender Körpersegmente zu einem neuen, also die Segmentgrenze durchbrechenden Wirbel; die Wirbelgrenze wird dann intrasegmental; oder aber aus dem intrasegmentalen Zwischenwirbelknorpel bildet sich der eigentliche Wirbelkörper, der den durch Verschmelzung zweier Halbwirbel entstehenden intersegmentalen Wirbelkörper zu einem Zwischenwirbel zurückdrängt. Dabei können im einzelnen Ossifikationshemmungen oder Ossifikationsverzögerungen auftreten, so daß nicht mehr der Wirbelkörper selber, sondern nur noch bestimmte Ossifikationszentren verknöchern, wodurch dann der Wirbel — da er ja als Bogenwirbel entstanden ist — in die verschiedenen Bogenelemente zerfallen kann. Schließlich kann jeweils der Schwerpunkt der Verknöcherung mehr in die dorsale oder mehr in die ventrale Hälfte des Wirbelkörpers gelegt werden (rhachitom-stereospondyl bzw. pseudozentral im ersten Fall der Wirbelbildung, gastrozentral bzw. notozentral im zweiten Fall).

Der erste Fall der Wirbelumbildung — Verschmelzung einer kaudalen mit der nächst folgenden kranialen Wirbelhälfte — ist bedingt durch das Erhaltenbleiben der intrasegmentalen Beweglichkeit; denn die Grenze zwischen den neuen Wirbelmetameren fällt ja intrasegmental, von der ursprünglichen Segmentierung des Körpers aus gesehen. Diese Art der Wirbelumbildung ist somit letzten Endes nur eine orthogenetische Weiterbildung des embolomeren Wirbels; Funktion und Aufgabe bleiben die gleichen, sie entsprechen der Tatsache, daß die Extremitäten noch auf sehr niederer Entwicklungsstufe stehen. So ist es aber auch nur notwendige Folge, daß von dem primitiven Entwicklungsstadium der Embolomeren aus eine rasche und mannigfaltige Differenzierung in dieser Richtung erfolgt: formenreiche Entfaltung der rhachitom-stereospondylen Gruppe im Perm und der Trias und der phyllospondyl-pseudozentralen Gruppe schon vom Oberkarbon ab — letzte Ausläufer der letzteren Gruppe sind die Urodelen. Wenn durch diese Zusammenfassung je zweier Halbwirbel zum Wirbelkörper der embolomere Anpassungstyp der Wirbelsäule gewissermaßen stabilisiert wird, so ist für all diese Formen auf der anderen Seite

die Umbildungsfähigkeit wesentlich eingeschränkt, da die Wirbelsäule ja eine Trag- und Stützfunktion nicht ausüben kann, eine stärkere Entwicklung der Extremitäten, so daß der Körper vom Boden weggehoben wird, folglich nicht möglich ist; damit bleibt auch die Herausbildung rascherer Formen ausgeschlossen, bleiben diese ganzen Gruppen an amphibische Lebensweise gebunden. Diese Einschränkung bedingt korrelativ ein Primitivbleiben der Extremitäten, ein Erhaltenbleiben des Cephalothorax in Form von

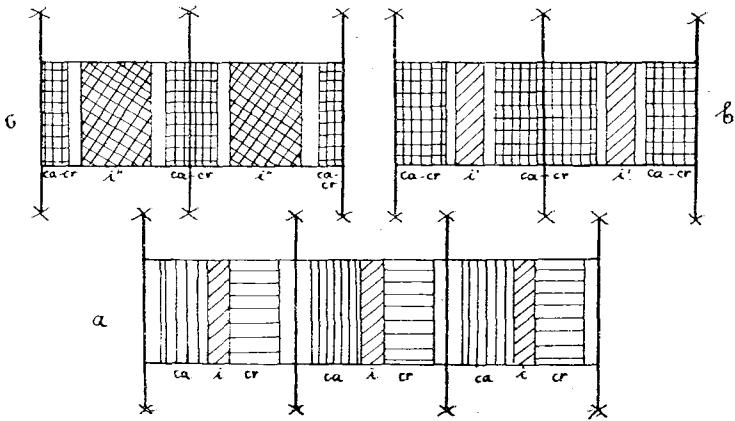


Fig. 73. Schematische Darstellung der verschiedenen Wirbeltypen und ihrer Beziehungen zueinander. \times ----- \times ursprüngliche Segmentgrenze. a Bauplan des embolomeren Wirbels; *ca* kaudaler, *cr* kranialer Halbwirbel, *i* Knorpelscheibe zwischen den beiden Halbwirbeln. — b Bauplan des rhachitom-stereospondylen und pseudozentralen Wirbels; *ca—cr* über die Segmentgrenze weg verschmolzener kaudaler und kranialer Halbwirbel (Basidorsale und Basiventrals), Grundlage des Wirbelzentrums, *i'* Knorpelscheibe zwischen den Halbwirbeln, als Interdorsale und Interventrals = Zwischenwirbelknorpel funktionierend. — c Bauplan des gastrozentralen und notozentralen Wirbels; *ca—cr* wie bei b, aber hier nur als Zwischenwirbelknorpel funktionierend, *i''* (*i* bei a und *i'* bei b entsprechend) als Interdorsale bzw. Interventrals die Grundlage des Wirbelzentrums bildend.

schützenden Panzerknochenplatten auf dem Kopf und an der Brust; da außerdem eine Verfolgung von Beutetieren ausgeschlossen bleibt, wird die Mundöffnung enorm vorgrößert und verbreitert, zu einer „Fallgrube“; das bedingt die Verflachung und Verbreiterung des Schädels — das Neuralkranium bleibt im Gegensatz zum Visceralskelett sehr klein — und die Lösung der ursprünglichen Stapes-Quadratum-Artikulation. Letzte Konsequenz dieser Entwicklung schließlich ist es, wenn bei diesen Formen mit ihrem kräftigen Panzer — analog wie bei Crossopterygiern und Ganoiden — das

Neuralkranium nicht mehr verknöchert. In die gleiche Linie gehört es, daß die obertriassischen Stegocephalen viel einseitiger aquatisch angepaßt sind als die unterpermischen. Die orthogenetische Weiterbildung der embolomeren Wirbelsäule führt sonach naturgemäß zu einer frühzeitigen reichen Aufspaltung und Entfaltung, aber sie muß zwangsläufig zu absteigend degenerativer Entwicklung führen, da eine Entfaltung der Extremitäten und damit eine lebhaftere Lebensweise auf dieser Basis nicht möglich ist. Stegocephalen und Amphibien sind eine aberrierende Weiterbildung des primitiv embolomeren Tetrapodentyps.

Der zweite Weg der Wirbelumbildung verzichtet von vornherein auf starke intrasegmentale Beweglichkeit. Der intrasegmentale Knorpel, der als elastisches Zwischenlager zwischen den beiden Halbwirbeln, bzw. den durch Verschmelzung entstandenen rhachitom-stereospondylen und pseudozentralen Wirbelkörpern diente und eine weitere Artikulation der Wirbelkörper selbst überflüssig machte, zeigt schon bei den Rachitomen mitunter schwache Ossifikationszentren. Seine Funktion als Gelenkknorpel führt nun unter extremer einseitiger Weiterbildung zur Entwicklung von Artikulationsfortsätzen und -gruben bei gleichzeitiger Verknöcherung. Parallel der starken Entwicklung und Verknöcherung dieses „Zwischenwirbelknorpels“ geht die Unterdrückung der Verknöcherung im primären Wirbelkörper, der vollkommen überwuchert wird. So entsteht der neue, intersegmentale Wirbelkörper, der zwar durch seine andersartige Stellung zu der segmentalen Längsmuskulatur die schlängelnde Bewegungsmöglichkeit stark einengt, dafür aber durch die Bildung von Gelenkfortsätzen eine zwar bewegliche, aber doch stabile Verfestigung der Wirbelsäule bedingt. Die intervertebrale Gelenkung der Rippen bei primitiven Reptilien und die Ontogenie der Wirbelsäule von *Sphenodon* illustrieren diese Beziehungen sehr schön.

Diese Umgestaltung der Wirbelsäule ermöglicht die Übernahme der Funktion als Stütz- und Trageorgane für Extremitäten und für den Rumpf. Der Körper kann vom Boden weg gehoben werden; die Extremitäten können sich entfalten. Und so zeigt sowohl der notozentrale Wirbeltypus (Anuren), wie auch der gastrozentrale (Reptilien, Vögel, Säugetiere), daß die Extremitäten kräftig entwickelt sind. Einen eigenartigen Zwischentypus stellen die notozentralen Anuren dar: denn neben

der reptilhaft kräftigen Entwicklung der Extremitäten und infolge davon der lebhafteren Lebensweise steht ein typisch stegocephalamphiboider Schädel mit kleinem sehr flachem und breitem Neurokranium und breiter Mundöffnung, mit gelöster *Stapes-Quadratum*-Artikulation usf., wie ja auch das Fehlen des Amnion, die Ausbildung des Herzens usf. die Anuren als typische Amphibien erkennen läßt. Die Stellung der Anuren ist sehr wenig geklärt; vermutlich stellen sie einen selbständigen, alten, auf amphibischer Organisationsstufe stehen gebliebenen Stamm dar, der hinsichtlich der Wirbelsäule und der Extremitäten prinzipiell über die embolomere Stufe hinausgeschritten ist.

Der eigentlich fortschrittliche Tetrapodenstamm ist aber ein dritter von den Embolomeren ausgehender Anpassungstyp, die Reptilien. Wie unter den terrestrischen Abkömmlingen der silurischen Cyclostomen die Antiarchen und Arthrodiren nur eine primitiv bleibende orthogenetische Weiterbildung sind, so hier unter den Abkömmlingen der Embolomeren die Stegocephalen-Amphibien; wie dort neben den rasch und aberrant sich differenzierenden Selachiern die Crossopterygier stehen, die mit Ausnahme der Weiterbildung der Atmungsorgane primitiv bleiben, so stehen hier neben den rasch aberrant sich differenzierenden Anuren die Reptilien, die mit der Neudifferenzierung der Wirbelsäule durchaus primitive Eigenschaften verbinden: der Gaumen der primitiven Reptilien schließt unmittelbar an den der Embolomeren an, während der der Stegocephalen durchgreifende Unterschiede zeigt; die schmalere und höher gewölbte Schädelform der Embolomeren bleibt, im Gegensatz zu den Stegocephalen gewahrt; die bei den Stegocephalen verloren gegangene primäre *Stapes-Quadratum*-Artikulation — bei den Embolomeren ist die Lösung dieser Artikulation erst in den Anfangsstadien — bleibt ebenfalls vorhanden. Die Primitivität des Gesamtorganismus gestattet sonach noch die verschiedenartigste Spezialisierung und die Wirbelsäule eine Entwicklung der Extremitäten und damit zu lebhafterer Lebensweise.

Die verschiedenen Anpassungsreihen der Amphibien-Stegocephalen treten gleichzeitig mit den Reptilien im oberen Karbon, häufiger und typisch erst im unteren Perm auf. Ancestral beiden gegenüber — als dritte Gruppe kommen dazu vermutlich die Anuren — stehen die karbonischen Embolomeren. Amphibien-Stegocephalen, Anuren und Reptilien sind sonach — das zeitliche Auftreten bestätigt das aus dem Vergleich der Organisation gewonnene — verschiedenartige Anpassungsformen

von einem und demselben Grundtypus aus. Keine der drei Gruppen verhält sich ancestral zu den beiden andern oder einer derselben. Das Grundlegende der verschiedenartigen Differenzierung, das alles übrige letzten Endes bedingt, ist die Art, wie sich die Wirbelsäule auf die Bedingungen der Tetrapodie einstellt.

Es kann sich hier nicht darum handeln, Entfaltung und Entwicklung der Reptilien im einzelnen zu verfolgen. Einige grundsätzliche Bemerkungen sind notwendig, da der Reptilstamm als der fortschrittliche innerhalb der primitiveren Tetrapoden zu Vögeln und Säugetieren weiterführt. Indem der Kieferstiel erhalten bleibt, verharrt der Reptilschädel auf gleicher Organisationsstufe wie bei den Stegocephalen. Auf der anderen Seite bedingt die lebhaftere Lebensweise ein mehr aktives Verhalten bei der Nahrungssuche, gegenüber dem passiven der Stegocephalen-Amphibien, und dies führt zu einer reicheren Entwicklung der Sinnesorgane, d. h. zu einer stärkeren Entfaltung des Gehirns. Der Schädel bleibt durchweg mehr hochgewölbt. Die Emporhebung über den Boden macht den Kopfschutz durch die schweren Panzerknochen sowohl überflüssig, wie auch unzweckmäßig. Diese rücken daher teilweise in die Tiefe — um sich mit dem Endokranium zu einem festen Gehirnschädel zu vereinigen —, teilweise gehen sie ganz verloren. Eine Verschiebung der Insertionsstellen für die Kaumuskulatur ist die Folge: konnten die Kaumuskeln bei Stegocephalen an der Innenseite des geschlossenen Kopfdaches ansetzen, so ist jetzt, wo eine feste Verschmelzung mit dem Neuralkranium erfolgt, nur noch eine Insertion auf der Außenseite möglich. Ein Verlauf derselben vollkommen außen am Knochenschädel würde sie aber sehr gefährden; es bilden sich daher die für den Reptilschädel so sehr charakteristischen Schläfenspannen. Schließlich hat der Verlust des Schädelpanzers im Gegensatz zu den Stegocephalen zur Folge, daß das Neurokranium knöchern bleibt. Die Schädelumbildung der Reptilien erfolgt sonach in durchaus aufsteigender Umbildung. — Ähnliches, wie für das Schädeldach, gilt für die Schultergürtel: auch der Brustpanzer wird funktionslos mit der fortschreitenden Entwicklung der Extremitäten; dafür brauchen die Vorderextremitäten eine kräftige, bewegliche Stütze am Achsenskelett: dementsprechend entwickeln sich die primären Knochen des Schultergürtels kräftig (Coracoid und Scapula) und die Hautknochen rücken in die Tiefe oder werden reduziert.

Wenn auf der ersten Stufe der Tetrapodenentwicklung die Differenzierung in erster Linie die Wirbelsäule betraf, so sind es jetzt, nachdem die Wirbelsäule einen funktionsfähigen Bauplan besitzt, der Schädel und die Extremitäten, die eine grundsätzliche Umbildung durchmachen. Die den stegalen Schädel in konservativer Weise noch besitzenden *Cotylosaurier* müssen daher rasch erlöschen (mit Ende des Perm); nur der Stamm der *Diadectosauria* scheint sich in den aberrant stabilen *Testudinaten* fortzusetzen. Um so reicher entfalten sich dagegen die — gleichzeitig mit den *Cotylosauriern* — erscheinenden Reptilgruppen, deren Schädel den primitiv stegalen Bauplan aufgegeben hat; das sind die *Parapsiden*, die in *Lacertiliern* und *Ophidiern* kulminieren, bei denen der Bauplan des Schädels nach einer möglichst gesteigerten Beweglichkeit der Schädelknochen tendiert, sind ferner die *Pelycosauria* mit relativ primitiven Extremitäten, einem schlanken und langgestreckten Schädel, wenigstens bei primitiven Vertretern, und einer „mittleren“ Schläfenöffnung, sind schließlich die *Theromorpha* mit ebenfalls primitiven Extremitäten, einem sehr kurzen Schädel und oberer Schläfenöffnung, sowie starker Tendenz zur Gebißdifferenzierung und Reduktion des Kieferstiels. Eine vierte, wohl ebenfalls selbständige Gruppe sind die *Ichthyosauria* mit starker Rostralentwicklung des Schnauzenteils und Tendenz einer Verkürzung des hinteren Schädelabschnitts, mit durchgreifenden Anpassungen an aquatische Lebensweise. Daß diese vier Gruppen, mit jeweils grundsätzlich verschiedenem Schädelbauplan selbständig nebeneinander stehen und nicht aufeinander zurückzuführen sind, daß auch die *Cotylosauria* als fünfte ebenfalls selbständige Gruppe daneben stehen und sich nicht ancestral zu den vier anderen verhalten, sondern nur eben hinsichtlich des Schädeldachs konservativ sind, ergibt sich nicht allein aus dem gleichzeitigen Auftreten, sondern auch daraus, daß im Schädel der *Cotylosauria* Differenzierungen nachweisbar sind, die eine Ableitung der übrigen Reptilien von ihnen unmöglich machen. Ebensowenig, wie die *Crossopterygier* im Devon, die *Embolomeren* im Karbon, die *Rhachitomen* im Perm erscheinen die Reptilien mit einer generalisierten Stammform, sondern wo der Typus auftritt, tritt er sofort mit verschiedenen Anpassungsmöglichkeiten und dementsprechend Bauplänen auf, die sich nur dadurch voneinander unterscheiden, daß sie nicht alle gleich umbildungsfähig für die Zukunft sind.

Innerhalb der fünf Reptilgruppen sind es die Pelycosaurier und die Theromorphen, die für die Zukunft wichtig werden.

Die Pelycosauria führen auf Grund des typisch reptiloiden Schädelbaus — langgestreckte Kiefer mit normaler Kieferstiel-artikulation und geringe Gebißdifferenzierung — zu den Reptilien i. e. S., den Diapsiden, bei denen die Bildung von Schläfen-spangen durch Entwicklung zweier getrennter Schläfengruben ganz besonders betont wird. Abgesehen von der aquatisch werdenden, vermutlich hier anzuschließenden Gruppe der Plesiosaurier sind es vor allem die Thecodontier, die mit ungeheurer Plastizität und Formenfülle hier ihren Ausgang nehmen (Eosuchia, Pelycosimia, Parasuchia, Pseudosuchia und Sphenosuchia). Ein stark durchbrochener Schädel und reiche Differenzierung in den Extremitäten ist bezeichnend. Neben quadrupeden Formen bilden sich bipede Gruppen (Pseudosuchia, und Sphenosuchia), Gruppen mit amphibischer Lebensweise (Parasuchia und Pelycosimia); bipede Formen gehen sekundär zur Quadrupedie über (Chirotherien) andere werden arboricol (Scleromochliden). Starke Differenzierungen des Schulter- und Beckengürtels sind die Folge; so wird bei bipeden Formen der Schultergürtel durch Reduktionen auf Coracoid und Scapula beschränkt (ein Teil der Pseudosuchier und die nahe verwandten Dinosauria). Im Becken kann das Pubis Verschiebungen erleiden, sekundär bildet sich ein Präpubis (Ornithischia); ja schließlich kann bei sekundärer Rückkehr zur Quadrupedie das verlagerte Pubis nahezu (einige Ornithischia und Krokodilia) verschwinden, seine Funktion wird vom Präpubis übernommen. Hier auch nehmen — über ein arboricoles Zwischenstadium — die Flugsaurier ihren Ausgang. Und all diese verschiedenen Gruppen, Thecodontia, Saurischia und Ornithischia, Krokodilia und Pterosauria, nehmen ihren Ausgang in der unteren Trias; sie erscheinen nebeneinander in verwirrender Formenfülle; was gemeinsam ist, ist einzig der Grundplan, auf den sie alle zurückführbar sind, eben die Organisationsstufe der Pelycosauria oder der primitiven Eosuchier. Mit Ausgang des Mesozoikum erlöscht diese reiche Entfaltung, mit Ausnahme zweier Gruppen, die bis zur Gegenwart persistierten, das sind die Krokodilier und die — Vögel.

Die Krokodile, die auf der diapsiden Reptilorganisationsstufe stehen bleiben, zeigen postmesozoisch keine reichere Entfaltung mehr, es sind gewissermaßen Relikte, die heute noch leben. Nebenbei

nur sei bemerkt, daß mit der amphibischen Lebensweise bei den Krokodilen — und ebenso bei den Parasuchiern — wieder die Tendenz zur Bildung eines Schädeldachpanzers durchschlägt; wie bei den amphibischen Stegocephalen, nur eben auf der Basis des diapsiden Schädelbaus.

In scharfem Gegensatz dazu stehen die Vögel. Ausgehend zweifellos von einer ähnlichen Anpassungsrichtung wie Scleromochliden und Pterosauria erwerben sie, wie die letzteren, das Flugvermögen. Während diese Erwerbung bei den Pterosauria aber auf einem Weg gewonnen wurde, der allzu starr keine weitere Umbildungsfähigkeit mehr besaß — extreme Verlängerung eines Fingerstrahls, an dem die Flughaut befestigt war — und der daher auch keine Entwicklung über die Reptilien hinaus zuließ, erscheinen bei den Vögeln plötzlich Merkmale, die eine einfachere und daher auch zweckmäßigere Flügelgestaltung ermöglichten, bei der das Skelett viel weniger umgestaltet werden mußte, durch die auch — im Gegensatz zu den Pterosauriern — die Möglichkeit bestand, neben der Flugfähigkeit die Fähigkeit zu normalem bipedem Gang zu behalten, das sind vor allem die Federn. Die Pterosauria sind — von den Vögeln aus betrachtet — eine fehlgeschlagene Anpassung; ein mißglückter Versuch gewissermaßen die Luft zu erobern, wie im Devon die Antiarthen im Gegensatz zu den Tetrapoden ein mißglückter Versuch waren, auf das feste Land überzugehen. Die Entfaltung der Vögel ist noch wenig geklärt; sicher ist, daß dieser neu erscheinende Typus eine sehr reiche und rasche Entfaltung durchmachte.

Im Gegensatz zu den Pelycosauriern zeigen die Theromorphen schon in ihren ältesten und primitivsten Vertretern Organisationsgrundzüge, die vom Reptiltypus wegführen: so vor allem die Tendenz zur Reduktion des Kieferstiels, die starke Gebißdifferenzierung, die Tendenz zur Bildung eines sekundären Gaumens; das sind alles Merkmale, die an die Säugetiere erinnern, insbesondere wenn wir die Art der Gebißdifferenzierung betrachten. Wie die Pelycosauria, so machen auch die Theromorpha im Perm eine ungemein mannigfaltige und verschiedenartige Differenzierung durch. In einzelnen Gruppen bildet sich eine ganz auffällige Säugetierähnlichkeit heraus. Man hat jedoch festgestellt, daß von den verschiedenen Theromorphengruppen keine als unmittelbare Stammgruppe für die Säugetiere angesprochen werden kann, da

überall Spezialisierungen auftreten, die dem entgegenstehen. Aber wie die Vögel nicht von Ornithischiern, noch von Pterosauriern, noch Pseudosuchiern als solchen abgeleitet werden können und doch kein Zweifel besteht, daß der Vogeltypus nur von hier ausgegangen sein kann, so ist es auch zweifelsfrei, daß nur in dieser, so eindeutig auf Säugetiere hintendierenden Gruppe der Säuger-typus entstanden sein kann.

Die Frage der Entstehung der Säuger aus Reptilien ist schon viel diskutiert worden, ganz neuerdings wieder ausführlich von SIMPSON auf Grund einer Revision des gesamten mesozoischen Säugermaterials.

Grundsätzlich für die Differenzierung der Säuger und innerhalb der Säuger ist die Ausbildung des Gebisses. Die schon bei den Theromorphen einsetzende Gebißdifferenzierung ist es, die korrelativ zur Rückbildung des Kieferstiels, zur Bildung einer neuen, stabileren Gelenkung des Unterkiefers vom Dentale aus führt; dadurch werden die Knochen des Kieferstiels funktionslos, bzw. für eine neue Funktion — im Dienste des Gehörorgans frei. Die verschiedenartige Gebißdifferenzierung ist es, die Art der Nahrung, damit die Lebensweise, den Lebensraum, damit die Ausbildung des Schädels, der Extremitäten grundsätzlich beeinflusst. Vom Gebiß — in seiner typischen Beschränkung auf zwei Zahn-generationen und in seiner Einteilung in Zahngruppen mit verschiedener Funktion usf. — aus ist daher auch die Frage der Entfaltung des Säugerstammes weitgehend zu beurteilen.

Mit dem Erlöschen der Theromorphen — an der Wende von Trias zu Jura — setzt der Typus der Säuger unvermittelt ein, wiederum nicht mit einer allgemeinen Stammform, sondern mit ganz verschiedenartigen nebeneinander stehenden Gruppen. SIMPSON unterscheidet *Multituberculata*, *Triconodonta*, *Symmetrodonta* und *Pantotheria*. Wenn diese Einteilung vielleicht auch zu weit geht, so sind es doch unzweifelhaft zwei Haupttypen, die unvermittelt und plötzlich nebeneinander auftreten: der multituberculäre und der trituberculäre (-trikonodonte) Zahntypus. Der multituberculäre Zahntypus bleibt relativ starr und wenig umbildungsfähig; die Multituberculaten erlöschen im Alttertiär als das, als was sie erschienen sind. Demgegenüber stellt der trituberculäre Zahntypus der *Pantotheria* einen umbildungsfähigen Typus dar: *Marsupialia* und *Placentalia* nehmen hier ihren Ausgang. Wenn neben diesen beiden Gruppen möglicherweise noch selbständig die *Triconodonta*

und die *Symmetrodonta* stehen, so ist eine weitere, vollkommen isolierte und selbständige Gruppe der eigenartige Stamm der Monotremen, der kaum unmittelbare Beziehungen zu den Multituberculaten besitzen dürfte. Leider fehlen hier fossile Dokumente ganz.

Zwischen den jurassischen Säugern und der reichen tertiären Säugerfauna klafft in der Kreide eine Lücke: außer wenigen Insectivoren und Marsupialierresten ist nichts aus der Kreide bekannt. Die Frage nach der Entfaltung der höheren Säuger im einzelnen

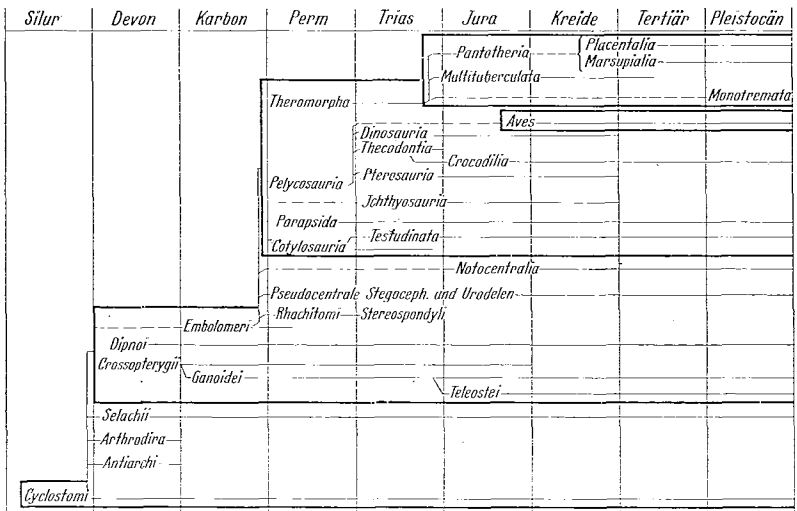


Fig. 74. Entwicklungsschema der Vertebrata

ist daher nicht zu beantworten. Zu Beginn des Tertiärs treten uns die großen Hauptgruppen der Placentalier, Insectivoren, Primaten, Carnivoren, Cetaceen, die verschiedenen Ungulaten Gruppen, wenn auch auf primitiver Organisationsstufe und daher einander schwach genähert, so doch in ihren jeweiligen Anpassungstypen deutlich festgelegt und getrennt gegenüber. Konvergieren sie in der Kreide allmählich nach den *Pantotheria* hin oder müssen wir auch hier, wie bei dem ersten Auftreten der Reptilien, bei der Entfaltung der Diapsiden in der Untertrias usw., ein sprunghaft explosives Nebeneinandererscheinen der verschiedenen Hauptgruppen annehmen? Die Tatsache, daß die cretacischen Insectivoren typische Insectivoren sind, allenfalls Beziehungen zu den Creodontiern erkennen lassen, daß die *Carnivora fissipedia* mit gewaltiger Plastizität fast plötzlich aus der kleinen Gruppe der