

Roth-Woltereck
1984

(Rev. Zool. afr., 98, 1). 102-123

(A paru le 30 mars 1984).

RECEIVED
ENTOMOLOGICAL INST.
RETURN TO 4-119

Studien an afrikanischen Süßwassergarnelen

(Decapoda, Atyidae)

I. - Mitteilung über eine neue Art von *Caridina*
aus Südost-Zaire,
mit Hinweisen auf evolutionäre Tendenzen der Atyiden

VON E. ROTH-WOLTERECK

(Weinbergerstr. 78, 8221 Seon, Oberbayern, Bundesrepublik Deutschland)

***Caridina moeri* sp. n.**

C. moeri ist mit extrem langgestreckter Körperform ein hervorragend starker Schwimmer unter den bekannten afrikanischen Caridinen. In anderen Charakteren zeigt die Art jedoch die ersten Stadien der gegenläufigen Entwicklung der Atyiden zu mehr benthischer, laufender Lebensweise. Damit ist *C. moeri* eine interessante Art, da in ihr beide in Atyiden stark ausgeprägte Tendenzen zur Ausbildung mehr schwimmender oder mehr laufender Typen realisiert sind. Dass die adaptive intra-, inter- und transspezifische Diversifikation der Atyiden grossenteils auf diesen gegenläufigen Tendenzen basiert, ergab sich aus Studien an 18 Arten, von denen 15 (4 Gattungen) im Material des Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, enthalten sind (In Vorbereitung). Ausserdem zeigen 5 Arten (3 Gattungen) aus Seen Tendenzen zur Ausbildung Netze tragender Chelae mit frappanten Parallelismen zur von Fryer in westindischen Gebirgsflüssen festgestellten evolutionären Reihe von 5 Arten (4 Gattungen), die in der suspendierte Partikel filternden *Atya* kulminiert (1977).

C. moeri ist ausser im zuletzt bearbeiteten Material, welches mit « Lac Tanganika ? Stappers 1911 » etikettiert ist, auch in den Sammlungen von Stappers (1911, 1912) von verschiedenen Fundorten im Mwerusee enthalten; diese Garnelen waren jedoch ursprünglich als *C. indistincta* Calman (Australien) bestimmt worden, weil sie mit der Beschreibung und den Abbildungen von Calman (1926 : 244) in erfahrungsgemäss artspezifischen Charakteren übereinstimmen, vor allem im Rostrum, Antennularstamm, Scaphocerit, 6. Abdominalsegment und Telsonende (Roth-Woltereck, 1942 : 290). Australisches Material war während des Krieges nicht zu beschaffen.

Im Laufe der späteren Studien entstanden Zweifel an der Konspezifität dieser afrikanischen und australischen Caridinen, die durch Angaben von Riek (1953 : 119) über die Fundorte der *C. indistincta* in Bächen und Tümpeln verstärkt wurden, da im Gegensatz dazu die afrikanischen Garnelen ein sehr grossräumiges Habitat bewohnen und daran u.a. mit extrem langem, für starke Schwimmer typischem Abdomen adaptiert sind (Abb. II a).

Demgemäss ergab die vergleichende Untersuchung der vom Australian Museum, Sydney, entliehenen Exemplare der *C. indistincta*, dass diese und die afrikanischen Caridinen nahe verwandten, jedoch eindeutig distinkten Arten angehören (Tab. I, II ; S. 6; Abb. I-III).

Die mit « Lac Tanganika ? Stappers 1911 » etikettierten Fänge mit *C. moeri* und *C. africana* Kingsley (1882) stammen mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit nicht aus dem Tanganjika-, sondern ebenfalls aus dem Mwerusee. Dafür spricht zunächst, dass sich Stappers 1911 nicht am Tanganjika-, sondern am Mwerusee und in der Region des Luapula und Lualaba aufgehalten hat (Benoit, per litt.) ferner, dass *C. moeri* und *C. africana* nicht aus dem Tanganjikasee beschrieben sind.

Ausserdem stimmen die Exemplare beider Arten im zuletzt und im 1942 bearbeiteten Material derart genau überein, dass sie erfahrungsgemäss aus demselben See stammen. Darauf lässt vor allem die Konformität der ausserordentlich variablen *C. africana* schliessen, die auch in benachbarten Seen (z.B. Upemba, Kisale) und Zonen (Uferzone, freies Wasser) in differenten Formen, Varietäten und Rassen festgestellt wurde (Bouvier, 1925 ; de Man, 1925 ; Roth-Woltereck, 1942; in Vorbereitung).

Die Identität der *C. moeri* in den mit « Lac Tanganika ? Stappers 1911 » etikettierten Tuben mit den 1942 als *C. indistincta* bestimmten Caridinen aus dem Mwerusee wurde anhand des früher untersuchten Materiales geprüft. Davon wurden 50 W. unter Verwendung der in zwischen zusätzlich als relevant ermittelten Charaktere neu gemessen; die Variationsbereiche der wichtigsten Proportionswerte sind in Tabelle I neben den Werten des Holotypus und der 70 Paratypen der *C. moeri* angegeben.

HABITAT. — Einige Hinweise auf das Habitat der *C. moeri* im 5.000 qkm grossen Mwerusee sind den Angaben auf den Etiketten des 1942 bearbeiteten Materiales von 16 Fundorten und den umfassenden Studien von Kimpe (1964) über den Mwerusee zu entnehmen.

Die Zusammensetzung der Fänge aus *C. moeri* und *C. africana* stimmt in beiden Materialien (A, B) im wesentlichen überein. Weitaus die meisten Tuben enthalten nur oder überwiegend *C. moeri* neben *C. africana*. In 6 Tuben (A) befindet sich nur *C. moeri*, ebenso wie in 7 Planktonfängen des früher bearbeiteten Materiales (B); letztere wurden an verschiedenen Stellen nahe dem Westufer bei Kilwa und Lukonzolwa vorgenommen sowie in 50 km Entfernung im See. Diese Planktonfänge aus dem freien Wasser und aus dem Litoral deuten darauf hin, dass die Art entsprechend der für starke Schwimmer typischen Körperform sowohl das freie Wasser als die Uferzone besiedelt, und dass sie die oberen Schichten bevorzugt. Diese Präferenz geht auch aus dem nur vereinzelt Vorkommen in Bodenfängen hervor (7 %). In 2 Tuben des mit « Lac Tanganika ? Stappers 1911 » etikettierten Materiales fehlt sie ganz; die darin enthaltenen *C. africana* wurden offenbar auf dem Grund gefangen, der weithin nur 2-4 m tief dort mit nährstoffhaltigem Schlamm bedeckt und von reicher Bodenfauna bewohnt ist. Dazu gehört zweifellos *C. africana*, nicht aber *C. moeri*.

Diese Art bildet dagegen den Hauptbestandteil von 14 Tuben (81-90 %), deren Zusammensetzung aus beiden Arten derjeniger früher untersuchter Planktonfänge von überschwemmten Ufern bei Kilwa und Lukonzolwa entspricht. Das dort anscheinend massenhafte Vorkommen der *C. moeri* (1770 Exemplare im Material B) und die Morphologie der Chelipeden lassen darauf schliessen, dass sich die Art — wie die meisten Caridinen — vor allem in der Ufervegetation ernährt.

BEZIEHUNGEN ZU NAHE VERWANDTEN ARTEN. — Vor der Beschreibung der *C. moeri* sind einige Bemerkungen zu ihren Beziehungen zu den nahe verwandten Arten *C. nilotica* Roux (1833) und *C. indistincta* angebracht, da die betreffenden Befunde für die Charakterisierung und Differentialdiagnose der *C. moeri* instruktiv sind.

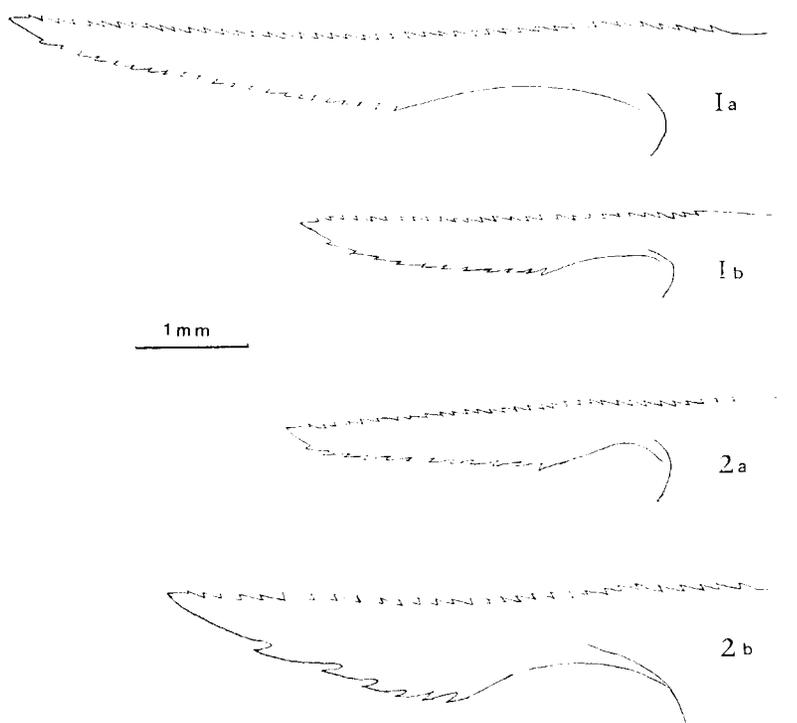


Abb. I. — *Caridina moeri* sp. n. Rostrum. - a. W. C = 4 mm; - b. W. C = 3 mm.
2. *Caridina indistincta* Calman Rostrum. - a. W. C = 3 mm; - b. W. C = 4.7 mm.

C. moeri steht der in ostafrikanischen Seen und Flüssen häufigsten *C. nilotica* am nächsten, aus der sie offensichtlich hervorgegangen ist. Dafür spricht ausser der engen Verwandtschaft der beiden Arten die Verbreitung der älteren *C. nilotica* auch im System des hauptsächlichen Zuflusses des Mwerusees, Luapula, und die vielfach beschriebene Diversifikation von Formen, Varietäten, Unter- und Tochterarten der *C. nilotica* in ihrem Verbreitungsgebiet bis Polynesien (u.a. de Man, 1908; Bouvier, 1925; Gordon, 1930, 1933; Woltreck, 1937a; Liang & Yen, 1977).

Die ehemals weit grössere Ausdehnung des Mwerusees oberhalb und östlich des jetzigen Sees vor dem Durchbruch des Ausflusses Luvua (Kimpe, 1964) legt die Vermutung nahe, dass sich in jenem grossen See der stärkere Schwimmer *C. moeri* von *C. nilotica* differenziert hat.

Für den Vergleich der *C. moeri* mit *C. nilotica* werden hauptsächlich 60 W. der « lacustrine form » (Gordon, 1930: 41) aus dem Victoriasee verwendet, die mit ihrer fast ebenso langgestreckten Körperform *C. moeri* besonders ähnlich ist (Vergleichsmaterial D, 1 und 3; Tab. I, II).

Auch die in Anbetracht der verschiedenartigen Habitate von *C. moeri* und *C. indistincta* erstaunliche Konformität dieser Arten in gewöhnlich artspezifischen Charakteren ist vermutlich auf die Abstammung der letzteren Art von der in Australien mit 2 Unterarten verbreiteten *C. nilotica* (Riek, 1953) zurückzuführen. Aufgrund der nahen Verwandtschaft hat Calman (1926: 245) *C. indistincta* zur Gruppe der *C. nilotica* gestellt. *C. moeri* und *C. indistincta* haben anscheinend die konformen Merkmale von der gemeinsamen Stammart *C. nilotica* übernommen und wurden in anderen — vor allem des Abdomens — an ihre unterschiedlichen Habitate adaptiert.

MATERIAL:

A. *Caridina moeri* sp. n. - Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren. Lac Tanganika ? Coll. Stappers 1911 (= Mwerusee).
20 Tuben No. 37535, 37537-37555 : Etwa 1.800 Exemplare.
Gemessen: Holotypus (eitr. W.) und 70 Paratypen (60 W., 10 M.).
Grössen S. 6.

B. *Caridina moeri* sp. n. - Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren. Lac Moero, Mission Stappers 1911, 1912; 16 Fundorte.
Roth-Woltreck, 1942: 290, als *C. indistincta* bestimmt.

Neu gemessen: 50 W. Postorbitale Carapaxlänge = C: 2.6-4.7 mm.

Körperlänge (Rostrumspitze-Uropodenende) = KL: 16-30 mm.

Lac Moero, à Lukonzolwa (plankton), 24.11.1911 (No. 540).

Lac Mocro, sur la grève inondée à Lukonzolwa (plankton), 15.12.1911 (No. 701).

Lac Moero, devant Lukonzolwa (plankton), 12.10.1911 (No. 167).

Lac Mocro, devant Lukonzolwa (plankton), 22.10.1911 (No. 822).

Lac Moero, à Lukonzolwa, près de la rive (dragage), 12.9.1912 (No. 140).

Lac Moero, devant Kilwa (poste) (plankton), 30.12.1911 (No. 843).

Lac Moero, devant Kilwa. à 50 km du rivage (plankton), 5.11.1911 (No. 1818).

Lac Moero, devant Kilwa, sur la grève inondée (plankton), 5.1.1912 (No. 877).

C. Vergleichsmaterial *C. indistincta* Riek - Australian Museum, Sydney.

Mt. Cootha, Queensland, Australia, 27°30'S - 153°E, Coll. E. Riek, 4.4.1943, No. P13319. Gemessen : 4 W. C : 2.4-5.3 mm ; KL : 15-32 mm.

Tingalpa Creek, Queensland, 27°34'S - 153°11'E, Coll. E. Riek, 1.11.1943, No. P13324. Gemessen : 10 W. C : 2.5-4.7 mm ; KL : 15-28 mm ; 10 M. C : 2.4-4.1 mm.

D. Vergleichsmaterial *C. nilotica* Roux (1833):

1) British Museum, London : Lake Victoria, Lacustrine form, open waters. Coll. M. Graham, 29 (Part); 66 . 1 (Part); St. 128.1-128.6 (Part); 1929 - 10 . 23 . 43-51. Gemessen 5 W. C : 3.9-5.4 mm.

2) British Museum, London : Lake Albert, Lacustrine form, open waters. Coll. E.B. Worthington, (42 m) 1929 - 10 . 23 . 3-42 (Part). Gemessen : 4 W. C : 2.5-2.7 mm. 1 M. C : 2.5 mm.

3) Coll. E. Okemwa (Kenya Marine & Fisheries Research Institute, Kisumu).

Lake Victoria, Nyanza Gulf (1-25 m), 1981, Gemessen : 31 W. C : 3.5-5.3 mm.

Lake Victoria, Nyanza G. (30-40 m), 5.5.1982. Gem.: 24 W. C : 3.5-5.3 mm,
10 M. C : 3.5-5 mm.

BESCHREIBUNG UND DIFFERENTIALDIAGNOSE - (Abb. I-III, Tab. I, II)

Caridina indistincta Calman (1926). Roth-Woltereck, 1942: 290. Abb. 14.

Neu gemessen : 50 W. C : 2.5-4.8 mm. Tab. I.

Caridina ? indistincta Calman (1926) - Barnard, 1950.

Caridina moeri sp. n. - Holotypus (eitragendes W.) C : 4 mm ; KL : 26 mm.

Paratypen: 60 W. C : 2.5-4.6 mm ; KL : 16-30 mm.

10 M. C : 2.5-3.2 mm ; KL : 16-20 mm.

Das auffallendste Kennzeichen der *C. moeri* ist das gewöhnlich sehr lange, schmale, geradlinige Rostrum, dessen Oberseite durchgehend bis zur Spitze mit aussergewöhnlich zahlreichen Zähnen (24-53) besetzt ist; die Unterseite trägt bis zu einer meist kurzen, selten längeren zahnfreien Strecke 8-25 Zähne (Abbildung I, 1a).

TABELLE I.

Variationsbereiche der wichtigsten Proportionswerte von *C. moeri* sp. n.,
C. nilotica (Seeform, Victoriasee) und *C. indistincta* (Australien).

	<i>C. moeri</i> 61 W.	<i>C. moeri</i> 50 W.	<i>C. moeri</i> 10 M.	<i>C. nilotica</i> 60 W.	<i>C. indistincta</i> 14 W.
1) R/C	: 1.09-1.72	1.14-1.60	1.12-1.42	1.20-2.10	0.95-1.19
2) 6s/C	: 0.74-0.87	0.73-0.87	0.79-0.91	0.60-0.81	0.61-0.71
3) 6s B/L	: 0.43-0.50	0.43-0.50	0.43-0.50	0.43-0.50	0.50-0.58
4) U/C	: 0.96-1.08	0.96-1.08	0.98-1.20	0.90-1.06	0.82-0.92
5) U B/L	: 0.23-0.28	0.22-0.29	0.23-0.26	0.23-0.30	0.30-0.35
6) Diaeresis	: 0.20-0.32	0.22-0.31	0.25-0.31	0.27-0.34	0.32-0.39
7) Telson/C	: 0.69-0.78	0.68-0.80	0.76-0.83	0.68-0.81	0.70-0.81
8) Ant./C	: 0.83-0.96	0.85-0.97	1.00-1.10	0.76-0.92	0.86-0.96
9) Scaph./C	: 0.97-1.20	0.98-1.20	1.01-1.26	0.95-1.12	0.96-1.13
10) Me P3/C	: 0.58-0.70	0.58-0.68	0.64-0.70	0.63-0.75	0.67-0.78
11) Me P5/C	: 0.56-0.65	0.56-0.65	0.63-0.69	0.64-0.73	0.56-0.65
12)*Pr P3/C	: 0.63-0.75	0.62-0.73	0.65-0.73	0.71-0.85	0.70-0.80
13)*Pr P5/C	: 0.76-0.88	0.73-0.86	0.77-0.87	0.85-1.00	0.78-0.89
14) D/Pr P3	: 0.25-0.31	0.25-0.32	0.27-0.32	0.27-0.40	0.26-0.32
15) D/Pr P5	: 0.30-0.40	0.30-0.40	0.31-0.40	0.31-0.43	0.31-0.38
P1 :					
16) Carp. B/L	: 0.40-0.53	0.41-0.53	0.44-0.50	0.33-0.47	0.43-0.56
17) Chela B/L	: 0.36-0.45	0.37-0.46	0.40-0.45	0.29-0.40	0.36-0.52
18) D/Chela	: 0.52-0.60	0.52-0.60	0.54-0.60	0.66-0.77	0.50-0.60
19) Pi/Chela	: 0.25-0.32	0.23-0.33	0.27-0.33	0.54-1.00	0.25-0.35
P2 :					
20) Carp. B/L	: 0.16-0.20	0.16-0.21	0.17-0.19	0.14-0.23	0.19-0.24
21) Chela B/L	: 0.27-0.34	0.27-0.35	0.37-0.35	0.22-0.30	0.33-0.40
22) D/Chela	: 0.52-0.62	0.55-0.62	0.55-0.63	0.67-0.76	0.58-0.65
23) Pi/Chela	: 0.21-0.31	0.22-0.32	0.25-0.28	0.54-1.00	0.26-0.43

* Anm. Die Werte 1-5, 7-11 wurden nach 3× vergrößerter Messung ermittelt. Pr und D P3, P5 sind zwecks grösserer Genauigkeit 5× gemessen (12-15), Carpi, Chelae P1, P2 10× (16-23). - Pr P3/C 3× : 0.40-0.47; Pr P5/C : 0.47-0.58.

Abkürzungen: R = postorbitale Rostrumlänge; C = postorb. Carapaxlänge; B/L = Breite/Länge; U = Uropoden-Exopodit, ventrale Länge; Diaeresis = bedornter Teil des U-Exopodit/Breite des Exopodit; Ant. = postorb. Länge Antennularstamm; Scaph. = postorb. Länge Scaphocerit; Me = Merus; Pr = Propodus; D = Dactylus; Carp. = Carpus; Pi = Borstenpinsel-Länge ab Fingerende (Abb. IIe); KL = Körperlänge Rostrumspitze-Uropodenende.

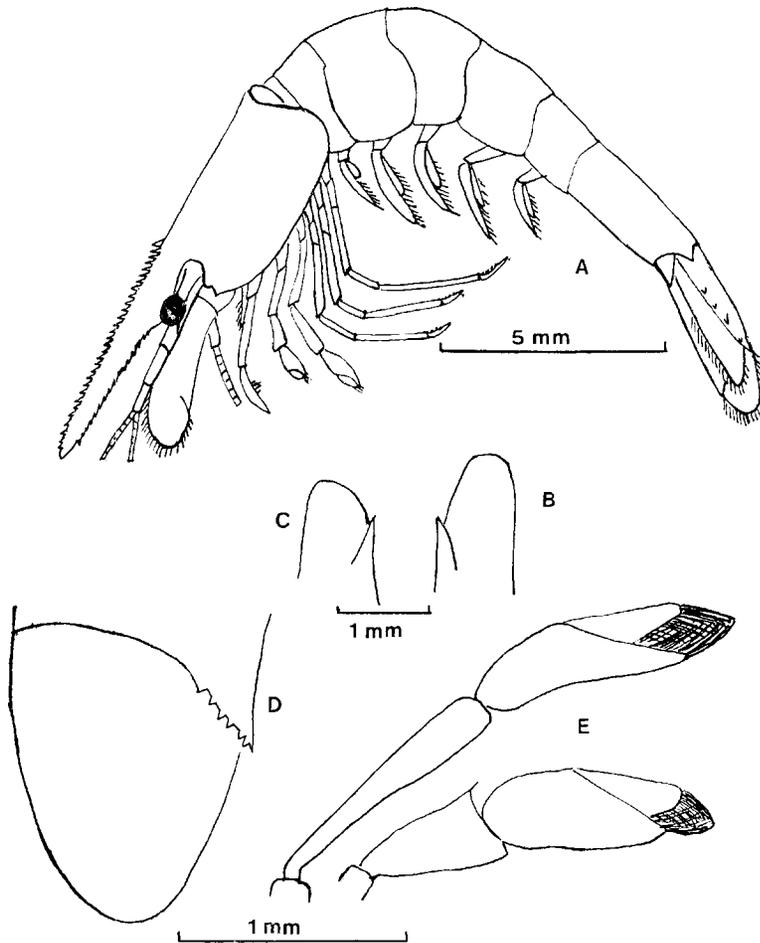


Abb. II. — a. *Caridina moeri* sp. n. - W. C = 3.7 mm; - b. *C. moeri* sp. n., Scaphocerit, distaler Teil; - c. *C. indistincta* Calman, Scaphocerit, distaler Teil; - d. *C. moeri* sp. n., Diacresis; - e. *C. moeri* sp. n., Carpi und Chelae P 1, P 2.

Die Rostra kleinerer Exemplare (KL: 16-20 mm) sind häufig mässig lang, mit entsprechend weniger Zähnen besetzt und damit den ebenso langen Rostra kleinerer Exemplare der *C. indistincta* sehr ähnlich (Abb. I, 1b, 2a). Solche Rostra junger *C. indistincta* wurden von Calman (1926: 244) beschrieben und abgebildet, da ihm nur 8 W. von 17 mm Länge vorlagen. Auch 9 der im australischen Vergleichsmaterial enthaltenen 17 kleineren W. und M. (15-20 mm) überlappen in den Variationsbereich der *C. moeri*; die übrigen jungen *C. indistincta* weichen davon nur geringfügig ab. Alle diese Rostra unterscheiden sich von den ebenso langen Rostra der *C. moeri* nur durch eine geringe mittlere Verbreiterung.

Dagegen ist bei den grösseren Individuen der *C. indistincta* (28-32 mm) die mittlere Verbreiterung stark ausgeprägt und bewirkt eine nahezu dreieckige Form des Rostrums, welches ausserdem durch die unteren grossen, auseinandergezogenen Zähne vom Rostrum der *C. moeri* erfahrungsgemäss artspezifisch differiert (Abb. I, 2b).

Das Rostrum der *C. nilotica* erreicht im Victoriasee noch grössere Längen als jenes der *C. moeri*, von dem es hauptsächlich durch die lange zahnfreie Strecke auf der Oberseite (1-3 apikale Zähne) abweicht.

Im übrigen ist *C. moeri* gegenüber den bekannten afrikanischen Arten von *Caridina* vor allem durch die extrem langgestreckte Körperform ausgezeichnet (Abb. IIa. Tab. I, II). Sie übertrifft die langgliedrige Seeform der *C. nilotica* aus dem Victoriasee mit durchschnittlich längerem Antennularstamm, Scaphocerit und Abdomen. Die bei *C. moeri* festgestellte Proportion Abdomen/Carapaxlänge beträgt 3.9-4.4, der Mittelwert 4.2. (Vergleichswerte der anderen Arten 3.0-4.0) Die Verlängerung des Abdomens von *C. moeri* ist ausser durch das lange 6. Abdominalsegment durch die stark variierende Streckung der 1.-5. Segmente bedingt; die Uropoden sind dagegen bei *C. moeri* und *C. nilotica* gleich lang und schmal.

Etwa ebenso lange, schmale Uropoden und 6. Abdominalsegmente wie *C. moeri*, jedoch mässiger lange Rostra, Antennularstämme und Scaphocerite tragen zwei bisher unbekannte Arten: *C. powelli* sp. n. aus dem Nigerdelta (Coll. C.B. Powell) und *C. barombi* sp. n. aus dem Barombisee, Kamerun (Coll. J. Green). (Beschreibung in Vorbereitung). Sie sind in diesem Zusammenhang bemerkenswert, weil sie mit ihrer langgestreckten Körperform — neben der « lacustrine form » der *C. nilotica* aus dem Victoria- und Albertsee (Gordon, 1930) — die fortgeschrittenen Stadien der langgliedrigen Entwicklungsreihe der Caridinen in Afrika repräsentieren, die in *C. moeri* kulminiert.

Andere afrikanische Arten von *Caridina* mit ähnlich langgliedriger Gestalt sind nicht bekannt, jedoch eine relativ langgliedrige Rasse der *C. africana*, Forma longa, die u.a. den Mwerusee besiedelt.

C. indistincta ist mit erheblich kürzeren, breiteren Uropoden (U/C, B/L) und mit entsprechend kürzerem Abdomen (Abd/C) deutlich an ihr Habitat in Kleingewässern adaptiert. In Anbetracht dieses Habitats ist es erstaunlich, dass die Art durchschnittlich ebenso lange, allerdings breitere 6. Abdominalsegmente (6s/C) und Scaphocerite (S/C) hat wie die Seeform der *C. nilotica*. Diese Proportionen der *C. indistincta* (Tab. I, II) sowie die Länge des Antennularstammes (A/C) und des Rostrums (R/C) sind typisch für starke Schwimmer von *Caridina*. Auf den Zusammenhang zwischen der Ausprägung dieser Charaktere mit der vermutlichen Abstammung der *C. indistincta* von *C. nilotica* wurde bereits hingewiesen.

Zur Verdeutlichung der fortschreitenden Entwicklung des langgliedrigen schwimmenden Typs der Caridinen und der Kulmination von *C. moeri* in dieser Reihe werden im folgenden die Mittelwerte der dabei wichtigsten Körperproportionen zusammengestellt und zum Vergleich Werte der kurzgliedrigen Rasse von *C. africana*, F. brevis, angegeben.

TABELLE II.

	Abd/C	6s/C	B/L	U/C	B/L	S/C	A/C	R/C
<i>C. moeri</i> , 61 W.	: 4.2	.78	.46	1.00	.26	1.10	.91	1.36
<i>C. nilotica</i> , 60 W.	: 3.7	.68	.47	1.00	.26	1.03	.83	1.48
<i>C. powelli</i> , 12 W.	: 3.8	.78	.46	1.00	.28	1.04	.83	1.01
<i>C. indistincta</i> , 14 W.:	3.3	.68	.54	.87	.31	1.03	.91	1.06
<i>C. africana</i> , F. longa								
Mwerusee, 50 W.:	3.5	.66	.55	.86	.31	1.01	.86	1.04
<i>C. africana</i> , F. brevis								
Itimbiri, 42 W.:	3.1	.56	.61	.78	.32	.83	.71	.77

Von *C. barombi* sp. n. liegt nur 1 W. (neben 1 M. und 1 Juv.) vor, dessen Proportionen im wesentlichen denen der *C. powelli* entsprechen, von der *C. barombi* im Rostrum und anderen Merkmalen eindeutig distinkt ist.

Zur Struktur des Abdomens der *C. moeri* sind noch folgende art-spezifische Charaktere zu beschreiben:

Die Diaeresis ist auf einem relativ schmalen Teil der Uropodenbreite (MW: 0.27) mit 4-10 (MW: 6) kleinen, auseinandergerückten Dornen besetzt (Abb. II, d). *C. nilotica* und *C. indistincta* tragen 7-12 (MW: 10) grössere, spitzere Stacheln auf breiteren Teilen (MW: 0.31 und 0.35). Eine mehr oder minder ähnlich schwach bedornete Diaeresis wie *C. moeri* tragen die meisten starken Schwimmer unter den Atyiden.

Das Telson ist kürzer als das 6. Abdominalsegment und ebenso lang wie bei *C. nilotica* und *C. indistincta*; es trägt 4 oder 5 Paar dorsale Stacheln gegenüber 5 oder 6 Paar bei letzteren Arten.

Von besonderem Interesse ist die Differenzierung des Telsonendes mit der deutlichen Tendenz zur Vermehrung und Verlängerung der gefiederten Innenborsten zwischen den Aussenstacheln am hinteren, zunehmend breiteren Rand (Abb. III, 1 a-e = Typen A-E). Von 263 daraufhin untersuchten Exemplaren haben nur 2 runde Telsonenden; die übrigen sind zu einem mehr oder minder langen Mitteldorn ausgezogen. 3 % tragen zwischen den Aussenstacheln 1 Paar, 25 % 2 Paar kürzere, getielerte Innenborsten (Typen B, C), 42 % tragen 3 Paar Innenborsten von etwa der gleichen Länge wie die Aussenstacheln (Typ D) und 30 % 4 Paar, die z.T. die Aussenstacheln überragen (Typ E). Ein Exemplar ohne Innenborsten ist bemerkenswert, weil diese Ausprägung des Telsonendes bei *C. nilotica* in grossen Gebieten dominiert und weil in anderen Regionen dieselbe Tendenz zur Vermehrung und Verlängerung der Innenborsten festgestellt wurde (Gordon, 1930: 36) wie inzwischen bei *C. moeri*. Gordon beschrieb u.a. 48 % von 433 Exemplaren der *C. nilotica* aus Aegypten mit nur 2 kurzen Endstacheln an schmalen Telsonenden, die zu einem Mitteldorn ausgezogen sind (1930: Fig. 1) = *C. moeri* Typ A. Dieser Typ fand sich auch bei 91 % von 403 Exemplaren der *C. nilotica* aus dem Luhondosee, Rwanda (Abb. III, 2; in Vorb.); die übrigen 9 % tragen zusätzlich 1 Paar kürzere Innenborsten. Letztere Telsonenden hat Gordon bei 78 % von 265 Exemplaren aus dem Victoriasee beschrieben (1930 Fig. 2) = *C. moeri* Typ B.

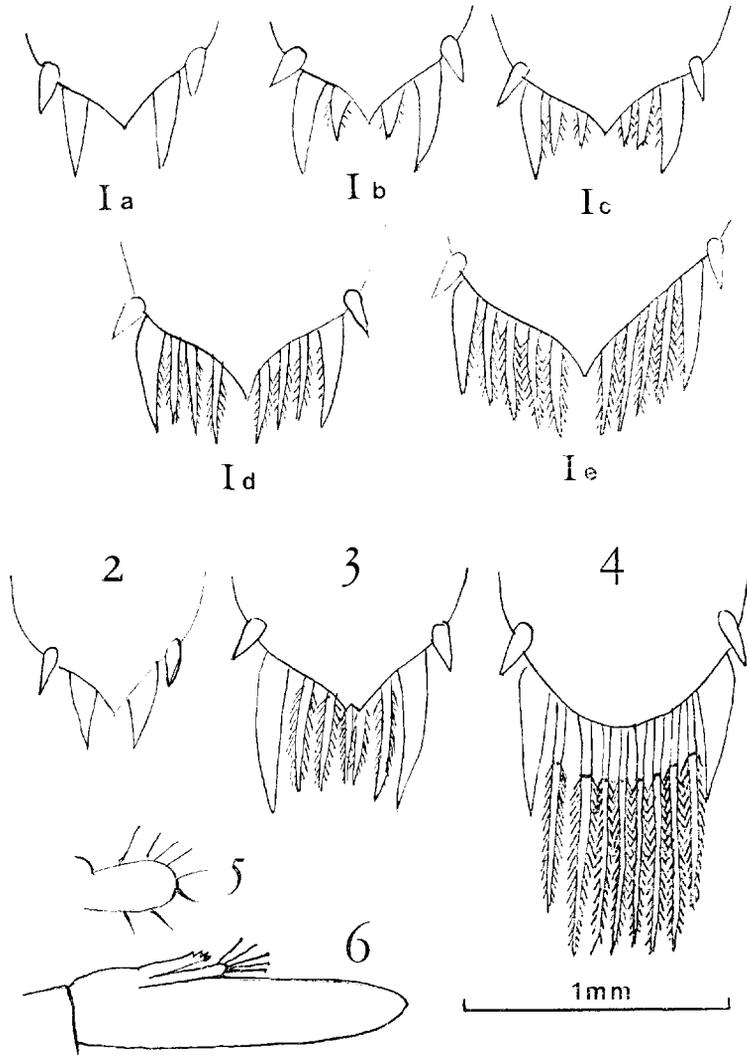


Abb. III. — 1 a-e. *Caridina moeri* sp. n., Telsonenden Typen A-E; - 2. *Caridina nilotica* Roux, Telsonende Typ A. (Luhondosee); - 3. *C. indistincta* Calman, Telsonende (Australien); - 4. *C. africana* Kingsley, Telsonende (Mwerusee); - 5, 6. *C. moeri* sp. n., M. Pleopoden I, II, Endopoditen.

Dagegen fand sie in Materialien aus südlicheren Gebieten, u.a. aus den Uferzonen der Seen Malawi und Ngami, überwiegend oder ausschließlich Exemplare mit 2 und 3 Paar längeren, gefiederten Innenborsten an breiteren Telsonenden (1930: Fig. 3, 4) = *C. moeri* Typen C, D.

Auf entsprechende Zahlen der Innenborsten wies Holthuis bei *C. nilotica* aus Madagaskar hin (1965: 20).

Telsonenden mit 4 Paar Innenborsten (*C. moeri* Typ E) sind jedoch von *C. nilotica* m.W. nicht bekannt. Mit dieser Ausformung und dem insgesamt hohen Anteil von Telsonenden mit 3 und 4 Paar relativ langen Innenborsten (72 % der untersuchten Exemplare) erscheint *C. moeri* in dieser Entwicklungsreihe weiter fortgeschritten als *C. nilotica*.

Diese parallele Entwicklung ist vor allem deshalb interessant, weil dabei nach allen Befunden die taktile Funktion der vermehrten und verlängerten Borsten verstärkt wurde (Balss, 1944: 360) und damit die Fähigkeit der Garnelen zur Orientierung zwischen Hindernissen — z.B. in der Ufervegetation, auf dem Grund — zugenommen und in weiter fortgeschrittenen Stadien den Uebergang zu benthischer Lebensweise in Flachgewässern ermöglicht hat; in diesen verschiedenartigen Biotopen hat offensichtlich die Diverifikation zunehmend benthisch lebender, laufender Arten und Gattungen stattgefunden.

Bei *C. moeri* dient die fortschreitende Vermehrung und Verlängerung der taktilen Endborsten vermutlich der Orientierung in der Ufervegetation während der Nahrungsaufnahme.

Die Telsonenden der *C. indistincta* im Vergleichsmaterial tragen überwiegend 2 Paar gefiederte Innenborsten, die entweder kürzer, ebenso lang oder länger sind als die Aussenstacheln (Abb. III, 3). Sie sind (relativ zur Gesamtlänge des Telsons) mit 0.11-0.17 etwas länger als bei *C. moeri*: 0.05-0.10. Die Endborsten der *C. nilotica* sind mit 0.03-0.06 noch kürzer.

C. moeri differiert ferner von *C. nilotica* und *C. indistincta* durch etwas längere 1. Antennularsegmente (55-61 % der Schaftlänge gegenüber 50-56 % bei letzteren Arten); das 3. Segment ist dagegen bei *C. moeri* mit 10-18 % gewöhnlich kürzer als bei den Vergleichsarten. Die Länge des Styloceriten variiert intraspezifisch bei den 3 Arten zwischen 0.67 und 0.76 der Länge des 1. Segmentes. — Der Aussen Zahn

des Scaphoceriten steht bei *C. moeri* und *C. nilotica* in grösserem Abstand von der Spitze als bei *C. indistincta* (Abb. II, b, c); B/L : 0.17-0.22.

Der Vorderrand des Carapax mit abgerundetem Pterygostomialwinkel hat bei den drei Arten die gleiche Ausprägung (Abb. II, a).

Die Augen sind relativ gross. Auge + Augenstiel/C variieren zwischen 0.32 und 0.42; MW: 0.38. Diese Werte sind wenig höher als bei *C. indistincta*: 0.30-0.40; MW: 0.35; sie übertreffen jedoch erheblich die Werte der Seeform von *C. nilotica* (Victoriasee): 0.26-0.34; MW: 0.30). Allerdings haben andere Lokalformen der letzteren Art grössere Augen; diese intraspezifischen Differenzen sind noch zu prüfen (In Vorb.).

Die Chelipeden der *C. moeri* sind, wie bei den meisten Caridinen, kurzfingerig, mit kurzen Borstenpinseln an kräftigen Chelae P 1 und schmalen Chelae P 2 (Abb. II, E; Tab. I). Nach den Untersuchungen der « highly specialized and complex feeding mechanisms » von Fryer (1960 : 217) an *C. nilotica* (Uferform) und *C. africana* ernähren sich diese hauptsächlich vom Detritus, der auf der submersen makrophytischen Vegetation und auf dem Grund abgelagert ist. Dieser wird von den geöffneten Chelae mit den gespreizten, teils kammartig gezähnten, teils gefiederten Borsten, mit denen der distale Teil der konkaven Finger in mehreren bogenförmigen Reihen besetzt ist, abgekratzt. Beim Schliessen der Chela wird die Ladung von den Borsten zusammengehalten, dann zu den Mundteilen transportiert und dort mit höchst komplizierten Mechanismen verarbeitet. Die kurzfingerige Ausprägung der Chelipeden von *C. moeri*, das massenhafte Vorkommen in der Uferzone und die Präferenz der oberen Wasserschichten sprechen dafür, dass sich die Art überwiegend in der Ufervegetation ernährt.

Im Gegensatz dazu ist die Seeform der *C. nilotica* aus dem Victoriasee mit langfingerigen Chelae und langen, schwach gefiederten Borsten (Tab. I, 16-23) für die Aufnahme von Bodenschlamm spezialisiert. Sie wurde auf dem schlammbedeckten Grund von Graham (1929) bis zu 70 m, von Okemwa bis zu 40 m Tiefe gefangen (per litt., 1983).

Die Schreitbeine der *C. moeri* sind kürzer als jene der *C. nilotica* und *C. indistincta* sowie der *C. africana* aus dem Mwerusee und etwa ebenso stark. Da die Länge und Stärke der Meri und Propodi P 3 - P 5 bei verschiedenen Formen der letzteren Arten ebenso intraspezifisch

differieren, ist offen, ob die Form der Schreitbeine von *C. moeri* aus dem Mwerusee und Luapulafluss artspezifisch ist. Dasselbe gilt für die Proportionen der Dactyli/Propodi P 3 - P 5 (Tab. I, 10-15). Die Dactyli P 3 und P 4 tragen 6-9, der P 5 40-50 Stacheln. - Epipoditen an P 1 - P 4.

Die Pleopoden sind gut entwickelt; Exopoden etwa halb so lang wie der Carapax (Abb. II, a). - Eier klein: $0.35-0.45 \times 0.60-0.75$ mm.

Die 1. und 2. Pleopoden der *M.* gleichen denen der *C. nilotica* und *C. indistincta* (Abb. III, 5, 6). Länge der Appendix masculina/Endopodit: 0.24-0.30; Länge der App. masc./App. interna: 1.23-1.26 (von 10 M.).

Die *M.* sind, wie bei anderen Caridinen, kleiner und langgliedriger als die *W.* (in 6s, Urop., Tels., Scaph./C; Tab. I). Ihre dementsprechend stärkere Schwimmfähigkeit hängt vermutlich mit ihrer grösseren Mobilität auf der Suche nach frisch gehäuteten, kopulationsfähigen *W.* zusammen (Jyoti & Nagabhusanam, 1974).

HINWEISE AUF EVOLUTIONÄRE TENDENZEN DER ATYIDEN. — *C. moeri* repräsentiert mit ihrer langgestreckten Körperform das Endstadium der Entwicklungsreihe des schwimmenden Typs der afrikanischen Caridinen, zugleich — durch die Ausbildung taktiler Borsten am Telsonende — das Anfangsstadium der gegenläufigen Entwicklung benthischer lebender, überwiegend laufender Atyiden. Letztere sind an die Bedingungen in meist hindernisreichen Flachgewässern durch die Vermehrung und Verlängerung der Tastaare am Telson und durch die zunehmend « kurzgliedrige » Körperform adaptiert: Verkürzung und Verbreiterung des Abdomens, der Uropoden, des Antennularstammes und Scaphoceriten, Verkürzung und Verstärkung der Schreitbeine, (alles relativ zum vergrösserten Carapax), ausserdem durch Verbreiterung der bedorneten Diaeresis und Vermehrung der Stützstacheln. Zusätzliche Spezialisierungen von *Atya* (Fryer, 1977; Hobbs & Hart, 1982).

Die Unterschiede zwischen den fast nur laufenden und den weite Strecken durchschwimmenden Arten sind bei Atyiden im Vergleich zu anderen Familien der Süsswassergarnelen ausserordentlich gross, obwohl alle zur Ernährung und Ruhestellung an den Untergrund gebunden sind. Die kurzgliedrige Evolutionsreihe kulminiert in den bis etwa 12 cm grossen Arten von *Atya*, die langgliedrige nach bishe-

riger Kenntnis in *C. moeri*, in 2 noch etwas langgestreckteren Arten von *Caridina* aus grossen Seen auf Celebes (Woltereck, 1937b: 295) und in 6 Arten von *Limnocaridina* (5-20 mm) aus dem Tanganjikasee (Calman, 1906: 196; Bouvier, 1925: 100; Roth-Woltereck, 1942: 280; 1958: 188, in Vorbereitung). Zwischen diesen extrem differenten Atyiden gibt es alle Uebergänge des mehr oder weniger schwimmenden und laufenden Typs verschiedener Arten und Gattungen.

Die gegenläufigen Tendenzen zeigen sich auch in der intraspezifischen Divergenzentwicklung, die sich nach den Befunden am zuletzt bearbeiteten Material von *C. africana* und *C. nilotica* offensichtlich in beiden Richtungen in der Abspaltung von Tochterarten fortgesetzt hat. Das Studium der Fänge aus verschiedenartigen Gewässern in Zentral- und Westafrika (Museum Tervuren) ergab, dass *C. africana* zwei suprakoloniale Rassen differenziert hat (Grant, 1963: 303), eine langgliedrige, *Forma longa*, und eine kurzgliedrige, *F. brevis*. Erstere wurde hauptsächlich in Flüssen und Seen, letztere in Flachgewässern (Bäche, Restwassersenzen, Thermalquelle u.a.) gefunden. Beide Rassen kommen weit verstreut, auch benachbart (Fluss, Galeriewald) und sympatrisch (Flussbett, Uferzone) vor. Dort sind die Variationsbereiche der divergenten Proportionswerte beider Rassen ebenso gegeneinander abgegrenzt wie jene der allopatrischen Rassen (bei gemeinsamen Rostra u.a. Artmerkmalen); demnach scheint die Panmixie auch der sympatrischen Rassen beträchtlich eingeschränkt zu sein.

In einigen Fängen aus dem zentralen Kongobecken war neben *C. africana* die zuerst als deren Varietät beschriebene, kurzgliedrigere *C. kwamouthensis* de Man 1925 s. Roth-Woltereck enthalten, die von ersterer im Rostrum und in anderen artspezifischen Charakteren distinkt ist. Sie wurde mehrfach (ohne *C. africana*) im Sumpfwald gefangen und scheint nach der Morphologie für die dortigen Bedingungen spezialisiert zu sein. Die Art stammt zweifellos von der ihr nahestehenden *C. africana* ab (In Vorb.).

Das gilt auch für die extrem langgliedrige *C. powelli* sp. n., die im Nigerdelta neben *C. africana nigerdeltae* subsp. n. gesammelt wurde, von der sie in mehreren artspezifischen Merkmalen stark differiert. Für ihre Abstammung von subsp. *nigerdeltae* spricht u.a. deren Tendenz zur Ausprägung des Rostrums von *C. powelli* (dorsale zahnfreie Strecke mit apikalem Zahn); die Rostra von etwa 25 % der 160 untersuchten Exemplare der *C. africana nigerdeltae* gleichen annähernd den Rostra der *C. powelli*; in den anderen Merkmalen sind sie distinkt (In Vorb.).

Auch *C. nilotica* hat lang- und kurzgliedrige Formen differenziert, die nach bisheriger Kenntnis geringere Spannweiten haben als die Rassen von *C. africana*. Dennoch hat auch diese Divergenzentwicklung offensichtlich zu Artabspaltungen in entgegengesetzten Richtungen geführt, u. a. des starken Schwimmers *C. moeri* und der benthisch lebenden *C. africana*. Bouvier wies auf die enge Verwandtschaft der *C. nilotica* mit *C. africana* hin (1925 : 217), die auch neueren Befunden zu entnehmen ist. Z.B. gleichen die im Kisalesee gesammelten Exemplare beider Arten einander in der Körperform fast völlig; sie differieren nur im Rostrum und Telsonende, das bei *C. africana* lange taktile Borsten trägt (Abb. III, 4); deren Entwicklung hat bei *C. nilotica* und *C. moeri* begonnen.

Die langen Tasthaare haben *C. africana* — mit dem entsprechenden Verhalten — vermutlich primär den Uebergang zu benthischer Lebensweise in Flachgewässern ermöglicht, in denen sekundär die kurzgliedrigen Adaptationen erfolgten. Darauf deutet u.a. das häufige Vorkommen einzelner Exemplare der *F. longa* in Flachgewässern; ihre langgliedrige Gestalt hat sie nicht am Eindringen dort gehindert. Ausserdem lässt die Tatsache, dass alle benthisch im Flachwasser lebenden Atyiden lange bzw. zahlreiche (*Atya*) Tasthaare tragen, auf deren essentielle Bedeutung für die Garnelen schliessen; sie stehen infolge des ventral gebogenen Abdomens mit dem Schwanzfächer beim Laufen, Ernähren und Ruhen in fast ständigem Kontakt mit dem Substrat (Fryer, 1977 : 70). Die Befunde sprechen insgesamt dafür, dass dieses taktile Telsonende ein Schlüsselmerkmal ist, i.e. « eine jener Strukturen, die den Zugang zu neuen adaptiven Zonen eröffnen und den evolutiven Durchbruch ermöglichen » (Mayr, 1967 : 467)

Die Evolutionsreihe afrikanischer Caridinen zu mehr laufender Lebensweise setzt sich in der gegenüber *C. kwanouthensis* wesentlich kurzgliedrigeren *C. gabonensis* Roux (1927) fort. Sie wurde auf dem Grund einer Quelle in Gabun (Roux), im Flachwasser des Sodensees in Kamerun (Coll. Green) und in Flachgewässern des Grenzgebietes Nigeria/Kamerun (Powell, per litt.) festgestellt. — Die Reihe kulminiert nach bisheriger Kenntnis in *C. lovoensis* aus Kalkhöhlen, Unterer Kongo; die kleine Art (14 mm) ist in ihrer extrem kurzgliedrigen Körperform der grossen *Atya africana* aus Mayumbe verblüffend ähnlich (Roth-Woltereck, 1955; in Vorb.).

Die grossen Arten von *Atya* erreichen in verschiedener Hinsicht einen Höhepunkt der Evolution der Atyiden. Mit ihrer Grösse, dem

robusten Körperbau, den mächtigen Schreitbeinen, besonders den P 3, mit den scharfen Krallen an deren Dactyli und weiteren Charakteren sind sie an das Laufen und Klettern in stark strömenden, steinigen Gewässern adaptiert, leben jedoch auch in ruhigem Wasser unter verschiedensten Bedingungen (Chace & Hobbs, 1969 : 60; Fryer, 1977 : 69; Hobbs & Hart, 1982 : 14).

Ausserdem sind sie (und *Micratya*) durch einen zusätzlichen Ernährungsmechanismus zum Filtrieren der in der Strömung treibenden Partikel ausgezeichnet, der ausser von Atyiden unter Malakostraken nicht bekannt ist (Fryer, 1977). Die bis zum Grunde gespaltenen Chelae tragen lange Pinsel aus kompliziert angeordneten, dicht gefiederten Borsten; diese werden fächerförmig gespreizt, nebeneinander als breites Maschenwerk gegen die Strömung gestellt und damit die treibenden Partikel aufgefangen. Fryer hat diesen und die anderen Ernährungsmechanismen von 5 Arten (4 Gattungen) von Dominika eingehend untersucht, welche « present an evolutionary series in this respect, beginning with *Jonga*, passing through *Potimirim*, and culminating in *Atya* and *Micratya* » (Fryer, 1977 : 84).

Diese evolutionäre Tendenz zeigt sich auch in anderen Gattungen und Habitaten der Atyiden. Frappant ist die parallele Entwicklung der Chelipeden von 4 kleinen Arten (6-15 mm) aus dem Tanganjikasee: *Limnocaridina parvula*, *L. retiarus*, *Atyella brevirostris*, *A. longirostris* (Calman, 1906). Ihre zunehmend langen Finger tragen lange, gefiederte Borsten, die beim Spreizen Netze bilden, bei *L. retiarus* « a kind of double casting-net » (Calman, 1906 : 193). Leider sind die Ernährungsmechanismen nicht untersucht. Die Morphologie der Netze und die an den Fundorten herrschenden Bedingungen sprechen jedoch deutlich für ihre Ernährung durch Auffangen suspendierter Partikel. Solche kommen mit den Zuflüssen in den See und werden in den flachen, mit Sand und Schlamm bedeckten Uferzonen von Wind und Wellen aufgewirbelt, wo sie Muscheln als Nahrung dienen (Beadle, 1974 : 226). Das ist vermutlich auch die hauptsächliche Nahrungsquelle dieser Atyiden, die u.a. an der Mündung des Loflusses und in flachen Uferzonen gefangen wurden (Calman, 1906; in Vorb.).

Die Tendenz zur Ausbildung langfingriger Chelae mit langen Borstenpinseln zeigt sich auch bei *C. nilotica* in verschiedenen Entwicklungsstadien. Aehnlich langfingrige Chelipeden wie jene der Seeform aus dem Victoriasee (Tab. I) wurden in den Seen Bunyoni, Uganda (Gordon, 1933 : 357), Luhondo, Rwanda (in Vorb.) und in 4 phi-

lippinischen Kraterseen (Woltereck, 1937a : 241) festgestellt. Ihre langen Borsten tragen mehr oder weniger kurze Fiedern und bilden demgemäss keine Netze beim Oeffnen der Scheren. Aufgrund der Morphologie und der ökologischen Bedingungen an den Fundorten scheinen diese Formen hauptsächlich Bodenschlamm aufzunehmen, z.T. auch Detritus von der Vegetation abzuwehren.

Im Gegensatz dazu sind die noch längeren Borsten an den Chelae der « lacustrine form » aus dem Albertsee (Vergleichsmaterial) mit beträchtlich längeren und stärkeren Fiedern besetzt und werden netzförmig gespreizt. Diese Chelae sind denen der *L. parvula* und *L. retiarus* ähnlich, aber in der Netzbildung weniger fortgeschritten, anscheinend im Anfangsstadium der Entwicklung (in Vorb.).

Diese geht bei den westindischen Atyiden weiter. *Jonga serrei* Bouvier (1909), mit der die von Fryer untersuchte evolutionäre Reihe zur filternden *Atya* beginnt, steht *Caridina* morphologisch ausgesprochen nahe (Bouvier, 1925; Chace & Hobbs, 1969; Fryer, 1977). Nach den Beobachtungen von Fryer hat sie eine ähnliche Lebensweise wie *C. nilotica* (Uferform) und *C. africana* (Fryer, 1960).

Die weltweiten Parallelbildungen der Atyiden, in denen ihre lokomotorischen und alimentären Entwicklungstendenzen realisiert sind, müssen aufgrund gemeinsamer Potenzen im Gengefüge unter entsprechenden Selektionsdrücken entstanden sein (Mayr, 1979: 53). In Anbetracht der völlig unterschiedlichen Beschaffenheit der Biotope und Nahrungsquellen, z.B. in Gebirgsflüssen, Höhlen und Seen, ist jedoch die erhebliche Übereinstimmung einiger dort lebender Atyiden in der Körperform (*Atya/C. lovoensis/Caridella*; *Jonga/Caridina*) und in der Spezialisierung der Netze bildenden Chelae (*Atya/Atyella* u.a.) erstaunlich. Es stellt sich die Frage nach den Mechanismen, welche trotz derart differenter Milieubedingungen eine so weitgehend übereinstimmende Realisierung der evolutionären Tendenzen bewirkt haben können.

Diese und weitere Fragen von carcinologischem, evolutionsbiologischem, ökologischem, auch radioökologischem Interesse, die sich im Laufe der Studien am Material von 18 afrikanischen Arten (4 Gattungen) ergaben, werden in den vorbereiteten Arbeiten diskutiert.

DANKSAGUNG

Ich danke zuerst dem Direktorium des Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, für die Entleihung des umfangreichen und interessanten Materiales der *Atyidae*, ausserdem den Direktorien vom Australian Museum, Sydney, und vom British Museum, London, für die Entleihung von Vergleichsmaterial. Besonders dankbar bin ich Dr. F. Puylaert, Musée Royal de l'Afrique Centrale, für die Uebermittlung des australischen Materiales von *C. indistincta*, welches die Differentialdiagnose der *C. moeri* ermöglicht hat. Ausserordentlich dankbar bin ich ferner den Herren Prof. P.L.G. Benoit, Musée Royal de l'Afrique Centrale, Dr. C.B. Powell, University of Port Harcourt, Prof. J. Green, University of London, und E. Okemwa, Kenya Marine & Fisheries Research Institute, Kisumu, für die Sendung von Material und instruktive Auskünfte u.a. über die ökologischen Bedingungen in den betreffenden Habitaten, sowie P. Pissierssens, Vrije Universiteit Brussel, für die Schenkung von Material.

Mit Erlaubnis des Museums in Tervuren überlasse ich einige Paratypen der *C. moeri* dem Australian Museum, Sydney, in Anerkennung der Entleihung des Vergleichsmateriales von *C. indistincta*.

LITERATUR

- BALSS, H., 1944. — Dr. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 5. Buch 7. Decapoda. Morphologischer Teil : 321 - 862.
- BARNARD, K.H., 1950. — Descriptive Catalogue of the South African Decapods. — *Ann. S. Afr. Mus.*, 38, pp. 1-937, figs. 1-154.
- BEADLE, L.C., 1974. — The inland waters of tropical Africa. London: Longman.
- BOUVIER, E.L., 1925. — Recherches sur la morphologie, les variations, la distribution géographique des Crevettes de la famille des Atyidés. — *Encycl. ent., sér. A*, 4, pp. 1-370, figs. 1-716.
- CALMAN, W.T., 1906. — Zool. Results of the Third Tanganyika Exp. Report on the Macrurous Crustacea. — *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1 : 187-206, 72 figs.

- CALMAN, W.T., 1926. — On Freshwater Prawns of the Family Atyidae from Queensland. — *Ann. Mag. Nat. Hist.*, Ser. 9, 17 : 241-246, 3 figs.
- CHACE, F.A.Jr. & HOBBS, H.H.Jr., 1969. — The freshwater and terrestrial decapod crustaceans of the West Indies with special reference to Dominica. — *Bull. U.S. natn. Mus.*, 292 : 258 pp., 76 figs.
- FRYER, G., 1960. — The feeding mechanisms of some atyid prawns of the genus *Caridina*. — *Trans. R. Soc. Edinb.*, 64 : 217-244, 34 figs.
- FRYER, G., 1977. — Studies on the functional morphology and ecology of atyid prawns of Dominica. — *Philos. Trans. R. Soc. Lond., Biol. Sci.*, 277, No. 952, pp. 57-129, 121 figs.
- GORDON, I., 1930. — African Freshwater Prawns of the Species *Caridina nilotica* (Roux), with special reference to the Nile Basin. — *Proc. Zool. Soc. Lond.*, Part 1 : pp. 33-50, figs. 1-13.
- GORDON, I., 1933. — Crustacea Macrura (Prawns). Scientific results of the Cambridge Expedition to the East African Lakes, 1930-1-14 — *Journ. Linn. Soc. Lond. Zool.*, 38, pp. 351-362, figs. 1-7.
- GRAHAM, M., 1929. — A report on the Fishing Survey of Lake Victoria 1927-1928. London, 255 pp., 57 figs.
- GRANT, V., 1963. — The origin of adaptations. New York and London.
- HOBBS, H.H.Jr. & HART, C.W.Jr., 1982. — The Shrimp Genus *Atya* (Decapoda : Atyidae). — *Smithsonian Inst., Zool.*, No. 364 : 143 pp., 57 figs.
- HOLTHUIS, L.B., 1965. — The Atyidae of Madagascar. — *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Nouv. ser., Ser. A, Zool., Tome 33/I : 1-48, figs. 1-17.
- JYOTI, M. & NAGABHUSHANAM, R., 1974. — Sex pheromone in the freshwater prawn *Caridina weberi*. — *Marathwada Univ. Journ. (Biol. Sci.)*, 13 (6) : 41-50, 3 figs.
- KIMPE, P. DE, 1964. — Contributions à l'étude hydrobiologique du Luapula-Moero. — *Ann. Mus. R. Afr. Centr.*, in-8°, Zool., no. 128.

- LIANG, X.-Q. & YEN, S.L., 1977. — New species and subspecies of *Caridina* (Dec. Caridea) from Fukon, China. — *Acta hydrobiol. sin.*, 6 (2): 219-229, ill.
- MAN, J.G. DE, 1908. — On *Caridina nilotica* (Roux) and its varieties. — *Rec. Ind. Mus.*, 2: 255-283, pl. XX.
- MAN, J.G. DE, 1925. — Contributions à l'étude des Décapodes Macrures marins et fluviatiles du bassin du Congo. — *Ann. Mus. Congo Belge*, sér. 3, sect. 3, vol. 1, pt 1, pp. 1-54, figs. 1-13d, tabs. A-H.
- MAYR, E., 1967. — Artbegriff und Evolution. Hamburg-Berlin.
- MAYR, E., 1979. — Evolution und die Vielfalt des Lebens. Berlin-New York.
- RIEK, E.F., 1953. — The Australian freshwater prawns of the family Atyidae. — *Records of the Australian Museum*, 23, 3: 111-121, 11 figs.
- ROTH-WOLTERECK, E., 1942. — Untersuchungen an Atyiden (Decapoda) von Belgisch Kongo, mit besonderer Berücksichtigung der Rassen- und Artbildungsfrage. — *Rev. Zool. Bot. afr.*, 36, pp. 229-312, figs. 1-18.
- ROTH-WOLTERECK, E., 1955. — Vorläufige Mitteilung über eine neue Höhlengarnele (Decapoda, Atyidae) aus Belgisch Kongo. — *Rev. Zool. Bot. afr.*, 51 (3-4): 197-207, 2 Abb.
- ROTH-WOLTERECK, E., 1958. — *Limnocaridina iridinae* n. sp., eine interessante Garnele aus dem Tanganjikasee (Decapoda, Atyidae). — *Zool. Anz.*, 161: 187-192, 5 Abb.
- ROUX, J., 1927. — Note sur une collection de Crustacés décapodes du Gabon. — *Bull. Soc. Vaud. Sci. nat.*, 56: 237-244, fig. 1.
- WOLTERECK, E., 1937a. — Systematisch-variationsanalytische Untersuchungen über die Rassen- und Artbildung bei Süßwassergarnelen aus der Gattung *Caridina* (Decapoda, Atyidae). — *Int. Rev. Hydrobiol.*, 34: 208-262, Abb. I-VI.
- WOLTERECK, E., 1937b. — Zur Systematik und geographischen Verbreitung der Caridinen. — *Int. Rev. Hydrobiol.*, 34: 294-330, 14 Abb.