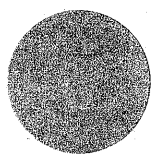


J. MARTIN

26972



Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Systematik der Crustacea Decapoda auf stammes- geschichtlicher Grundlage.

Von

Karl Beurlen (Königsberg) und **Martin F. Glaessner** (Wien).

Mit 22 Abbildungen und einem Stammbaum im Text.

Inhalt.

Einleitung.

I. Unterordnung Trichelida.

A. Systematik der Tricheliden.

1. Abteilung. Nectochelida.
2. Abteilung. Proherpochelida.
3. Abteilung. Herpochelida.

B. Die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Tricheliden.

II. Unterordnung Heterochelida.

A. Systematik der Heterocheliden.

1. Abteilung. Anomocarida.
2. Abteilung. Glypheocarida.
3. Abteilung. Gastralida.

B. Die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Heterocheliden.

1. Das Verhältnis der Eucyphidea zu den Thalassinidea.
2. Die Ableitung der Anomocarida von den Glypheocarida.
3. Palinura und Heterura.
4. Die systematische Stellung von *Pemphix Suewri*.

Einleitung.

Das Endziel jeder Systematik muß die Schaffung einer übersichtlichen Gliederung sein, die mit der Stammesgeschichte in Übereinstimmung steht. Stammesgeschichte aber ist — wie jede Geschichte — nur an Hand der historischen Dokumente erfassbar.

Eine Systematik, die allein vom rezenten Material ausgeht, ist daher auf die Dauer unbefriedigend. Das trifft in vollem Maße für das System der Decapoden zu. Sämtliche Einteilungsversuche sind ja bisher ohne Rücksicht auf das fossile Material geschaffen worden — freilich war auch bis vor kurzem eine allgemeinere Auswertung desselben nahezu unmöglich. Erst die letzten Jahre brachten in der Kenntnis der Paläontologie der Decapoden wesentlichere Fortschritte: ASSMANN, BALSS, VAN STRAELEN, WITHERS, WOODS und die Verfasser brachten eingehende Neubearbeitungen und Zusammenfassungen heraus, die nunmehr einen recht klaren Überblick über die Stammesentwicklung der Decapoden ermöglichen.

Von verschiedenen Gesichtspunkten aus haben die Verfasser versucht, auf dieser Basis eine grundsätzliche Revision des Systems der Decapoden vorzunehmen. Wenn sie dabei unabhängig voneinander zu einer recht erfreulichen Übereinstimmung in den meisten wesentlichen Punkten gelangten, so glaubten sie darin einen Beweis für die Richtigkeit ihrer Ergebnisse sehen zu können. Es schien nun wünschenswert, diese in übersichtlicher Form vorzulegen, um sie einer allgemeinen Anwendung zugänglich zu machen. In einer Besprechung der Verfasser konnten die Grundzüge hierfür festgelegt und die vorhandenen Differenzen — vorwiegend formaler Natur — im wesentlichen beglichen werden. Der Stoff ist für die vorliegende Veröffentlichung derart verteilt, daß BEURLEN die Unterordnung Trichelida und die Abteilung Anomocarida, GLAESSNER die Abteilungen Glypheocarida und Gastralida bearbeitete.

Bisher wurden die Decapoden gewöhnlich in Macrura, Anomura und Brachyura oder in Natantia und Reptantia eingeteilt. Wenn wir für diese Tiergruppe, wie es für andere schon geschehen ist, eine nicht auf Formähnlichkeit, sondern auf Stammesverwandtschaft gegründete Systematik schaffen wollen, dann müssen wir diese Gliederung aufgeben. Es wird hier gezeigt werden, daß in den Anomuren Gruppen verschiedenen Ursprungs künstlich zusammengezogen sind, daß die Brachyuren nur einen Seitenzweig eines Macrurenstammes darstellen und daher nicht allen anderen langschwänzigen Krebsen gegenüberzustellen sind, ferner daß Natantia-Formen, d. h. solche, die an das Pleopodenschwimmen angepaßt sind, zweimal aus verschiedenen Wurzeln entstanden sind und schließlich, daß es drei völlig getrennte Reptantia-Stämme gibt¹⁾.

1) In dem kürzlich erschienenen Buche von O. ABEL, „Paläobiologie und Stammesgeschichte“ heißt es auf p. 284, daß „wir gezwungen waren, den Kreis der

Die innerhalb dieser Unterordnungen von BORRADAILE 1907 unterschiedenen Abteilungen und Tribus haben sich größtenteils als stammesgeschichtlich wohl fundiert erwiesen. Sie mußten nur zum Teil in andere systematische Rangordnungen gebracht werden, da sie nicht gleichwertig waren. Vor allem war es nötig, sie entsprechend ihrer Entstehung zu neuen Einheiten zusammenzufassen.

Diese neuen Einheiten sind die Trichelida und die Heterochelida. Die erste dieser Unterordnungen umfaßt einerseits die Penaeiden und Stenopiden, andererseits die früheren „Astacura“, die aber in zwei getrennte Stämme zerfallen. Zur zweiten Unterordnung gehören die Glypheiden und ihre Abkömmlinge sowie die Pemphiciden und die aus ihnen hervorgehenden Stämme. Von Glypheiden stammen die Thalassiniden ab, von primitiven Vertretern dieser Gruppe einerseits die Paguriden, andererseits die Eucyphiden. Aus den Pemphiciden gehen die Eryoniden, Scyllariden, Galatheiden und Brachyuren hervor.

I. Unterordnung Trichelida nov.

Makrure Decapoden mit stets gut entwickeltem Abdomen. Karapax lateral zusammengedrückt oder zylindrisch, nie nennenswert dorsal abgeplattet, mit kräftigem Rostrum. Entweder alle oder nur die vier hinteren Pereiopoden siebengliedrig. Die drei vorderen Pereiopoden stets mit Schere, wobei der Dactylus normalerweise innen steht. Pleopoden gut entwickelt, aber stets ohne Stylamblys. Stiel der Antennen stets mit Skaphocerit. Mandibel ungeteilt. Erster Maxillarfuß ohne Eucyphidenanhang. Dritter Maxillarfuß beinförmig, meist siebengliedrig, bei den Nephropsiden sechsgliedrig. Pleure des zweiten Abdominalsegments nie verbreitert. Kiemen Trichobranchien oder Dendrobranchien, nie Phyllobranchien.

A. Systematik der Trichelida.

1. Abteilung Nectochelida nov.

Natante Formen mit lateral zusammengedrückttem Karapax und dünnem Panzer. Rostrum stets kräftig. Abdomen lang. Erstes Abdominalsegment ebenso lang oder länger als das zweite. Pleure „Thalassothériens“ oder der „Meeressäugetierte“ aufzulösen, die Gruppe der „Parasita“ aufzugeben und die „Ratitae“ unter den Vögeln als eine durchaus unnatürliche systematische Kategorie fallen zu lassen, denen wahrscheinlich noch so manche andere folgen dürften.“ Hier wird der Vorschlag gemacht, ihnen aus den gleichen Gründen die Unterordnungen der „Natantia“ und „Reptantia“ folgen zu lassen.

des zweiten Abdominalsegments nie nennenswert verbreitert. Antennulen mit langem Stiel. Antennen mit kurzem Stiel und großer ovaler Deckschuppe. Dritter Maxillarfuß siebengliedrig, beinförmig.

1. Tribus Penaeidea BATE. Die Scheren der 3 vorderen Pereiopodenpaare unter sich gleichartig ausgebildet. Endopodit des ersten Pleopoden zum Petasma umgebildet. Uropoden mit Diäresis. Kiemen Dendrobranchien. Brutpflege fehlt. Freie Larvenentwicklung sehr vollständig (Fig. 1).

Hierher 2 Familien (Penaeidae BATE und Sergestidae DANA), von denen die erstere die primitivere ist, während die zweite starke Umbildungen im Dienste pelagischer Anpassung erlitten hat. Die Sergestiden sind fossil unbekannt, während die Penaeiden schon

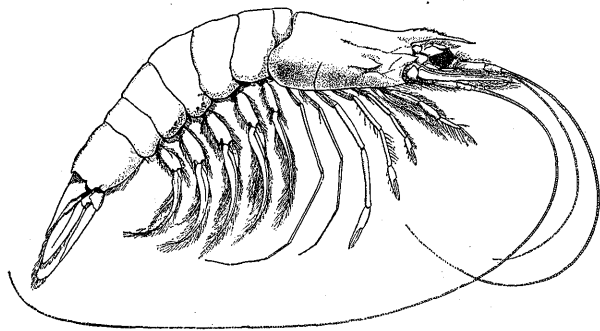


Fig. 1. *Parapenaeopsis gracillima* NOBILI. (Nach BALSS). Rezent.

von der unteren Trias an fossil auftreten (z. B. *Antrimpos* MÜNST., *Aeger* MÜNST., *Bombur* MÜNST. u. a.).

2. Tribus Stenopidea BATE. Das dritte Scherenpaar am kräftigsten entwickelt. Uropoden ohne Diäresis. Petasma nicht vorhanden. Kiemen Trichobranchien, Kiemenformel sehr primitiv. Mit Brutpflege.

Hierher nur eine Familie (Stenopidae), die fossil nicht bekannt geworden ist.

Repräsentant einer dritten ausgestorbenen Tribus, die sich ziemlich eng an die Stenopiden anschließt, dürfte die Gattung *Uncina* QUENST. aus dem Lias sein ¹⁾.

1) Vgl. BEURLEN, Nachträge zu der Decapodenfauna des Schwäbischen Jura. (Erscheint im N. Jahrb. Min. usf., Abt. B., 1930).

2. Abteilung Proherpochelida nov.

Karapax cylindrisch, seltener schwach dorsoventral abgeplattet, mit einfach dreieckigem oder gezähntem Rostrum. Nackenfurche kräftig, dahinter zwei weitere, dieser \pm parallele Rückenfurchen. Zwischen Nackenfurche, Rückenfurchen und Seitenrand ein wohl umgrenztes kahnförmiges Feld. In der Medianlinie des Karapax meist eine Naht; vor der Nackenfurche vielfach ein isoliertes Schaltstückchen. Abdomen von mittlerer Länge. Erstes Abdominalsegment kürzer als das zweite. Geißeln der Antennulen kurz, Stiel der Antenne frei, fünfgliedrig, mit schmaler, spitzer Deckschuppe. Geißeln lang. Dritter Maxillarfuß beinförmig, groß.

Einzige Tribus Paranephropsidea BEURLEN, deren Diagnose mit der der Abteilung zusammenfällt. Da es sich nur um ausgestorbene Formen handelt, ist die Ausbildung der Kiemen unbekannt. Von der unteren Trias bis ins Senon verbreitet.

Hierher die Familien: Erymaidae VAN STRAELEN mit den Unterfamilien Clytiopsinae BEURLEN (z. B. *Clytiopsis* BILL (Fig. 2), *Pseudopemphix* WÜST.) und Erymainae BEURLEN (z. B. *Eryma* v. MEY., *Clytia* v. MEY., *Erymastacus* BEURL., *Enoploclytia* MCCOY u. a.) und Stenochiridae BEURLEN (*Stenochirus* OPP.). Die Gattungen *Lissocardia* v. MEY. und *Piratella* ASSM. dürften in die gleiche Tribus gehören.

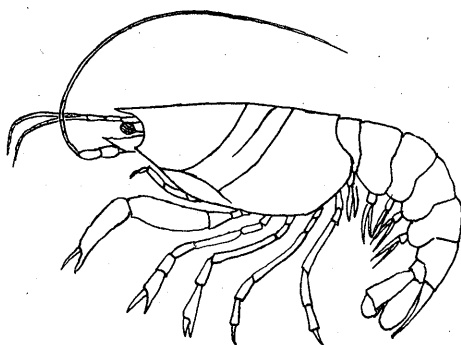


Fig. 2. *Clytiopsis argentoratensis* BILL. (nach BILL). Untere Trias.

3. Abteilung Herpochelida nov.

Karapax gerundet cylindrisch, Abdomen von mittlerer Länge, 1. Abdominalsegment klein, Rostrum gut entwickelt, dreieckig, spitzig, glatt oder meist gezähnt. Cephalothorax nicht mit dem Epistom verbunden. Antennen mit langen Geißeln, mit freiem fünfgliedrigem Stiel und Skaphocerit. Dritter Maxillarfuß beinförmig, sechsgliedrig. Erstes Pereiopodenpaar sechsgliedrig. Diäresis stets vorhanden. Kiemen sind Trichobranchien.

Auch hierher gehört nur eine Tribus: *Nephropsidea* ALCOCK, die in drei Familien zerfällt, die *Nephropsidae* STEBBING, *Potamobiidae* HUXLEY und *Parastacidae* HUXLEY. Die marinen *Nephropsidae* sind mit *Pseudastacus* OPP. vom Jura an bekannt und in der Kreide (Sammelgattung *Hoploparia* MC. COY) sehr verbreitet. Daneben treten in der Kreide *Ischnodactylus* PELS., *Nymphaeops* SCHLÜT. und andere Gattungen auf. Die rezenten Gattungen *Nephrops* LEACH und *Homarus* M. EDW. reichen mindestens bis ins Alttertiär zurück. — Von den beiden andern ins Süßwasser übergegangenen Familien lassen sich die Potamobiiden als Süßwasserbewohner bis ins Neokom zurückverfolgen.

B. Die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Tricheliden.

Daß innerhalb der Tricheliden die primitivsten Vertreter unter den natanten Formen, d. h. also unter den Nectocheliden, zu suchen sind, geht aus der Stellung des Dactylopoditen auf der Innenseite hervor (cf. LÖRENTHEY-BEURLEN 1929¹⁾), sowie aus dem Vorhandensein von 3 Scherenpaaren an den Pereiopoden, da nur bei natanter Lebensweise die Pereiopoden in weitergehendem Maße als Greiforgane fungieren können.

Als Nectochelida sind die beiden Tribus *Penaeidea* und *Stenopidea* zusammengefaßt. Die enge Verwandtschaft beider geht aus der weitgehenden Übereinstimmung hervor; unmittelbar lassen sich die Beziehungen nicht verfolgen, da die Stenopiden fossil unbekannt sind. Die Unterschiede sind:

1. Das Petasma bei den Penaeiden,
2. die primitiveren Kiemen der Stenopiden,
3. das Fehlen der Diäresis bei den Stenopiden,
4. die mangelnde Brutpflege der Penaeiden,
5. die vollständigere Ontogenie der Penaeiden;
6. die Differenzierung des dritten Pereiopoden bei den Stenopiden.

Hinsichtlich Punkt 4, 5 und 6 sind sonach die Penaeiden, hinsichtlich Punkt 1 und 2 die Stenopiden primitiver. Betr. Punkt 3 zeigen die Stenopiden wohl den abgewandelten Zustand, da in der Ontogenie Telson und Uropoden verspätet angelegt werden, in dem Fehlen der Diärese also zweifellos eine Entwicklungshemmung vorliegt. Es sind demnach vor allem die Penaeiden, die primitive Züge zeigen (vor allem Punkt 4 und 5, in denen die Penaeiden sich von

1) *Geologia Hungarica*, Ser. Palaeont., Vol. 2, Budapest (1929) 1930, p. 363 f.

sämtlichen lebenden Decapoden unterscheiden). Diese Primitivität wird durch das hohe Alter bestätigt. Daß auch die Kiemen und die Kiemenformel ursprünglich auf der primitiveren Entwicklungsstufe der gleichmäßig an den Pereiopoden verteilten Trichobranchien stand, wie heute noch bei den Stenopiden, ist anzunehmen.

Unter Festhaltung der natanten Lebensweise entwickelten sich aus dieser primitiven Entwicklungsstufe einerseits die eigentlichen Penaeiden durch Weiterbildung der Kiemen und Herausbildung des Petasmas, während im übrigen die ursprüngliche Primitivität vollkommen gewahrt bleibt und andererseits die Stenopiden unter Erhaltung der primitiven Kiemen, wogegen Ontogenie, Uropoden und Pereiopoden sich weiterbilden und differenzieren. Die Sergestiden sind als einseitig an pelagische Lebensverhältnisse angepaßte Penaeiden aufzufassen — daß keine primitiven Formen vorliegen, geht schon aus der stark kainogenetisch umgewandelten Ontogenie hervor.

Den Nectocheliden gegenüber stehen zwei Abteilungen mit reptanter Lebensweise, die Proherpocheliden und die Herpocheliden. Das Vorhandensein von drei Scherenfußpaaren ist bei der Lebensweise, bei der die beiden hinteren Scherenpaare als Gehbeine fungieren, nur als rudimentäres Merkmal erklärbar, das schon die Vorfahren erworben haben müssen. Daß diese aus eben dem Grund Natantier waren, ist schon kurz erwähnt und a. a. O. ausführlich besprochen; auch BILL hat hierauf schon hingewiesen¹⁾. Daß innerhalb der natanten Decapoden aber nur die Nectocheliden in Frage kommen, ergibt sich aus der Dreizahl der Scherenpaare, während die Eucyphiden am dritten Pereiopodenpaar nie eine Schere besitzen, aus dem Fehlen einer Stylamblys in Übereinstimmung mit den Penaeiden und im Gegensatz zu den Eucyphiden, schließlich aus dem Vorhandensein der Trichobranchien, während die Eucyphiden Phyllobranchien besitzen. Die Gastraliden, denen eigentlich natante Anpassungsformen gänzlich fehlen, kommen von vornherein nicht in Betracht.

Die Herkunft dieser reptanten Abteilungen von Penaeiden wird aber am schönsten illustriert durch die jeweils primitivsten Vertreter. In beiden Fällen (*Clytiopsis* bzw. *Pseudastacus*) sind die ältesten Formen sehr dünnchalig und die drei Scherenfüße sind gleichartig, indem das erste Paar keine besonderen Differenzierungen

1) BEURLEN, K., Die Decapoden des Schwäbischen Jura, Paläontogr., Vol. 70, 1928 und BILL, Ph. C., Über Crustaceen aus dem Voltziensandstein des Elsaß, in: Mitt. Geol. Landesanst. v. Elsaß-Lothringen, Vol. 8, 1914.

zeigt und die beiden hinteren Paare noch nicht wesentlich kleiner sind als das vordere. Außerdem zeigen die Abdominalpleuren noch nicht die schmal dreieckige Form der jüngeren Vertreter, sondern die breite, gerundet rechteckige der Penaeiden. *Clytiopsis* und *Pseudastacus* sind sonach ausgesprochene Übergangsformen vom Penaeidentyp zum Reptantiertyp.

Proherpocheliden und Herpocheliden zeigen nun unter sich sehr weitgehende Ähnlichkeiten, die die Veranlassung waren, daß bisher i. a. die Proherpocheliden mit den Nephropsiden vereinigt wurden. Die Ähnlichkeiten sind jedoch einzig bedingt durch die gleiche Organisationsgrundlage — beide Gruppen sind Abkömmlinge der Penaeiden — und die gleichartige Anpassung an die reptante Lebensweise. Daß beide Gruppen jedoch unabhängig voneinander — iterativ — sich von Penaeiden abgespalten haben, ist schon früher kurz gezeigt worden und ergibt sich eindeutig aus dem Entwicklungs-gang beider, der deutliche Parallelität zeigt:

I. Entwicklungsstufe:

Clytiopsis (Buntsandstein) *Pseudastacus* (Malm)

Panzer dünn, Scheren sehr gleichartig, wenig differenziert, Abdominalpleuren gerundet viereckig, breit (Fig. 3).

II. Entwicklungsstufe:

Eryma, *Clytia* (Jura) *Hoploparia* (Kreide)

Panzer mäßig kräftig, vorderes Scherenpaar beginnt sich zu differenzieren, Abdominalpleuren beginnen sich zu verschmälern (Fig. 4).

III. Entwicklungsstufe:

Enoploclytia (Kreide) *Homarus* (Gegenwart)

Panzer kräftig, vorderes Scherenpaar auf Kosten der hinteren stark differenziert, Abdominalpleuren schmal dreieckig.

Abgesehen davon ist, wie a. a. O. gezeigt werden konnte¹⁾, die Organisation in beiden Gruppen verschieden, wie das durch das Vorhandensein der Rückenfurchen und der stets deutlichen Naht in der Rückenlinie bei den Proherpocheliden und das Fehlen derselben bei den Herpocheliden gezeigt wird. Der dem Schalenschließmuskel der Phyllocariden homologe Musc. dorsoventralis posterior ist bei den Herpocheliden ein funktionsloses Rudiment, während er bei den Proherpocheliden als funktionierender Muskel vorhanden im Dienste

1) BEURLEN, K., Zur Organisation mesozoischer Decapoden. Centrabl. Min. usf. Abt. B. Jahrg. 1929.

der Atmung stand. Ohne hier im einzelnen darauf eingehen zu können, sei nur betont, daß diese Befunde die iterative, unabhängige Entstehung der Proherpocheliden und Herpocheliden durchaus bestätigen.

Aus diesen Erörterungen geht eindeutig die Notwendigkeit einer Zusammenfassung der Tricheliden in der oben durchgeführten

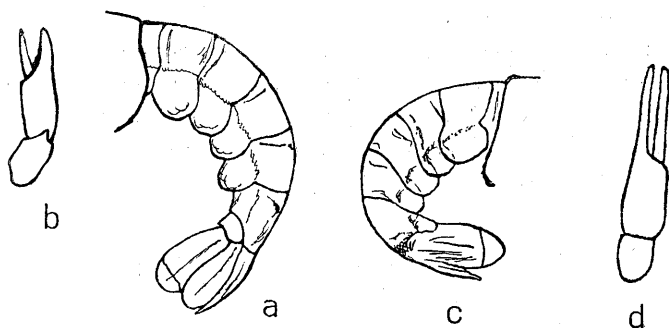


Fig. 3. Abdomen und Schere. a u. b von *Clytiopsis*. c u. d. von *Pseudastacus*.

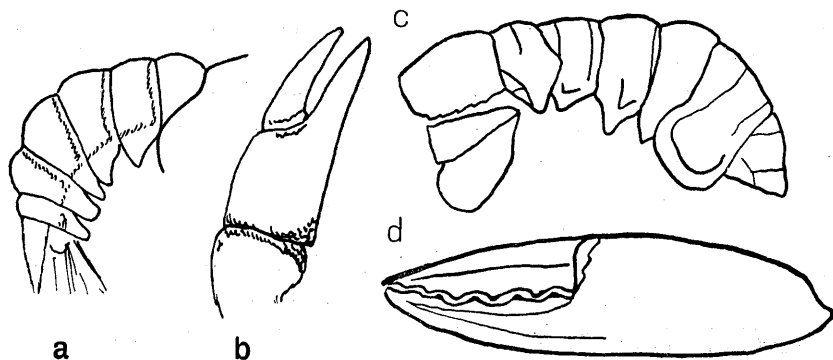


Fig. 4. Abdomen und Schere. a u. b von *Eryma*. c u. d von *Hoploparia*.

Weise hervor. Betont sei, daß von hier zu den übrigen Decapoden kein Weg führt: die Dreizahl der Scherenpaare wird — auch bei deren Funktionslosigkeit — starr festgehalten; ebenso bleibt der Trichobranchientypus erhalten; Umwandlung desselben führt nicht zu dem sonst herrschenden Phyllobranchien-, sondern zu dem nur hier auftretenden Deudrobranchientypus.

II. Unterordnung Heterochelida nov.

Die hierher gehörenden Gruppen sind durch ihre Anpassungsmerkmale so verschieden, daß keine umfassende Definition der Gruppe gegeben werden kann, wenn man nicht für jedes Merkmal auch Ausnahmen anführen will. Deshalb beschränken wir uns darauf, die Eigenschaften festzuhalten, welche die Heterocheliden von den Tricheliden unterscheiden:

Das dritte Pereiopodenpaar trägt niemals Scheren. Die Kiemen sind Trichobranchien oder Phyllobranchien. Auf der Oberfläche des Karapax tritt oft eine Gastralregion auf, häufig finden sich auch Längskiele. Die primitiven (makruren) Formen besitzen eine Stylamblys. Das erste Abdominalsegment ist stets kürzer als das zweite.

A. Systematik der Heterochelida.

1. Abteilung. Anomocarida nov.

Karapax cylindrisch, langgestreckt, ohne Seitenkante, oft lateral zusammengedrückt, meist nur weichhäutig. Abdomen gut entwickelt, nur selten reduziert und eingeschlagen. Erstes Abdominalsegment stets wesentlicher kürzer und kleiner als das zweite. Das dritte Pereiopodenpaar besitzt nie eine Schere. Das erste oder die beiden ersten Paare mit Scheren oder nur subchelat. Stiel der äußeren Antennen frei, meist mit Skaphocerit. Stylamblys vorhanden, seltener reduziert. Rostrum meist gut entwickelt.

1. Tribus Thalassinidea DANA. Karapax cylindrisch, weichhäutig, mit charakteristischer Oberflächengliederung, häufig mit *linea thalassinica*. Abdomen langgestreckt, mit \pm reduzierten Pleuren. Rostrum klein oder fehlend. Antennenstiel fünfgliedrig, mit oder ohne Skaphocerit. Dritter Maxillarfuß beinförmig sechsgliedrig. Alle Pereiopoden sechsgliedrig. Die beiden vorderen Paare mit Schere oder subchelat. Fünftes Thorakalsegment frei beweglich. Stylamblys meist vorhanden, seltener reduziert. Uropoden stets vorhanden, mit oder ohne Diäresis. Kiemen stets Trichobranchien.

Die Subtribus *Axioida* nov. (einzige Familie *Axiidae* BATE) ohne *linea thalassinica*, mit meist gut entwickeltem Rostrum und stets mit Stylamblys, mit großen unsymmetrischen Scheren am ersten und kleinen symmetrischen Scheren am zweiten Pereiopodenpaar und mit wohl entwickelten Abdominalpleuren (Fig. 5) enthält die primitiveren Formen und ist schon im Jura mit verschiedenen

Gattungen vertreten (*Magila* MÜNST., *Protaxius* BEURL.¹⁾, *Etallonia* OPP.), die sich dadurch, daß das erste Abdominalsegment nur eine geringe Reduktion zeigt, als besonders primitiv dokumentieren.

Die Subtribus *Thalassinoida* nov. mit *linea thalassinica*, meist mehr oder weniger reduzierten Abdominalpleuren, mit oder ohne *Stylamblys* reicht mit den *Callianassiden* sicher bis zur Kreide, vielleicht sogar bis zum Oberjura zurück. Eine Unterscheidung der verschiedenen, hierher gehörigen Familien ist an dem fossilen Material — meist sind nur isolierte Scherenreste fossil überliefert — bis jetzt nicht möglich.

2. Tribus *Paguridea* HENDERSON. Karapax zylindrisch oder dorsoventral abgeplattet, mitunter krabbenartig verbreitert und dann

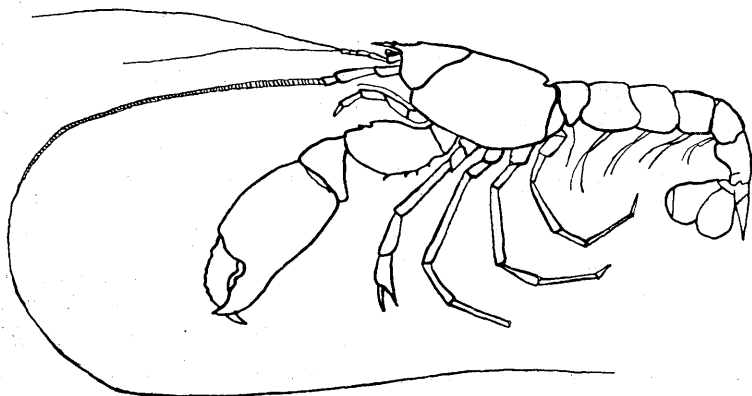


Fig. 5. *Axiopsis habereri* BALSS. (Nach BALSS.) Rezent.

mit Seitenkanten; in diesem Fall fest gepanzert, sonst weichhäutig; in charakteristischer Weise gegliedert und durch Nähte in verschiedene gegeneinander bewegliche Platten geteilt. Abdomen meist unsymmetrisch, weich, langgestreckt, mitunter reduziert und unter das Sternum geschlagen. Antennen mit fünfgliedrigem Stiel und dornförmigem Skaphocerit. Dritter Maxillarfuß beinförmig und siebengliedrig. Pereiopoden sechsgliedrig; das erste Paar mit kräftigen, fest gepanzerten, unsymmetrischen Scheren; das 5. oder auch das 4. und 5. Paar klein und reduziert. Uropoden meist reduziert. Ohne *Stylamblys*. Kiemen selten Trichobranchien, häufiger Phyllobranchien (Fig. 6).

Die Paguriden sind fossil vom Lias an bekannt, aber infolge der Weichhäutigkeit des Karapax und des Abdomens liegen nur

1) BEURLEN, Nachträge zur Decapodenfauna des Schwäb. Jura (vgl. Anm. S. 52).

Scheren vor, die eine Einordnung in die verschiedenen Familien der Paguriden nicht gestatten (z. B. *Goniochirus* ETALLON, *Orhomalus* ET., *Palaeopagurus* VAN STRAELEN u. a.). — Die Brachyuren-ähnlichen Lithodiden, deren Karapax fest gepanzert ist, sind fossil nicht bekannt und vermutlich erst junger Entstehung.

3. Tribus Eucyphidea BATE. Karapax cylindrisch oder lateral zusammengedrückt, mit stets gut entwickeltem Rostrum.

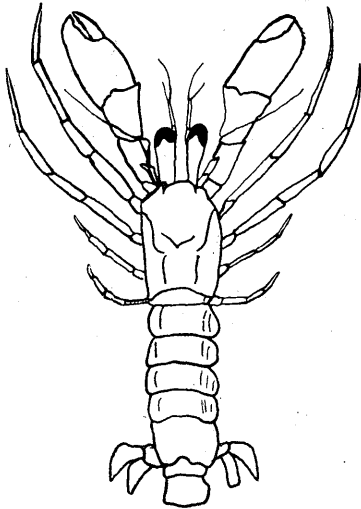


Fig. 6. *Pomatocheles miersi* ALCOCK.
(Nach BALSS.) Primitiver Paguride.
Rezent.

Kein fester Panzer vorhanden. Abdomen lang und gut entwickelt. Erstes Abdominalsegment reduziert; Pleure des zweiten Abdominalsegments breit, den Hinterrand der Pleure des ersten und den Vorder- rand der Pleure des dritten Segments überdeckend. Erstes und zweites Pereiopodenpaar mit verschieden gestalteten Scheren oder nur subchelat. Drittes stets ohne Schere. Exopodit des ersten Maxillarfusses mit Eucyphidenanhang. Dritter Maxillarfuss infolge von Verwachsungen nur vier- bis sechsgliedrig, nie siebengliedrig. Pleopoden gut entwickelt, stets mit Stylamblys. Sexualanhänge beim Männchen fehlend. Die Kiemen

sind stets Phyllobranchien. Brutpflege vorhanden. Freie Larvenentwicklung vielfach abgekürzt (Fig. 7).

Die Tribus der Eucyphiden ist ungemein vielgestaltig und in eine Reihe von Subtribus aufzuteilen. Die Unterscheidung dieser Subtribus basiert i. a. auf der Ausbildung der Mundgliedmaßen und der Kiemen, also auf Merkmalen, die fossil nicht kontrollierbar sind. Daneben ist jedoch auch die Ausbildung der Pereiopoden von Bedeutung.

Eine erste Gruppe von Subtribus (*Pasiphaeoida* BORR., *Stylodactyloida* BORR. und *Hoplophoroida* BORR.) ist gemeinsam charakterisiert durch das Vorhandensein von Exopoditen an den Pereiopoden im adulten Zustand, durch das Vorhandensein gut entwickelter Scheren an den beiden vorderen Pereiopodenpaaren und einen stets ungegliederten Carpus an den Pereiopoden. Eine zweite Gruppe (*Pandaloida* BORR., *Psalido-*

poida BORR., Palaemonoida BORR. und Crangonoida BORR.) hat im erwachsenen Zustand nie Exopoditen an den Pereiopoden, die Scheren sind sehr vielgestaltig, häufig sind die vorderen Pereiopoden auch nur subchelat; der Carpus der Pereiopoden ist oft antennenähnlich gegliedert.

Die Eucyphiden sind fossil bekannt vom Oberjura an (z. B. *Blaculla* MÜNST., *Hefriga* MÜNST., *Udora* MÜNST. usf.). Eine Einreihung dieser Gattungen in eine bestimmte Subtribus ist nicht eindeutig möglich; sicher jedoch gehören sie in die zweite der oben charakterisierten Gruppen und sind wahrscheinlich zu den Palaemonoida zu stellen. Für eine weitere Oberjura-Gattung (*Udorella* OPP.) hat VAN STRAELEN eine neue Familie Udorellidae geschaffen, die aber wahrscheinlich eine selbständige, mit dem Oberjura er-

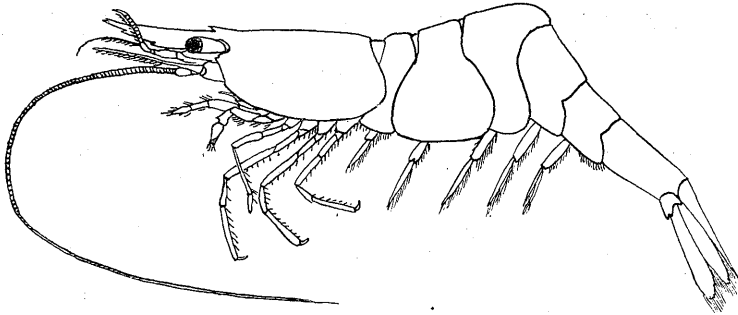


Fig. 7. *Hippolyte varians* LEACH. (Nach KEMP, aus BALSS, Handb. Zool.) Rezent.

loschene Subtribus Udorelloida nov. darstellt. (Sämtliche Pereiopoden mit Exopoditen, sehr gleichartig, kurz und alle subchelate.)

Ob *Praeatya* WOODW. aus dem Lias tatsächlich zu den Atyiden (Hoplophoroida) gehört, ist mehr als zweifelhaft; vielleicht handelt es sich um einen Glypheiden.

2. Abteilung. Glypheocarida nov.

Einzigste Tribus Glypheidea VAN STRAELEN. Karapax cylindrisch oder schwach seitlich zusammengedrückt. Rostrum dreieckig. Nackenfurche stets kräftig, dahinter meist zwei Rückenfurchen. Vor der Cervicalfurche ist der Karapax mit gekörnten Längskielen besetzt. Geißeln der Antennulen kurz oder mäßig lang. Antennengeißeln lang, ebenso der Antennenstiel, der aus fünf freien cylindrischen Gliedern besteht. Deckschuppe schmal und spitz oder fehlend. Dritter Kieferfuß kräftig, beinförmig. Pereiopoden durch-

weg mit Klauen, erstes Paar wesentlich kräftiger als die anderen. Diäresis vorhanden oder fehlend.

In zwei Familien zu teilen: Glypheidae WINCKLER (Untere Trias bis Alttertiär) und Mecochiridae VAN STRAELEN (Lias bis Unterkreide). Die letzteren haben eine dünne Schale, die Cervicalfurche liegt weit vorn, die übrigen Furchen sind reduziert. Die Antennenschuppe fehlt; die ersten Pereiopoden sind verlängert. Hierher gehören: *Mecochirus* GERMAR, *Meyeria* MCCOY, *Selenisca* v. MEYER. Als Vertreter der Glypheidae seien erwähnt: *Litogaster* v. MEYER, *Aspidogaster* ASSMANN, *Glyphea* v. MEYER (Fig. 8, 9), *Glypheopsis* BEURLEN, *Trachysoma* BELL.

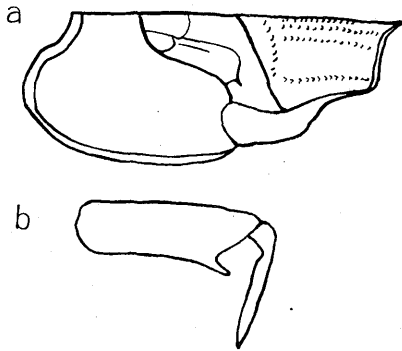


Fig. 8. *Paraglyphea Prestwichi* Woods sp. (Nach Woods.) Oberlias.

a Carapax. b Endglieder des ersten Pereiopoden.

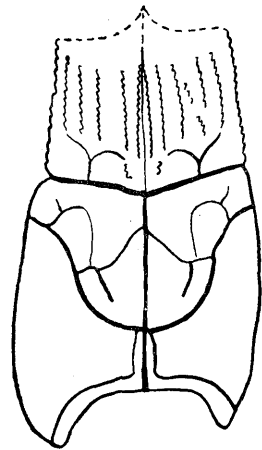


Fig. 9. *Glyphea Münsteri* v. MEYER. Oberer Dogger. Flachgedrückter Cephalothorax.

3. Abteilung. Gastralida nov.

Körper bei den kriechenden langschwänzigen Formen walzen- oder scheibenförmig, bei den Brachyuren sehr vielgestaltig. Rostrum meist fehlend, selten dreieckig oder spießartig, niemals seitlich komprimiert. Die Gliederung der Karapaxoberfläche wird bestimmt durch die deutliche Cervical- und die reduzierte Cardiobranchialfurche. Vor der ersteren liegt die Gastralregion, deren dreieckiges, flaschen- oder zungenförmiges Mittelstück bei den meisten Vertretern aller Gruppen zu sehen ist. Es bildet das deutlichste Kennzeichen dieser Abteilung. Das erste Paar der Pereiopoden ist meist anders ausgebildet als die übrigen und trägt Scheren oder

vergrößerte Klauen. Die Abdominalsegmente sind bei den langschwänzigen Formen quer gefurcht. Die Uropoden sind niemals länger als das Telson.

1. Unterabteilung. *Palinura* BORRADAILE.

Körper stets breiter als hoch. Karapax an den Seiten mit dem Epistom verbunden. Rostrum breit und flach oder fehlend. Antennen meist kräftig entwickelt. Die Diäresis ist nur bei den primitivsten Formen vorhanden. Die ersten Pereiopoden tragen nur bei den Eryoniden Scheren, bei diesen liegt der Dactylus außen.

1. Tribus *Pemphicidea* nov. Körper walzenförmig. Rostrum als vorspringende Platte ausgebildet. Zwischen Cervical- und Cardiobranchiallinie ist eine der letzteren parallele Furche deutlich ausgebildet, ebenso scharf sind die einzelnen Teile der Gastralregion getrennt. Starke Hepaticalcrista vorhanden. Äußere Antennen lang, mit fünfgliedrigem Stiel und großer blattförmiger Schuppe. Telson oval. Diäresis deutlich. 3. Maxillipeden beinförmig. 1. Pereiopoden am größten, mit starker Klaue, 2. und 3. Paar subchelat, 4. und 5. mit Klauen.

Fam. *Pemphicidae* VAN STRAELEN. Einzige Gattung *Pemphix* v. MEYER mit zwei Arten (Fig. 10). (Mittlere Trias).

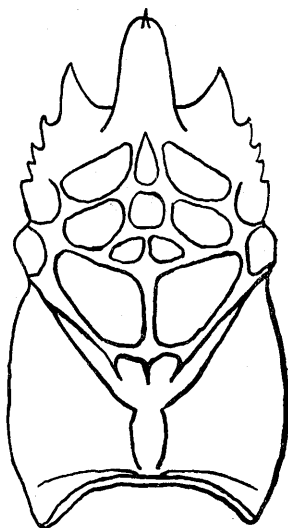


Fig. 10.

Pemphix Sueuri v. MEYER.
Mittlere Trias. Cephalothorax.

2. Tribus *Eryonidea* DE HAAN. Karapax breit und flach, mit scharfen Seitenrändern. Rostrum fehlt, Stirnrand breit abgestutzt. Antennulae mit normalem dreigliedrigem Stiel. Antennen mit freiem fünfgliedrigem Stiel und kleiner Schuppe. Orbiten vorhanden. Dritter Maxillarfuß fünfgliedrig, ohne Exopodit. Pereiopoden sämtlich sieben-gliedrig. Die vier vorderen oder (selten) alle fünf Paare mit schlanken Scheren. Die erste ist immer weitaus am stärksten. Dactylus stets außen.

Drei Familien: *Coleiidae* VAN STRAELEN, *Eryonidae* DANA, *Polychelidae* nov. — Die *Coleiiden* haben einen gerundet recht-

eckigen Karapax und eine Diäresis (*Tetrachela* REUSS [Fig. 11], *Coleia* BRODERIP, *Hellerocaris* VAN STRAELEN). Die Eryonidae (sensu restricto) besitzen einen breiten, annähernd quadratischen oder kreisförmigen Karapax, die Diäresis fehlt (*Proeryon* BEURLEN, *Eryon* DESMAREST, *Cyclocaris* nov. gen.¹⁾). Die Polychelidae sind in folgender Weise zu kennzeichnen:

Karapax rechteckig, lang und schmal. Rostralrand konkav, seitlich davon tiefe, nach vorn gerichtete Augenausschnitte. Augen

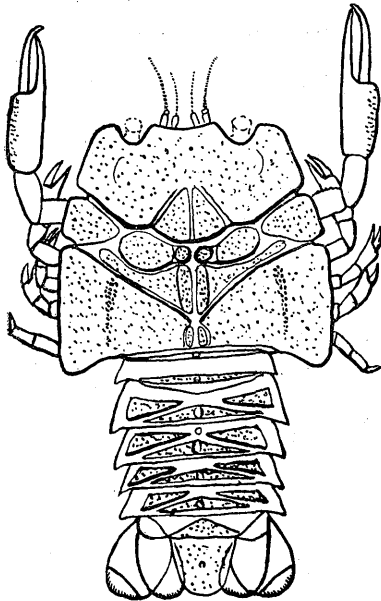


Fig. 11.

Tetrachela raiblana REUSS. Trias.
Rekonstruktion nach GLAESSNER.

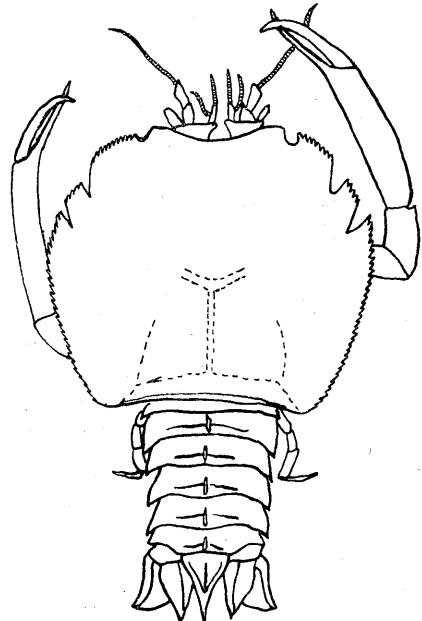


Fig. 12.

Cyclocaris propinqua SCHLOTHEIM sp.
(Nach ÖPPEL.) Oberer Malm.

bei den rezenten Formen rudimentär oder fehlend. Antennengeißeln lang. 3. Maxillipeden schmal, beinförmig. Vier oder fünf Scherenpaare. Erstes Paar stark verlängert, die Innenränder der Finger sind gezähnt. Telson schmal, zugespitzt oder rechtwinklig abge-

1) Für die Gruppe der „*Coleia*“ *propinqua* SCHLOTH. (vgl. BEURLEN, Palaeontogr. Vol. 70, 1928, p. 277; GLAESSNER, Fossilium Catalogus 41, 1929, p. 414, wo noch *C. elongata* zu ergänzen ist) wird hier eine neue Gattung aufgestellt. Diagnose: Karapax sehr breit, annähernd kreisförmig. Stirnrand breit, konkav. Augen sehr kurz gestielt, in schwachen Einkerbungen des Karapaxrandes eingesenkt. Typus: *C. propinqua* (SCHLOTH.). (Fig. 12).

stutzt. Uropoden ohne Diäresis. Gattungen: *Palaeopentacheles* v. KNEBEL, *Palaeopolycheles* v. KNEBEL, *Willemoesiocaris* VAN STRAELEN, *Polycheles* HELLER, *Willemoesia* GROTE.

3. Tribus *Scyllaridea* STEBBING. Körper walzenförmig oder flach und breit. Kein Rostrum vorhanden, sondern nur ein breiter Stirnrand. Augen nach vorn gerichtet. Cervicalfurche deutlich, Cardiobranchiallinie angedeutet, die übrigen Regionen meist undeutlich. Seitenrand vorhanden. Erstes Glied der äußeren Antennen mit dem Epistom, dieses an den Seiten mit dem Karapax verschmolzen. Antennenschuppe fehlt. Pereiopoden sechsgliedrig, scherenlos, nur das 5. Paar beim ♀ subchelat. Abdominalpleuren groß und am Rand mit Zähnen besetzt. Telson und Uropoden nur proximal verkalkt, distal häutig.

Zwei Familien: 1. *Palinuridae* GRAY, mit zylindrischem Cephalothorax, die äußeren Antennen tragen eine lange Geißel. Jura-Rezent. (*Cancrinus* MÜNSTER, *Palinurina* MÜNSTER, *Astacodes* BELL, *Archaeocarabus* MCCOY, *Linuparus* WHITE, *Palinurus* FABR.). 2. *Scyllaridae* GRAY, mit flachem Cephalothorax. Die Geißeln der äußeren Antennen sind in große flache gezähnte Schuppen umgewandelt. Kreide-Rezent. (*Scyllarides* GILL, *Scyllarus* FABR., *Ibaccus* Leach.)

2. Unterabteilung. *Heterura* nov.

Cephalothorax meist flach mit ovalem Umriß. Rostrum flach dreieckig, spießartig oder fehlend. Antennen nicht länger als der Körper, meist wesentlich kürzer. Abdomen nur bei der Familie der Galatheidae (und *Aeglea*) gestreckt, sonst gegen den Karapax eingeschlagen. Schwanzfächer reduziert oder fehlend. Das erste Paar der Pereiopoden immer mit Scheren versehen (Ausnahme: Fam. Hippidae). Dactylus innen.

1. Tribus *Galatheidea* HENDERSON. Körper abgeflacht, mit gut entwickeltem, zum Teil ventralwärts umgeschlagenem Abdomen. Karapax nicht mit dem Epistom verbunden, mit deutlicher Seitenkante. Rostrum gut entwickelt. Auf der Karapaxoberfläche sieht man meist die ovale Begrenzung der Gastralregion sehr deutlich, einige Formen zeigen auch das Mesogastralfeld und die Cardiobranchiallinie. Äußere Antennen mit vier- oder fünfgliedrigem Stiele, Schuppe klein oder fehlend. Dritte Maxillipeden beinförmig oder wenig verbreitert. Am 1. Pereiopodenpaar große Scheren, das 2.—4.

mit Klauen, das 5. reduziert. Telson oft durch weiche Suturen in einzelne Platten zerlegt (Fig. 13, 14).

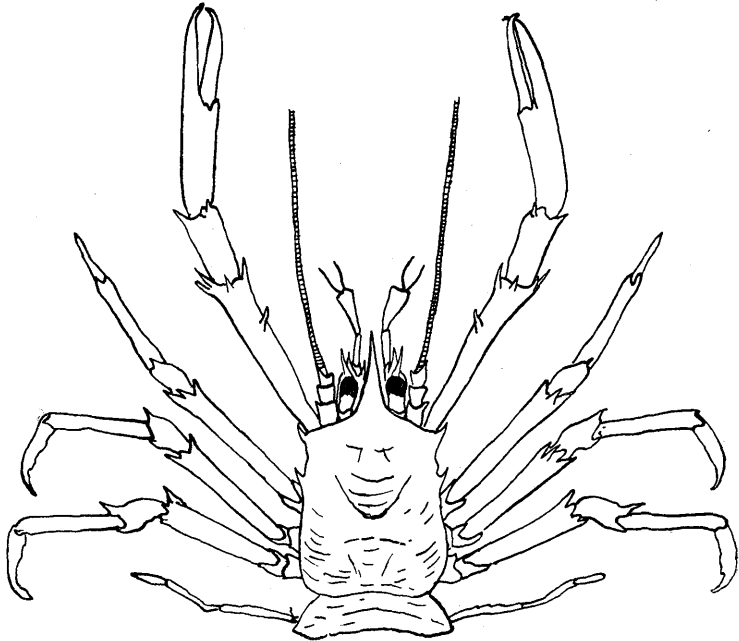


Fig. 13. *Munidopsis chuni* DÖFLEIN. (Nach BALSS u. DÖFLEIN.) Rezent.

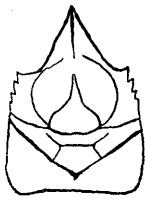


Fig. 14. *Gastrosacus latirostris*
BEURLEN. (Nach BEURLEN.)
Unterer Malm.

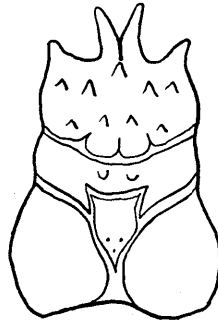


Fig. 15. *Protocarcinus Audouini*
DESLONGCHAMPS sp. (Nach HÉE.)
Primitiver Brachyure. Dogger.

Vier Familien (Aegleidae DANA, Chirostylidae ORTMANN, Galatheidae DANA, Porcellanidae HENDERSON), von denen die Galatheidae schon im Dogger, die krabbenähnlichen Porcellanidae in der Ober-

kreide bekannt sind. Die Gruppe weist nur eine geringe Weiterentwicklung auf.

2. Tribus Hippidea DE HAAN. Körper länglich oval, Abdomen unter das Sternum geschlagen. Karapax mit Seitenkante, nicht mit dem Epistom verbunden. Äußere Antennen mit fünfgliedrigem Stiel, selten mit Schuppe. 5. Pereiopoden reduziert, Uropoden vorhanden.

Hier wurden nach der Ausbildung des Karapax, der 3. Maxillipeden und der 1. Pereiopoden zwei Familien unterschieden: 1. Familie Albuneidae STIMPSON, Tertiär und Rezent (*Blepharipoda* RANDALL,

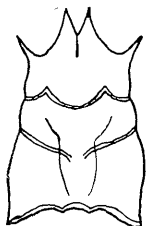


Fig. 16. *Homolodromia paradoxa* A. MILNE-EDWARDS.
(Nach BOUVIER.) Rezent.

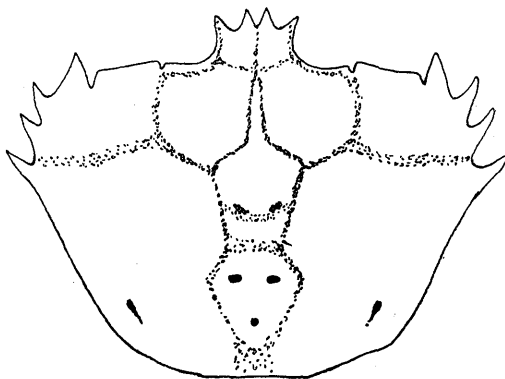


Fig. 17. *Coeloma vigil* M. EDW.
Oligozän.

Albunea FABR.). 2. Familie Hippidae STIMPSON, fossil nicht bekannt (*Emerita* GRONOVIVS, *Hippa* FABR.).

3. Tribus Brachyuridea GLAESSNER¹⁾. Körper bei primitiven Gruppen walzenförmig, bei höherstehenden sehr vielgestaltig. Meist kein Rostrum, sondern ein gerader, dreieckiger oder gezählter Stirnrand vorhanden. Augenhöhlen gewöhnlich gut ausgebildet. Karapax mit dem Epistom an den Seiten und meist auch in der Mitte verschmolzen. An den 1. Pereiopoden immer Scheren. Antennen kurz, ohne bewegliche Schuppe. Abdomen klein, flach, unter den Cephalothorax eingeschlagen, ohne Schwanzfächer (Fig. 15, 16, 17).

Die Brachyuren weisen infolge ihrer vielseitigen Entwicklung in den jüngeren erdgeschichtlichen Perioden heute eine außerordent-

1) Die Brachyuren wurden schon im Fossilium Catalogus, Vol. 41, 1929, unter diesem Namen als Tribus angeführt, während sie früher als selbständige Abteilung oder Unterordnung galten.

lich große Formenfülle auf, welche die übersichtliche Gliederung sehr erschwert. Sie können zunächst in die folgenden Superfamilien (oder Subtribus) eingeteilt werden:

1. Dromiacea DE HAAN,
2. Oxystomata DE HAAN,
3. Gymnopleura BOURNE,
4. Oxyrhyncha LATREILLE,
5. Cancriformia GLAESSNER ¹⁾,
6. Brachyrhyncha BORRADAILE.

Diese gliedern sich dann weiter in eine große Zahl von Familien. Die Merkmale der einzelnen systematischen Gruppen wurden schon mehrmals übersichtlich zusammengestellt (BORRADAILE, BALSS), so daß eine Wiedergabe der Diagnosen hier überflüssig ist.

B. Die verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Heterocheliden.

1. Die Beziehungen innerhalb der Anomocariden.

Innerhalb der Thalassiniden sind die Axiiden die einzige Familie, die sich bis in den Jura zurückverfolgen läßt. Das entspricht der Erfahrung, daß nach den morphologischen Merkmalen der rezenten Formen die Axiiden die primitivste Familie darstellen. Aus dieser zentralen und primitiven Gruppe haben sich die übrigen Familien durch verschiedenartige Differenzierung entwickelt. Ohne hier auf Einzelheiten eingehen zu wollen, ergibt sich aus dieser Tatsache hinsichtlich der Ausgangsgruppe der Thalassiniden:

Vorhandensein einer Antennenschuppe, gut entwickelter Geißeln an den Antennulen, normaler Scheren an den beiden vorderen Pereiopodenpaaren, gut ausgebildeter Abdominalpleuren, einer Diäresis an den Uropoden, einer Stylamblys,

Fehlen einer *linea thalassinica*.

Die entsprechenden negativen Merkmale in den anderen Familien sind sekundäre Erwerbungen, bzw. Reduktionen im Lauf der Entwicklung.

1) Diese Gruppe wurde 1929 im *Fossilium Catalogus*, Vol. 41, p. 446 von den übrigen Brachyrhyncha abgetrennt, da wesentliche Merkmale (Körperform, Regionenzeichnung, die schmale Stirn und die sehr kleinen Augenhöhlen, die Antennenregion und die Gestalt und Verzierung der Scheren) eher für einen gemeinsamen Ursprung mit den Oxystomata und Oxyrhyncha, als mit den Brachyrhyncha sprechen. Die Frage ist noch nicht völlig geklärt.

Die Richtigkeit dieser Annahmen wird durch die jurassischen Gattungen *Magila* und *Protaxius* bestätigt. Der Karapax hat schon hier die charakteristische Weichhäutigkeit und die für die ganze Gruppe typische Lage der Cervicalfurche. Die Abdominalpleuren sind noch etwas kräftiger entwickelt, als bei den rezenten Axiiden. Der Propodus schließt sich, wie bei den rezenten Thalassiniden, eng an den Carpus an, ohne daß diesem Gelenk eine freie Beweglichkeit zukommt. Die am weitesten (bis in den Lias) zurückreichende Gattung *Magila* hat die am kräftigsten entwickelten Pleuren und

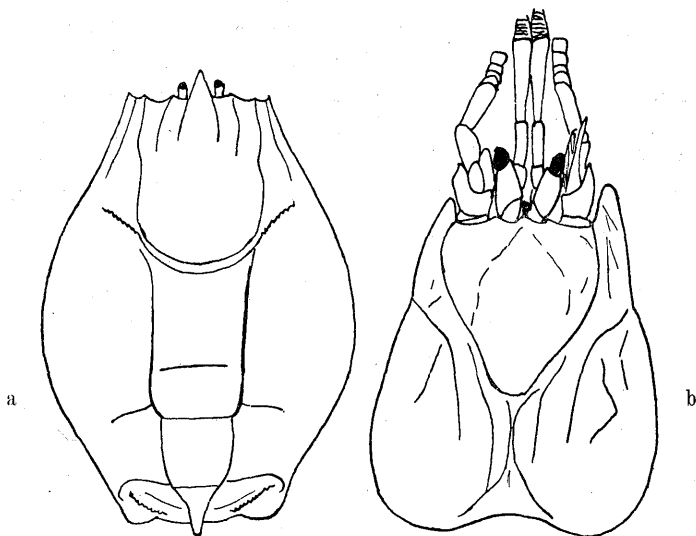


Fig. 18. Cephalothorax von a *Thalassinina*, b *Eupagurus*. Rezent.

dürfte der primitivste Vertreter sämtlicher Thalassiniden sein. Charakteristischerweise besitzt diese Gattung vor der Cervicalfurche einige Längskiele. —

Einer Beobachtung ihrer Entwicklung entziehen sich vollständig die Paguriden. Sicher ist nur, daß die Weichhäutigkeit des Karapax ein ursprüngliches Merkmal ist — wie ja übrigens auch bei den Thalassiniden —, da auch bei den ältesten Vertretern im Lias stets nur Scheren, nie aber Karapaxreste überliefert sind. Die starke Umbildung dieser Gruppe infolge ihrer Lebensweise erschwert die Diskussion ihrer Beziehungen stark. Immerhin ist festzustellen, daß die Ausbildung und Gliederung des Karapax, vor allem die

Tatsache, daß der Rückenschild desselben in verschiedene, gegeneinander bewegliche Platten zerlegt wird, sehr weitgehende Ähnlichkeiten mit den Thalassiniden aufweist (Fig. 6, 18). Insbesondere der Verlauf der Cervicalfurche ist sehr ähnlich. Die Scheren erinnern etwas an Axiidenschere, sind aber kräftiger; bemerkenswert ist, daß das Verhältnis von Propodus und Carpus das gleiche wie bei den Thalassiniden ist. Enge Verwandtschaft zwischen beiden Tribus ergibt sich daraus mit Sicherheit.

Da aber die Paguriden in jeder Hinsicht den aberranteren Typus darstellen, kann diese Verwandtschaft nur so aufgefaßt werden, daß die Paguriden von Thalassiniden abzuleiten sind, wobei freilich das liassische Alter auch der Paguriden, sowie die Tatsache, daß bei den letzteren der dritte Maxillarfuß sich siebenigliedrig erhalten hat, während er bei den rezenten Thalassiniden sechsgliedrig ist, darauf hindeutet, daß die Abspaltung der Paguriden von den Thalassiniden schon sehr frühzeitig stattfand. Aus dieser Herkunft erklärt sich auch die eigenartige Anpassung der Paguriden. Die Weichhäutigkeit des Karapax war Folge der im Schlamm grabenden Lebensweise der Thalassiniden; sobald diese Formen oder deren Abkömmlinge in andere Faciesgebiete abwanderten, mit festem oder Riffuntergrund, mußte der Schutz in anderer Weise gesucht werden, als durch Eingraben, wozu sich gerade in Riffgebieten die zahlreichen Molluskenschalen darbieten. Die Weichhäutigkeit des Karapax ist also bei den Paguriden die Veranlassung zu ihrer eigenartigen Anpassung, nicht umgekehrt.

Paguriden — als Bewohner festeren oder Riffuntergrunds — und Thalassiniden — als Bewohner ruhiger, schlammig sandiger Gründe — sind sonach gewissermaßen nur verschiedene Faciesausprägungen eines und desselben Typus, der noch relativ sehr rein bei den Thalassiniden, besonders den Axiiden erhalten geblieben ist.

Dürftig sind auch die fossilen Reste innerhalb der dritten hierhergehörigen Tribus, bei den Eucyphiden. Auch hier muß sich daher eine stammesgeschichtliche Rekonstruktion weitgehend auf das rezente Material stützen. Sicher ist zunächst die Tatsache, daß die Eucyphiden wesentlich jünger sind als die Nectocheliden. Nicht allein, daß sie im Gegensatz zu diesen erst im Malm auftreten, sondern vor allem die Tatsache, daß im Jura gegenüber den 3 formenarmen Eucyphidengattungen die Penaeiden mit 9 zum Teil artenreichen und häufigen Gattungen weit dominieren, während heute

das umgekehrte Verhältnis herrscht, beweist dies. Die Eucyphiden sind also ein viel jüngerer Natantierstamm als die Nectocheliden. Das findet seinen Ausdruck auch in der höheren Organisation derselben (Phyllobranchien, Stylamblys, Verschmelzungen im dritten Maxillarfuß usf.).

Hieraus folgt, daß die Subtribus, denen im adulten Stadium ein Exopodit an den Pereiopoden zukommt, nicht die primären und primitiven sein können. Die Eucyphiden setzen ja nicht an der Ursprungstelle der Decapoden aus Schizopoden ein, sondern viel später, als der Decapodenstamm in seinen sämtlichen Merkmalen vollkommen festgelegt war. Überdies zeigen die Eucyphiden keinerlei Übergangsmerkmale zwischen Schizopoden und Decapoden, sondern sind echte Decapoden, die in der Ausbildung der Kiemen, im Vorhandensein der Stylamblys usf. auf höherer Organisationsstufe stehen als sämtliche Tricheliden und als die primitiveren Gastraliden. In gleiche Richtung deutet es, wenn unter den jurassischen Eucyphiden die exopoditenlosen Formen unbedingt vorherrschen. Der Besitz von Exopoditen an den Pereiopoden der erwachsenen Formen bei einem Teil der Eucyphiden ist sonach kein primitives Merkmal, sondern ebenso wie bei den entsprechenden Penaeiden eine sekundäre Anpassung an pelagische Lebensweise, gewissermaßen eine Entwicklungshemmung auf dem Mysisstadium.

Die ursprünglichste Subtribus dürften die Palaemonoiden sein, die sich in *Blaculla* und *Hefriga* bis in den Oberjura zurückverfolgen lassen und die dadurch die älteste der heute noch vorkommenden Subtribus darstellen. Diese Annahme wird durch die Ontogenie bestätigt, indem die Palaemonoiden die vollständigste und einfachste Ontogenie besitzen, während sie in den übrigen Gruppen stark gekürzt, zum Teil auch modifiziert ist. Von den Palaemonoiden aus erfolgte eine aufsteigende Entwicklung zu den Crangonoiden, Pandaloiden und Psalidopoiden, die in verschiedener Weise (Mundgliedmaßen, Pereiopoden usf.) spezialisiert sind, während die übrigen Subtribus durch eine Entwicklungshemmung zwar eine einseitigere Anpassung an pelagische Lebensverhältnisse erreichen — analog den Sergestiden innerhalb der Penaeidea —, aber doch in Wirklichkeit eine absteigende Entwicklung durchmachen. Dies dürfte auch für die ausgestorbenen, oberjurassischen Udorelloiden gelten, die bei der eigenartigen Ausbildung ihrer Pereiopoden zweifellos nicht als

primitiv gedeutet werden können, vielmehr eine ganz aberrante Gruppe darstellen.

Diese hier kurz skizzierte Auffassung wird bestätigt durch eine Diskussion der Frage nach der Herkunft der Eucyphiden. Die nächstliegende Annahme ist eine Herleitung der Eucyphiden von den Penaeiden, was ja auch der allgemeinen Ansicht entspricht. Dagegen spricht:

1. Der Kiemenbau; denn innerhalb der Tricheliden wird durchweg an den Trichobranchien festgehalten, bzw. wo eine Weiterbildung der Kiemen statthat, werden Dendrobranchien gebildet, nie Phyllobranchien.

2. Die Pereiopoden; denn während bei den Tricheliden die Dreizahl der Scherenfüße mit absoluter Stabilität auftritt, sind bei den Eucyphiden höchstens 2 Scherenpaare vorhanden und außerdem zeigt dieses Merkmal die größte Variabilität.

Geben schon diese beiden Punkte ein relativ klares Bild, insofern sie eine Ableitung von Tricheliden ausschließen, so wird umgekehrt eine unmittelbare Abstammung von primitiven Thalassiniden bewiesen, dadurch daß wie dort die beiden ersten Pereiopodenpaare in sehr mannigfaltiger Weise mit Scheren versehen oder subchelat sind, daß wie dort das Hauptgelenk der Pereiopoden zwischen Carpus und Merus liegt, während der Carpus eng an den Propodus anschließt. Diese Art der Gelenkung ist naturgemäß keine Neuerwerbung der Eucyphiden — sie wäre ja auch bei natant pelagischen Formen zweck- und sinnlos —, sondern sie kann nur von den Vorfahren überkommen sein. So ist sie tatsächlich auch am stärksten ausgeprägt bei den jurassischen Udorelloiden, *Blaculla* usw.; die Palaemonoidea zeigen diese Gelenkverhältnisse auch in der Gegenwart nur wenig abgeschwächt, während die übrigen Gruppen, besonders die Exopoditen besitzenden, ein frei bewegliches Gelenk zwischen Propodus und Carpus herausbilden, ein Gelenk freilich, das ausnahmslos dem Merus-Carpus-Gelenk gegenüber zurücktritt. In gleicher Richtung spricht auch das Vorhandensein der Stylamblys.

Diesen Merkmalen, die bei der verschiedenen Anpassungsrichtung von Thalassiniden und Eucyphiden nicht durch Konvergenz, sondern nur durch Verwandtschaft erklärbar sind, entspricht auch ökologisch ein fast lückenloser Übergang. Noch die Palaemonoidea und auch die Crangonoiden leben vorwiegend auf schlammig sandigem Untergrund und graben sich in denselben ein. Der Anpassungstyp der primitivsten Eucyphiden ist also der gleiche wie bei den

Thalassiniden. Ein Übergang von diesen dünnchaligen Formen zu natant pelagischer Lebensweise ist ja sehr leicht vorstellbar¹⁾.

Schließlich ist in diesem Zusammenhang noch eines weiteren Merkmals zu gedenken, des Merkmals, das als für die Eucyphiden besonders charakteristisch betrachtet wird: die Verbreiterung der zweiten Abdominalpleure. Um zu einer richtigen Bewertung dieses Merkmals zu gelangen, ist daran zu erinnern, daß dieser Verbreiterung der zweiten Abdominalpleure eine Verkümmernng der ersten entspricht, daß überhaupt das erste Abdominalsegment stets kürzer ist als das zweite. Nun zeigen die Nectocheliden, wie die ebenfalls pelagischen Mysidaceen und Dichelopoden, daß das erste

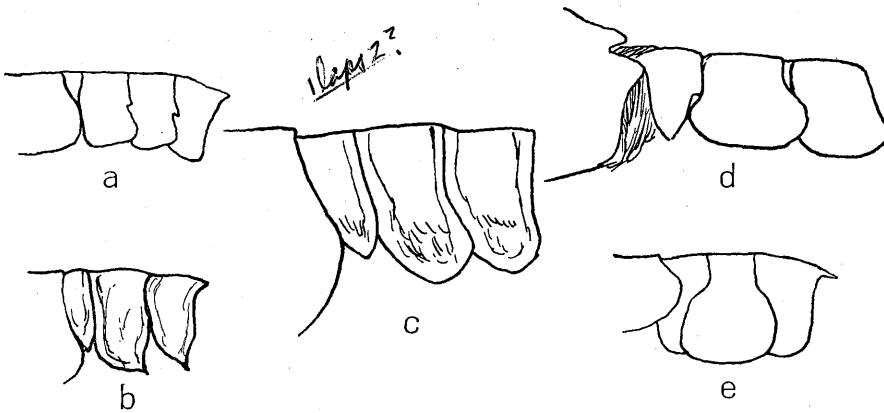


Fig. 19. Die drei ersten Abdominalsegmente von a *Penaeus*. b *Homarus*. c *Glyphea*. d *Axius*. e *Hippolyte*.

Abdominalsegment stets länger als das zweite oder mindestens so lang wie dieses ist; umgekehrt zeigen die reptanten Abkömmlinge der Nectocheliden (Paranephropsidea und Nephropsidea) eine rasch einsetzende Verkümmernng des ersten Abdominalsegments (Fig. 19). Die gleiche Rückbildung dieses ersten Segments zeigen die reptanten Scyllaridea, die reptanten Pemphicidea, ebenso die reptanten Glypheidea und die Thalassinidea. Daraus folgt, daß Verkürzung und Verkümmernng des ersten Abdominalsegments und von dessen

1) Es kann sich hier natürlich nur um eine kurze Zusammenstellung der Hauptpunkte handeln. Eine ausführliche Diskussion der ganzen Beziehungen innerhalb der Anomocariden wird an anderer Stelle gegeben werden. So sei z. B. daran erinnert, daß auch nach den Kiemen — Trichobranchien bei den Thalassiniden und Phyllobranchien bei den Eucyphiden — und nach der Ausbildung des dritten Maxillarfußes — weitergehende Verwachsungen bei den Eucyphiden — die Thalassiniden die primitive und die Eucyphiden die abgeleitete Gruppe darstellen.

Pleure ein Merkmal ist, das ausnahmslos bei reptanten Decapoden auftritt, während umgekehrt für natante Lebensweise charakteristisch ist, daß das erste Abdominalsegment kräftig entwickelt ist: eine Ausnahme machen einzig die Eucyphiden. Kann hieraus auf reptante Vorläufer der Eucyphiden geschlossen werden?

Natante Thoracostraken sind Pleopodenschwimmer, d. h. die Haupttruderbewegung wird durch die am Abdomen sitzenden Pleopoden bewirkt. Es ist leicht einzusehen, daß dabei eine möglichst feste Verbindung des Karapax mit dem Abdomen zweckmäßig ist; eine solche aber ist gegeben, wenn das erste Abdominalsegment breit sowohl an den Karapax wie auch an das zweite Abdominalsegment ansetzt und wenn auch seine Pleure gut entwickelt ist. Die reptanten makruren Decapoden schwimmen durch Rückstoß vermittelt Einklappen und Ausstrecken des Abdomens. Die Einklappbarkeit des Abdomens gegenüber dem Karapax ist aber um so größer, je mehr das zwischen Karapax und Abdomen vermittelnde erste Abdominalsegment verschmälert wird. Größtmögliche Beweglichkeit des Abdomens wird erreicht durch eine gewissermaßen Insektenähnliche Einschnürung zwischen beiden Körperabschnitten. Aus dieser Betrachtung ergibt sich auch theoretisch, daß eine Reduktion des ersten Abdominalsegments nur entstehen kann bei Anpassung an reptante Lebensweise.

Wenn nun derartig reptant angepaßte Formen sekundär wieder zu natanter Lebensweise übergehen, muß auch wieder eine feste Verbindung zwischen Abdomen und Karapax geschaffen werden. Da eine solche — bei dem irreversiblen Ablauf der Entwicklung — nicht durch Neubildung der verkümmerten ersten Abdominalpleure geschaffen werden kann, tritt eine entsprechende Verbreiterung der zweiten Abdominalpleure nach vorn gegen den Karapax zu ein, wie das bei den Eucyphiden der Fall ist. Bei den jurassischen Formen (*Blaculla*, *Hefriga*, *Udorella*) ist die Verbreiterung der zweiten Abdominalpleure noch schwach ausgeprägt; sie hat sich demnach erst allmählich mit fortschreitender Anpassung an natante Lebensweise herausgebildet.

Eindeutig geht aus all diesem hervor, daß die Eucyphiden von reptanten Formen abstammen, daß die Exopoditen besitzenden Gruppen also tatsächlich nicht primitiv sind, sondern aberrante Endglieder. Nach der Ausbildung der Pereiopoden und der besonders extremen Reduktion des ersten Abdominalsegments bei den

Thalassiniden kommen nur diese als Stammformen in Frage, wofür auch das geologische Auftreten spricht.

Die Zusammenfassung von Thalassiniden, Paguriden und Eucyphiden zu einer Abteilung Anomocarida erweist sich als notwendig. Ausgangstypus in dieser Abteilung sind die primitiven Thalassiniden.

2. Die Ableitung der Anomocarida von den Glypheocarida.

Die verschiedenen Zweige der Anomocariden und ihre Zusammenhänge sind im vorigen Abschnitt geschildert worden. Nun erhebt sich die Frage nach dem stammesgeschichtlichen Ausgangspunkt dieser wechselvollen Entwicklung.

Die ältesten heute bekannten Reste von Anomocariden sind Paguridenschere aus dem Lias. Die Thalassiniden müssen jedenfalls noch älter sein. Daher müssen wir die Entstehung der Anomocariden ungefähr an die Grenze von Trias und Jura versetzen. Schon eine rasche Übersicht über die zu jener Zeit existierenden Formen zeigt, daß von diesen nur die Glypheiden als Ahnen der Thalassiniden in Betracht kommen. Wenn man die Glypheiden mit den Thalassiniden im allgemeinen vergleicht, ergeben sich Beziehungen in der Gestalt des Cephalothorax, des Abdomens und der Pereiopoden und außerdem Ähnlichkeiten der Entwicklungsrichtung.

Der Cephalothorax ist seitlich zusammengedrückt und langgestreckt. Der Kopfteil vor der Cervicalfurche ist auffallend niedrig. Das Rostrum ist flach und dreieckig. Die Cervicalfurche liegt sehr weit vorn. Bei den Upogebiinae, die sich in dieser Beziehung primitiver zeigen als die Axiiden, finden sich auf dem Vorderteil einige Längskiele, Andeutungen des Mesogastralfeldes, sowie am Rand das kahnförmige Schildchen, das sonst für die Glypheiden bezeichnend ist. Auch *Magila*, die primitivste fossile Thalassinidengattung, hat Kiele vor der Cervicalfurche. Das Abdomen ist bei den Thalassiniden reduziert, doch zeigen sich in der Verkürzung des ersten Segments, in der Form des Telson und der Uropoden, im Auftreten der Diäresis noch merkliche Anklänge an die Verhältnisse bei den Glypheiden. Bei der Betrachtung der Pereiopoden fallen zunächst bei beiden Gruppen die stark entwickelten Scheren des zweiten Beinpaares auf, die auch ähnlich geformt sind. Der Propodus ist ungefähr ebenso lang wie hoch. Das erste Paar der Pereiopoden zeigt größere Unterschiede. Aber eine genauere Unter-

suchung läßt auch hier die Verwandtschaft erkennen (Fig. 20). Das wichtigste Gelenk liegt zwischen Merus und Carpus; dieser schließt sich im Verlauf des Distalrandes und in seiner Gestalt eng an den Propodus an und bildet nicht wie bei den Nephropsiden, Scyllaridea und Brachyuren ein beiderseits frei bewegliches Mittelglied. Die Ausbildung eines schaufel- oder ruderartigen Scherenfußes mit Stiel (Merus) und Platte (Carpus + Propodus) finden wir in ähnlicher, aber nicht ganz übereinstimmender Art noch bei den Eryoniden:

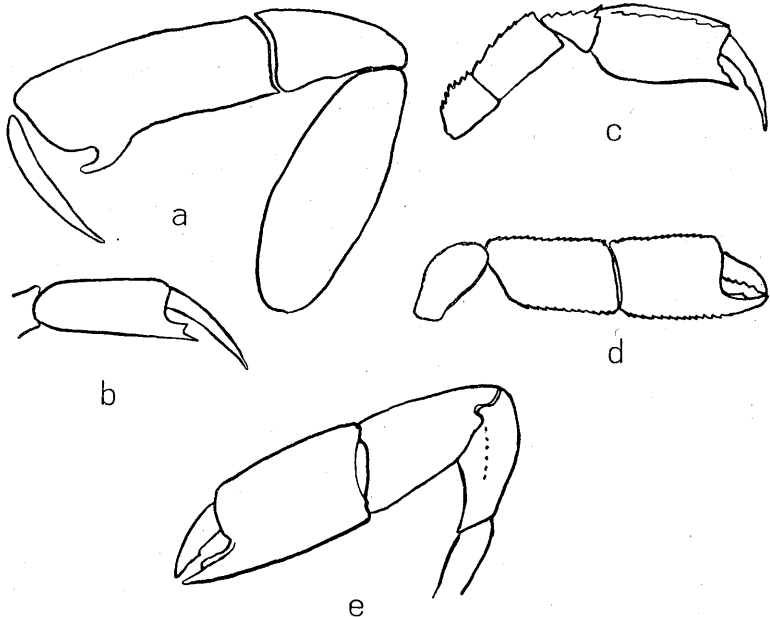


Fig. 20. Endglieder der ersten Pereiopoden von a *Glyphea Udressieri* v. MEYER.
 b *Etallonia longimana* OPPEL. c *Thalassinia anomala* HERBST. d *Axius* sp.
 e *Callinassa fawjasi* DESMAREST.

Sie scheint mit der Verminderung der Greiffunktion der Schere zusammenzuhängen, die bei den Formen eintritt, welche die ersten Pereiopoden zum Einwühlen in den Schlamm benützen. Dieses Merkmal, das sich mit einer Abschwächung noch bei den Paguriden erhält, könnte wohl bei den Thalassiniden selbständig entstanden sein. Es soll aber hier neben den anderen Erwähnung finden, die durch diesen Einwand nicht betroffen werden. Der Merus ist bei den Thalassiniden wie bei den Glypheiden verbreitert und oft an den Rändern mit Stacheln besetzt. Eine eigentliche Scherenbildung ist bei den Glypheiden nicht bekannt, doch finden sich bei vielen Arten Auswüchse der Unterkante des Propodus, an die sich der

Dactylus anlegen kann und die den Beginn der Bildung eines unbeweglichen Fingers darstellen. Weitere Übergänge finden sich bei den Thalassiniden in den Gattungen *Etallonia*, *Thalassina*, *Upogebia* und die Entwicklung endet hier bei dem Typus der *Callianassa*-Schere, die sich auch bei den im übrigen primitiven Axiiden findet. Bei den Paguriden entstehen infolge anderer Lebensweise echte Greifscheren (Fig. 21). Diese sind trotz gleicher Funktion durch die Lage und Art der Gelenke sowie durch die Zähne leicht von allen Brachyurenscheren zu unterscheiden. Das erklärt sich zwanglos aus dem verschiedenen Ursprung der beiden Gruppen. Man kennt bei den Thalassiniden eine Stufenreihe, in der man die Schaufelschere der Callianassiden vom *Glyphea*-Typus ableiten kann. Eine ähnliche Ableitung der Scheren der Eryoniden und Brachyuren von ihrem pemphicoiden Ausgangsstadium ist heute noch nicht möglich.



Fig. 21. Scherenfuß eines Paguriden.

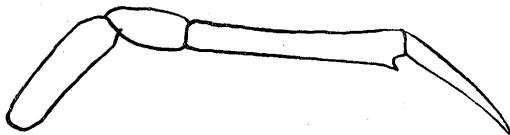


Fig. 22. Erster Pereiopod von *Mecochirus longimanus* GERMAR sp.

Der morphologischen Verknüpfung der Thalassiniden mit den Glypheiden stehen nicht nur keine grundsätzlichen Schwierigkeiten im Wege, sondern wir können zahlreiche Ähnlichkeiten der beiden Gruppen feststellen, welche die ältere als Ursprung der jüngeren erscheinen lassen. Unter den heute bekannten Glypheiden finden wir allerdings keine „Übergangsformen“, aus denen Thalassiniden unmittelbar entstanden sein könnten. Die Glypheocariden bilden vielmehr eine sehr geschlossene, einheitliche und im Laufe der Trias- und Juraformation wenig veränderliche Gruppe. In ihr hat sich aber — was in diesem Zusammenhange sehr beachtenswert ist — einmal ein Seitenzweig abgespalten, der ebenfalls eine Anpassung an grabende Lebensweise zeigt, ohne daß dadurch die Glypheidenmerkmale so weitgehend verändert worden wären, wie bei den Anomocariden. Wir meinen damit die Familie der Mecochiridae. Diese können mit den Thalassiniden nicht in stammesgeschichtliche Verbindung gebracht werden, denn sie weisen unter anderem in der Ausbildung der ersten Pereiopoden eine orthogenetisch fortwirkende Tendenz zur Verlängerung auf (Fig. 22), die niemals zur Entstehung von Thalassinidenscheren führen kann. Außerdem ist die Gruppe durch Fehlen der Antennenschuppe und Reduktion der Diäresis

ausgezeichnet. Im übrigen zeigt sie in gleicher Weise wie die Thalassiniden die Erweichung der Schale, die Rückbildung der Abdominalpleuren, der Furchen des Carapax und der Skulptur und es kommt schließlich zu einer so weitgehenden Ähnlichkeit des Cephalothorax und des Abdomens, daß der Irrtum CARTER'S durchaus begreiflich erscheint, der einen *Mecochirus* aus dem Dogger als *Upogebia* beschrieb.

Nach diesen Vergleichen und Untersuchungen können wir behaupten, daß die Annahme einer Abstammung der Thalassinidea von primitiven Glypheidea naheliegend erscheint. Es gibt jedenfalls keine Annahme, die sich besser begründen ließe. Von den Thalassiniden sind — was schon früher angenommen wurde — die Paguriden, außerdem aber, wie wir oben gezeigt haben, die Eucyphiden abzuleiten. Diese Gruppen sind durch deutliche, zu keiner Zeit verwischte Merkmale sowohl von den Tricheliden als auch von den Gastraliden getrennt.

Von den Tricheliden scheidet sie das Fehlen des Hauptkennzeichens dieser Gruppe, der drei Scherenpaare. Als die Bedeutung dieses Merkmals erkannt wurde, mußte die bisherige Ableitung der Thalassiniden + Paguriden von „*Astacura*“ (und der Eucyphidea von den Penaeidea) fallen. Sie begegnete auch früher schon Zweifeln¹⁾, da man z. B. schwerlich die komplizierte funktionelle Thalassinidenschere als Rudiment der Astacuraschere erklären konnte. Ebenso wenig gestatteten die anderen Merkmale eine derartige Deutung. Die Annahme einer Abstammung der Anomocariden von Gastraliden, die bisher noch niemals aufgestellt wurde, wird wohl durch die völlige Verschiedenartigkeit der Entwicklungsrichtungen ausgeschlossen.

3. Palinura und Heterura.

In der Abteilung Gastralida, deren Definition oben gegeben wurde, haben wir die Tribus Pemphicidea, Eryonidea, Scyllaridea einerseits und Galatheidea, Hippidea und Brachyuridea andererseits vereinigt. Die systematische Stellung der Pemphicidea soll erst später erörtert werden; zunächst wollen wir die Berechtigung der Abgrenzung der Palinura und Heterura und ihr gegenseitiges Verhältnis prüfen.

Als Gastralida haben wir alle jene Decapodenstämme vereinigt, die aus einem pemphicoiden Ausgangsstadium hervor-

1) Vgl. BEURLEN, Decapoden d. Schwäbischen Jura, in: *Palaeontogr.*, Vol. 70, 1928; GLAESSNER, Beiträge zur Stammesgeschichte, in: *Palaeont. Ztschr.*, Vol. 12, 1930.

gegangen sind. Darunter verstehen wir eine Form, die etwa durch folgende Merkmale gekennzeichnet ist: durch einen breit cylindrischen Körper mit kräftigem Abdomen, dessen Segmente gleich lang und quer gefurcht sind, durch deutliche vollständige Regionenzeichnung, insbesondere den Besitz einer Mesogastralregion, durch ein an der Basis breites, flaches Rostrum, durch gleichförmige scherenlose Pereiopoden. Eine solche Form hat jedenfalls eine benthonische reptante Lebensweise geführt. Das Bild dieses hypothetischen Decapoden entsteht, wenn man bei der Betrachtung des *Pemphix Sueuri* alle besonderen Spezialisierungen der Art, die Bewehrung mit Stacheln, Körnern und Kielen die Suborbitalcrista, die Subchela am 2. und 3. Pereiopoden wegfallen läßt. Auf einen solchen Typus versuchte GLAESSNER 1929 bei der Untersuchung von *Tetrachela* die Eryoniden zurückzuführen. Auf den gleichen Ursprung gehen wohl auch die Scyllaridae zurück. Das läßt sich heute noch nicht klar beweisen, da die jurassischen Palinuridae (aus denen an der Wende der Kreide erst die Scyllaridae entstanden) noch ganz ungenügend bekannt sind ¹⁾. Für die Brachyuren haben die Verfasser schon in früheren Arbeiten einen pemphicoiden Ursprung angenommen; auch VAN STRAELEN vertritt einen ähnlichen Standpunkt. Daß für die Galatheiden das gleiche gilt, hat GLAESSNER in einer anderen Arbeit auseinandergesetzt ²⁾. Sie zeigen zahlreiche Ähnlichkeiten mit den primitiven Brachyuren, besonders mit den Homoliden, aber auch mit *Pemphix* und den übrigen Gastralida. Diese Ähnlichkeiten erstrecken sich auf die Körperform, die Regionenzeichnung, den Bau der Extremitäten und sind nur durch die Annahme eines gemeinsamen Ursprungs, eben von einer pemphicoiden Ausgangsform, zu erklären.

Wenn wir die Gastralida überblicken, erkennen wir deutlich zwei verschiedene Anpassungsrichtungen, die ihre Vertreter eingeschlagen haben. Die eine ist der macrure Typus, der sich zweimal bis zu einer extrem depressiformen Körpergestalt entwickelt (Eryonidae, Scyllaridae) und im übrigen walzenförmige, benthonisch-reptante Formen enthält. Der andere ist der brachyure, der durch Reduktion des Abdomens entsteht und eine schnelle laufende Fort-

1) Außer dem pemphicoiden Ursprung kommt für diese Gruppe nur noch eine Ableitung von Glyphideen in Frage, diese scheint aber mit Rücksicht auf die völlig verschiedene Entwicklungsrichtung der Regionenzeichnung und Körperform unzutreffend zu sein.

2) Zu diesen Fragen vgl. BEURLEN, Die Decapoden des Schwäbischen Jura, in: Palaeontogr., Vol. 70, 1928; GLAESSNER, Beiträge zur Stammesgeschichte der Decapoden, in: Palaeont. Ztschr., Vol. 12, 1930, H. 1; VAN STRAELEN, Sur les Crustacés Triasiques, in: Bull. Acad. Roy. Belg. 5, Vol. 14, 1928.

Alle bis Ende 1928 erschienenen palaeontologischen Arbeiten über Decapoden wurden im Fossilium Catalogus, Vol. 41, 1929, von GLAESSNER zusammengestellt.

bewegung (nebst zahlreichen Spezialisierungen) ermöglicht. Er wurde von den Brachyuridea in der Unterkreide vollkommen und von den Galatheidea im mittleren Jura zum Teil (durch Verbreiterung des Körpers, teilweise Reduktion des Abdomens, Ausbildung von Scheren an den ersten Pereiopoden) erreicht. Aus unbekanntem Gründen verharren die Galatheidea ohne wesentliche Weiterentwicklung auf dieser Stufe. Nur einzelne Seitenzweige — vielleicht kann man auch die Hippidea als einen solchen ansehen — gelangten zu einem äußerlich vollkommenen Brachyurencharakter.

Die Stufe, welche die Brachyuren erreichen, kann man als eine ideal gelungene Anpassung bezeichnen. Es ist keine günstigere Umwandlung des ursprünglich plumpen walzenförmigen Gastralidenkörpers zur Ermöglichung einer schnell beweglichen Lebensweise denkbar, als ein Verschwinden des Abdomens und die Herausbildung eines querovalen Cephalothorax, keine bessere Form als der Typus, den *Carcinides*, *Xantho*, *Portunus* und viele andere Brachyuren zeigen. Die praktische Wirkung dieser theoretisch als vorteilhaft bezeichneten Veränderung ist überraschend. Von den 22 Familien der Brachyuren, die in fossilem Zustand bekannt sind, finden wir noch 20 in der rezenten Fauna vertreten. Von diesen 20 gehen 12 bis in die Kreide zurück, 19 sind schon im Alttertiär vorhanden. Nur zwei weniger bedeutende Familien sind ausgestorben. Durch die Betrachtung dieser Zahlenverhältnisse und der außergewöhnlich raschen und intensiven Aufspaltung und Ausbreitung der Brachyuren gewinnt man ein objektives Kriterium dafür, daß es sich hier wirklich um eine vorteilhafte, um eine gelungene Anpassung handelt.

Diese eigenartige Entwicklung der Brachyuren hat dazu geführt, daß man sie als Unterordnung den anderen Decapoden gegenüberstellte. Wir dürfen uns aber heute nicht damit begnügen, daß wir Anpassungsrichtungen feststellen, sondern wir müssen zu einer klaren Erkenntnis der stammesgeschichtlichen Beziehungen vordringen und sie in der Systematik zum Ausdruck bringen. Wenn wir heute von den Unterabteilungen der Palinura und der Heterura sprechen, so entspricht diese Gliederung der Annahme, daß jede der beiden Gruppen von Tribus auf eine bestimmte Ursprungsform zurückgeht. Die Zusammenfassung der Unterabteilungen zur Abteilung der Gastralida bedeutet wiederum, daß sie beide von einer gemeinsamen Urform abstammen. In dieser strengen Form läßt sich das heute allerdings nicht beweisen. Wir haben nur einigen Grund zu der Vermutung, daß es eine bestimmte Ahnenform der Eryonidea und Scyllaridea gab, die sich von der der Galatheidea und Brachyuridea

unterschied. Wenn sich die erste Annahme als irrig erweist und es keinen gemeinsamen Ursprung gibt, dann liegt eine konvergente oder parallele Entwicklung vor und die Gruppe der Palinura muß ebenso geteilt werden, wie die frühere Gruppe der Astacura. Fällt entgegen der zweiten Annahme die Ahnenform der Palinura mit der der Heterura unmittelbar zusammen, dann hat trotz der divergenten Entwicklung die Unterscheidung der beiden Unterabteilungen phylogenetisch keinen Sinn.

Einer der Unterschiede zwischen den primitiven Palinura und den primitiven Heterura liegt im Bau des Rostrums. Der Ursprungsform der ersteren scheint das Rostrum im eigentlichen Sinn schon gefehlt zu haben, statt dessen war wohl ein gerader breiter Stirnrand entwickelt. Dagegen haben die Heterura in der Juraformation einen spitzen dreieckigen Stirnfortsatz, der sich dann in verschiedener Weise differenziert. Es dürfte auch im Bau der Stammformen begründet sein, daß die Heterura fast sämtlich Scheren an den ersten Pereiopoden besitzen, während man scherentragende Formen unter den Palinura nur bei den Eryonidea findet, wobei es auffällt, daß der bewegliche Finger an der Außenseite sitzt. Schließlich sei noch erwähnt, daß die Regionengliederung des Karapax der Palinura vor der Cervicalfurche reduziert erscheint, was besonders bei der Übergangsform *Tetrachela* auffällt, während sie bei den Heterura vorn meist stärker ausgeprägt ist. Nach diesen Merkmalen gewinnt man den Eindruck, daß die Urform der Heterura im Sinne der über das pemphicoide Stadium hinausführenden Entwicklung die primitivere, die der Palinura die höher spezialisierte gewesen sei. Damit steht die stärkere Fixierung der Form bei den Palinura und die größere „Plastizität“ der Heterura im Einklang. Einen scheinbaren Widerspruch könnte man darin sehen, daß diese letzteren jünger sind. Es kann aber gewiß die primitive Form noch neben der spezialisierten und ihren Nachkommen gelebt haben.

Wir kennen leider heute die Ursprungsformen der beiden Unterabteilungen noch nicht; deshalb muß alles Hypothese bleiben, was darüber gesagt wird. Wir kennen aber eine Decapodenform, die dem gemeinsamen Ursprung aller Gastraliden sehr nahe steht und von dieser soll im folgenden gesprochen werden.

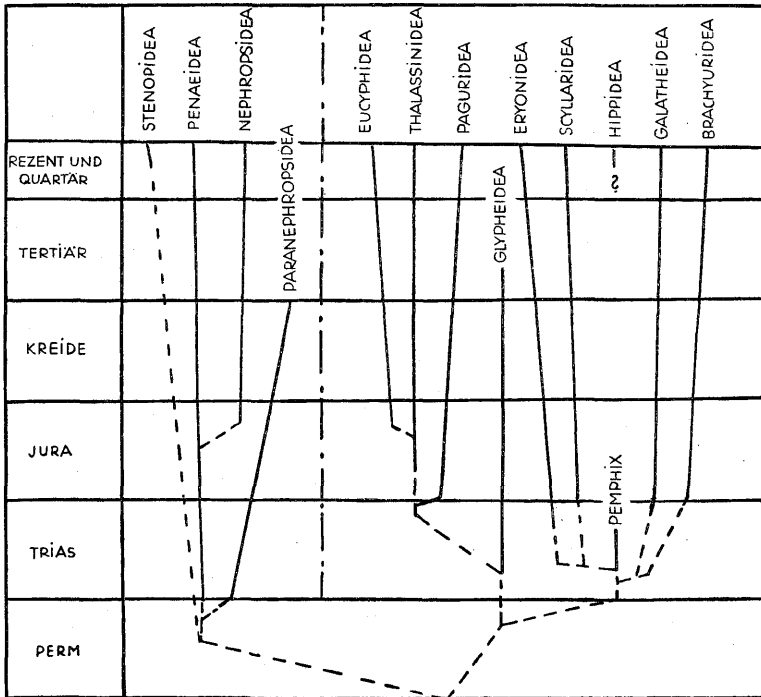
4. Die systematische Stellung des *Pemphix Sueuri* (DESM.).

Die morphologischen Verhältnisse dieser Art und ihre Beziehungen zu den Stämmen der Gastraliden sind bereits mehrfach besprochen worden. Nun müssen wir ihren Platz im System feststellen. Wenn

wir es nicht mit der spezialisierten Gattung *Pemphix*, sondern mit einem Vertreter des erwähnten „pemphicoiden Stadiums“ der Gastraliden zu tun hätten, dann müßten wir dafür eine „Stammgruppe“ in das System einführen, denn es wäre irreführend, ihm den gleichen systematischen Rang zu geben, wie seinen Nachkommen. Der Fall liegt aber anders. Die Arten *Pemphix Sueuri* und *P. silesiacus* kommen nicht als Ahnenformen der Gastraliden in Betracht, sondern sie sind in der Richtung der Palinura spezialisiert. Da sie den gleichen Ursprung und die gleiche Entwicklungstendenz zeigen, wie die übrigen Palinura, kann man sie in diese Unterabteilung einreihen, indem man für die Gattung ein den Eryonidea und Scyllaridea gleichwertiges Tribus Pemphicea aufstellt.

In diesem Zusammenhange ist noch die Frage des Ursprungs der pemphicoiden Stammgruppe zu erörtern. Bisher wurde *Pemphix* als Vertreter einer Familie der Glypheiden betrachtet; wir müssen nun untersuchen, ob diese Auffassung begründet ist. Ein Vergleich zeigt, daß tatsächlich in der Ausbildung zahlreicher Merkmale eine wesentliche Ähnlichkeit zwischen den beiden Gruppen besteht. Diese kann wiederum nur so gedeutet werden, daß beide vor der mittleren Trias, in der sie deutlich getrennt zum erstenmal auftreten, aus einer gemeinsamen Wurzel hervorgegangen sind. Zwischen *Pemphix* und *Litogaster* müssen wir aber, so ähnlich sie einander gewiß waren, die Grenze zwischen Gastralida und Glypheocarida + Anomocarida ziehen, denn aus jenen wenig verschiedenen Formen sind vollkommen divergente Stämme hervorgegangen. Wir können nun noch die Frage aufwerfen, ob die Pemphiciden oder die Glypheiden der gemeinsamen Ursprungsform der Heterocheliden näher stehen, mit anderen Worten, ob die erstere oder die letztere Gruppe primitiver ist. Um das festzustellen, müssen wir beide mit noch ursprünglicheren Formen vergleichen. Wir werden dazu am besten die Schizopoden heranziehen, die im ganzen primitiver sind, als die Decapoden. Da erkennen wir, daß die Glypheiden die niedriger organisierte Gruppe sind, denn die Merkmale, welche sie von den Pemphiciden unterscheiden — schlanke Körperform, wenig Furchen auf der Karapaxoberfläche, kleines dreieckiges Rostrum — sind auch bei den Schizopoden zu finden. Die breite Form von *Pemphix*, seine ausgeprägte Regionenzeichnung, das breite stumpfe Rostrum sind weitergehende Anpassungen an benthonische Lebensweise, die sich dann auf seine Nachkommen übertragen haben. Die uns bekannten Glypheiden sind, soweit man Vergleiche anstellen kann, nur im Bau der ersten Pereiopoden höher spezialisiert als *Pemphix*.

Diese Ansichten können noch von einer anderen Seite gestützt werden und damit schließt sich zugleich das Bild unseres Systems zu einer Einheit zusammen. Die Glypheiden zeigen nämlich im Gegensatz zu allen Gastralida und vielen Anomocarida Ähnlichkeiten mit den Tricheliden, und zwar hauptsächlich mit den Proherpocheliden (Erymidae). Der Bau des Cephalothorax stimmt bei den beiden Gruppen weitgehend überein. Nur die Pereiopoden zeigen einen



Verwandtschaft und zeitliche Verbreitung der Stämme der *Crustacea Decapoda*.
(Nach GLAESSNER, in: Paläont. Ztschr., Vol. 12, 1930, p. 28, mit einigen Änderungen.)

wesentlichen Unterschied. Wir haben festgestellt, daß die Proherpocheliden aus primitiven Penaeiden hervorgegangen sind und haben dann gezeigt, daß wir die Glypheiden als die primitivsten Heterocheliden ansehen müssen. Die Ähnlichkeiten und Unterschiede der beiden Gruppen erklären sich daraus, daß aus der benthonischen Urform, die wir für die Decapoden annehmen müssen, die Tricheliden auf dem Umweg über schwimmende Formen entstanden sind, während die Glypheiden keinen Wechsel der Lebensweise mitgemacht haben. Beide stehen aber dem Ursprung noch sehr nahe.

Wir schließen mit einem kurzen Überblick über die Entwicklungsgeschichte, auf die sich die neue Systematik der Decapoden stützt.

Aus der hypothetischen Urform entwickeln sich zunächst durch Übergang zur schwimmenden Lebensweise die Tricheliden. Innerhalb der beim benthonischen Leben verbleibenden Formen bildet sich bald der Glypheidentypus aus, der mit geringen Spezialisierungen bis ins Eozän persistent bleibt. Im Glypheidenstadium (Untere Trias?) verändert eine Gruppe ihre Lebensweise, wodurch die Ursprungsform der Thalassinidea entsteht. Ein neuerlicher Wechsel der Lebensweise bei primitiven Thalassiniden ist die Ursache der Ausbildung der teilweise neotenischen Eucyphiden. Diese beiden Gruppen bilden den Seitenzweig der Anomocarida. Die Fortentwicklung vom Glypheidenstadium mit Vervollkommnung der benthonischen Anpassung führt noch in der tieferen Trias durch ein pemphicoides Stadium zu der Formenfülle der Gastraliden.

Wenn auch das hier gegebene Bild noch lückenhaft ist und auch seine Grundlagen noch mehrfach ausgebaut werden müssen, so scheint es uns doch, daß auf der Grundlage der Ergebnisse der vergleichenden Morphologie und Anpassungsforschung bei rezenten und fossilen Decapoden, die wir unserer Arbeit zugrunde gelegt haben, unvergleichlich besser und sicherer weitergearbeitet werden kann, als in dem zu engen Rahmen des traditionellen Systems. Denn dieses gibt vielfach nur äußere Ähnlichkeiten und Gleichheit der Anpassungen wieder, während wir versucht haben, genetische Beziehungen zum Ausdruck zu bringen.

Geologisches Institut der Universität Naturhistorisches Museum
Königsberg. Wien.

Im März 1930.

Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche

Von

Dr. Johannes Meisenheimer

ord. Professor der Zoologie an der Universität Leipzig

Soeben erschienen:

Band II: Die allgemeinen Probleme

Mit 291 Abbildungen im Text

X, 614 S. Lex. 8° 1930 Rmk 35.—, geb. 38.—

Inhalt: I. Abschnitt. Das Werden des Geschlechts. 1. Der Einfluß der Geschlechtsperson. 2. Der Dualismus der Geschlechtszellen. 3. Der Mechanismus der Geschlechtschromosomen. 4. Die Theorie der Geschlechtschromosomen und die Vererbung des Geschlechts. 5. Die metagene Geschlechtsbestimmung sowie die äußere Beeinflussung der Sexualität. — II. Abschnitt. Das Werden der Geschlechter. 6. Der Gynandromorphismus. Seine äußere Erscheinungsform und seine Erklärung. 7. Die Intersexualität. 8. Die Kastration und ihre Folgeerscheinungen. 9. Die Gonadentransplantation. 10. Die Sexualhormone. 11. Theoretische Ausdeutungen auf Grund hormonaler Beziehungen. 12. Das Ergebnis. — Literatur-Anmerkungen. Sachregister. Autorenverzeichnis.

Der erste Band dieses Werkes beschäftigte sich mit der realen Betätigung der Geschlechter und mit allen den unendlich mannigfachen Einrichtungen ihres Körpers, die solcher Betätigung dienen, — immer unter dem Gesichtspunkt, das Ganze in seiner Daseinsberechtigung zu verstehen. Nach zehnjähriger Vorarbeit liegt nunmehr auch der zweite Band vor, der die allgemeinen Probleme des Werdens und der sachlichen Bedingtheit dieser Geschlechtlichkeit behandelt. Wiederum betrachtete es der Verfasser als seine Aufgabe, die gesamten Probleme in so weiter Umspannung wie irgend möglich zu erfassen, nicht nur heutiges Wissen zu geben, sondern zugleich zu zeigen, auf welchen Grundlagen, auf welchen Ideen vergangener Generationen sich dieses Wissen aufgebaut hat, welche verschlungenen Wege menschlicher Geist wie sonst überall, so auch hier gehen mußte, um schließlich moderne Wissenschaft zu werden. Natürlich bleibt letztere das Wesentliche und Entscheidende, und ganze Kapitel gehören ihr allein an.

Diesem Bande liegt zugrunde die Literatur von den Anfängen wissenschaftlicher Erkenntnis im Altertum bis in das Jahr 1929 hinein. Für seinen Aufbau lieferten überall vor allem die Originalquellen selbst das Material; sie sind vom Verf. so gewissenhaft wie möglich in den 58 Seiten umfassenden „Literatur-Anmerkungen“ aufgezählt.

Früher erschienen:

Band I: Die natürlichen Beziehungen

Mit 737 Abbildungen im Text

XIV, 895 S. Lex. 8° 1921 in Ganzleinen geb. Rmk 33.—

Münch. mediz. Wochenschrift. 1922, Nr. 10: ... ein Werk, das sicher auf lange Zeit hin grundlegend sein wird. Mit peinlichster Gewissenhaftigkeit wird alles behandelt, was auf die natürlichen Beziehungen der Geschlechter zueinander in allen Arten des Tierreiches Bezug hat. In klarer, leicht verständlicher Weise, erläutert durch zahlreiche vorzügliche Abbildungen, werden die bisher ermittelten Tatsachen geschildert und an sie die Schlussfolgerungen angeknüpft. ... Was M. bringt, ist sachliche Darstellung, echte Wissenschaft. ... Das Buch ist wohl in erster Linie für den Forscher gedacht; ihm bringt es reichste Belehrung und ihm wird es dauernd ein wertvolles Nachschlagewerk sein. ... H. Stieve.

Die Spiele der Tiere

Von

Karl Groos

Dritte, umgearbeitete Auflage

VI, 222 S. gr. 8° 1930 Rmk 10.—, geb. 11.50

Inhalt: 1. Die Begriffsbestimmung des Spiels. / 2. Die Ursachen des Spiels. / 3. Der Lebenswert des Spiels. a) Der Einübungs- oder Selbstausbildungswert des Spiels, b) Der Wert der Wachstumsförderung, c) Der Übungswert bei dem Spiel erwachsener Tiere, d) Der Gedanke der Abschwächung, e) Das Spiel als Katharsis, f) Der Erholungswert, g) Der Ergänzungswert. / 4. Bewegungs-, Jagd- und Kampfspiele. a) Bewegungsspiele: Die Gehbewegung, Rennen, Hüpfen und Springen, Klettern, Schaukeln, Schwimmen, Fliegen, Gleiten, Tanzen, b) Jagdspiele: Das Spielen mit der lebenden wirklichen Beute, Die lebendige Scheinbeute, Leblose Objekte als Scheinbeute; c) Kampfspiele, Balgereien, Das Necken. / 5. Bewerbungs-, Bau- und Pflegespiele. a) Bewerbungsspiele: Theoretische Vorbemerkungen, Liebesspiele unter jungen Tieren, Sexuell bedingte Bewegungskünste, Sexuell bedingte akustische Darbietungen, Das Kokettieren der Weibchen; b) Bau-spiele, c) Pflegespiele. / 6. Nachahmungsspiele und soziale Spiele. / 7. Das spielende Experimentieren. — Namen- und Sachregister.

Praktikum der Insektenkunde

nach biologisch-ökologischen Gesichtspunkten

Von

Prof. Dr. Walther von Schoenichen

Direktor der staatlichen Stelle für Naturdenkmalpflege in Preußen

Dritte, verbesserte Auflage

Mit 301 Abbildungen im Text

X, 256 S. gr. 8° 1930 Rmk 12.—, geb. 13.50

Bei der Neuauflage eines Buches, das ein so weites, durch besondere Mannigfaltigkeit der Erscheinungen ausgezeichnetes Gebiet behandelt, liegt für den Verfasser die Versuchung nahe, aus der ungeheuren Fülle des Stoffes immer mehr Einzelheiten heranzuziehen und damit schließlich den Rahmen der ganzen Arbeit zu sprengen. Hier bestand diese Gefahr in um so höherem Grade, als infolge des Ausbaues der Untersuchungstechnik — erinnert sei nur an das Diaphanol — sich Möglichkeiten erschlossen haben, die bis dahin namentlich für ein Buch von vorwiegend propädeutischem Charakter kaum gegeben waren. Solchen Versuchungen gegenüber erschien es als das Zweckmäßigste, von einer wesentlichen Erweiterung des Textes abzusehen und das, was namentlich aus den Gebieten der Entwicklungsgeschichte, der inneren Anatomie und der Histologie hier nicht berücksichtigt werden konnte, einer eigenen, besonderen Darstellung vorzubehalten. Neu aufgenommen wurden nur einige wenige kurze Kapitel (über die Flügeldecken der Käfer, über die *Chironomus*-Larve, u. dgl.). Dagegen wurde der Text vielfach verbessert und die ihm beigegebenen Bilder ergänzt und teilweise erneuert.