

Mitt. hamb. zool. Mus. Inst.	Band 79	S. 187-210	Hamburg, November 1982 ISSN 0072-9612
------------------------------	---------	------------	--

CRUSTACEA LIBRARY
SMITHSONIAN INST.
RETURN TO 7-119

Das System der europäischen Flußkrebse (Decapoda, Astacidae): Vorschlag und Begründung

HENNING ALBRECHT¹⁾

(Mit 9 Abbildungen und 3 Tabellen)

Abstract

The proposed revised system of the European crayfishes lists five species (*astacus*, *pachypus*, *leptodactylus*, *pallipes*, *torrentium*) within the simple genus *Astacus*. The genus *Austropotamobius* and the four subgenera of BOTT (1950), namely *Astacus*: *Ast.* and *Pontastacus*, *Austropotamobius*: *Austr.* and *Atlantoastacus*, are abandoned. This proposal is based on a phylogenetic analysis (Fig. 6) comprising not only morphological character weighting including comparisons with neighbour groups (Nephropidae, Cambaridae) but also biological, zoogeographical and biochemical criteria.

According to the pattern of infraspecific geographic and local variation subspecies seem to be warranted only in the case of *A. astacus* (*astacus*, *balcanicus*, *colchicus*). All other forms previously described as species or subspecies are specified as variations.

A. Einleitung

Die wissenschaftliche Beschäftigung mit europäischen Flußkrebsen geht auf ARISTOTELES und PLINIUS zurück (VOELKEL 1919). Vertreter der europäischen Astacidae (vor allem *Astacus astacus* und *A. leptodactylus*) gehören hinsichtlich ihrer Anatomie zu den am besten erforschten wirbellosen Tieren (vgl. KAESTNER 1967). Das fischereibiologische und kulinarische Interesse an Flußkrebsen ist beträchtlich (DRÖSCHER 1909, SMOLIAN 1925, MÜLLER 1954, HOFMANN 1980) und hat 1972 zur Gründung einer internationalen Gesellschaft für „Astacologie“ geführt.

Dieser Situation steht eine verworrene Systematik der europäischen Flußkrebse gegenüber, die vor allem auf die konkurrierenden Entwürfe von BOTT (1950, 1972) und M. KARAMAN (1962, 1963) zurückgeht (s. die Übersicht in Tab. I).

Die vorliegende Arbeit schlägt ein vereinfachtes System vor, das sich vor allem auf Folgendes stützt:

- 1) Ein umfangreicheres Material, als es die einschlägigen Museen (Frankfurt/Main und Hamburg) bieten. Zur Materialbeschaffung wurden darum zwei Reisen (1977 und 1978) in die Gebiete einiger besonders strittiger Formen unternommen, also in die Alpenländer und nach Jugoslawien.
- 2) Gewichtung der morphologischen Merkmale im Zusammenhang einer Stammbaumanalyse.

¹⁾ Anschrift des Verfassers:
ipps-Universität Marburg/

Dr. Henning Albrecht
Bitzenstr. 22 a
6718 Grünstadt
Tel. 06359-83866

gie/Zoologie der Phil-
550 Marburg/Lahn.

Tab. I: Das System der europäischen Astaciden nach BOTT und M. KARAMAN.

BOTT (1950, 1972)			KARAMAN (1962, 1963)		
Untergattung	Art	Unterart	Untergattung	Art	Unterart
1. Gattung <i>Astacus</i> :					
(<i>Astacus</i>)	<i>astacus</i>	–	(<i>Astacus</i>)	<i>astacus</i>	<i>astacus</i> <i>balcanicus</i> <i>colchicus</i>
	<i>colchicus</i>				
(<i>Pontastacus</i>)	<i>pachypus</i>	–	(<i>Pontastacus</i>)	<i>pachypus</i>	–
	<i>pylzowi</i>	–		<i>pylzowi</i>	–
	<i>kessleri</i>	–		<i>leptodactylus</i>	<i>kessleri</i>
	<i>leptodactylus</i>	<i>eichwaldi</i> <i>cubanicus</i> <i>salinus</i> <i>leptodactylus</i>			<i>eichwaldi</i> <i>leptodactylus</i> <i>leptodactylus</i> <i>leptodactylus</i>
2. Gattung <i>Austropotamobius</i> :					
(<i>Austropotamobius</i>)	<i>torrentium</i>	<i>torrentium</i> <i>macedonicus</i>	–	<i>torrentium</i>	– –
(<i>Atlantoastacus</i>)	<i>pallipes</i>	<i>pallipes</i> <i>italicus*</i> <i>lusitanicus</i> –	–	<i>pallipes</i> <i>italicus*</i>	<i>italicus*</i> <i>lusitanicus</i> <i>carsicus</i>
	<i>berndhauseri</i>				(nicht berücksichtigt)

*) gültiger Name nach HOLTHUIS (1978): *fulcisianus* (NINNI).

3) Ansätze zur Klärung der lokalen und geographischen Variabilität anhand von Populationsstichproben. Der Stichprobenumfang mußte jedoch der Tatsache Rechnung tragen, daß die europäischen Flußkrebse in Deutschland z. T. auf der Roten Liste stehen (TÜRKAY 1977) und in anderen Ländern z. T. geschützt sind.

4) Getrennt mitgeteilte Befunde zur Biochemie der untersuchten Arten (ALBRECHT & v. HAGEN 1981) und zu ihrer Paläogeographie und anthropogen bedingten Verbreitungsgeschichte (ALBRECHT in Vorbereitung). Im Rahmen der letztgenannten Untersuchungen werden auch die wenigen Vorstellungen diskutiert, die die bisherige Literatur zur Evolution der europäischen Flußkrebse entwickelt hat.

B. Material

Abb. 1 zeigt die Herkunft des verwendeten Tiermaterials. Die berücksichtigten Astaciden-Sammlungen des Senckenbergmuseums Frankfurt/Main (SMF) und des Zoologischen Museums Hamburg (MH) enthalten insgesamt 282 bzw. 105 Tiere aus 43 bzw. 23 Fundorten. Das eigene Material wurde teils auf den schon genannten Reisen gesammelt (Fundortliste s. Tab. II), teils käuflich erworben (s. u.). Auf Fundorte der eigenen Reisen wird in der Arbeit jeweils durch die Buchstaben FO (1–51) hingewiesen, auf das erworbene Material durch MR, A (1–5). Stichprobenumfänge des eigenen Materials: *Astacus astacus astacus*: 142, *A. a. balcanicus*: 119, *A. leptodactylus*: 126, *A. pallipes*: 1067, *A. torrentium*: 259 Tiere.

Leider standen aus Westeuropa nur Tiere aus Irland in größerer Anzahl zur Verfügung. Dafür bietet die Arbeit von LAURENT & SUSCILLON (1962), die auf der Untersuchung von 418 Exemplaren von *A. pallipes* aus ganz Frankreich beruht, ergänzende Daten. Aus der Ungarischen Tiefebene und dem Karpatenbogen, dem Verbreitungszentrum von *A. torrentium* (s. ALBRECHT in Vorber.), lagen nur 8 Exemplare vor (SMF 4034). Für diese Region wurden vor allem die Arbeiten von BACESCU (1967), ENTZ (1912) und MARCU (1929/30) berücksichtigt.

Die ponto-kaspische Form *A. pachypus* RATHKE konnte leider überhaupt nur anhand der Literatur (KESSLER 1874, BOTT 1950, M. KARAMAN 1963) erörtert werden. Aufgrund dieser relativ einheitlichen Literaturdaten läßt sich *A. pachypus* mit einiger Vorsicht in das System einordnen. Für die Form *A. pylzowi* SKORIKOV sind die Angaben der Literatur (SKORIKOV 1908, BIRSTEIN & WINOGRADOW 1934, M. KARAMAN 1963) jedoch so wi-

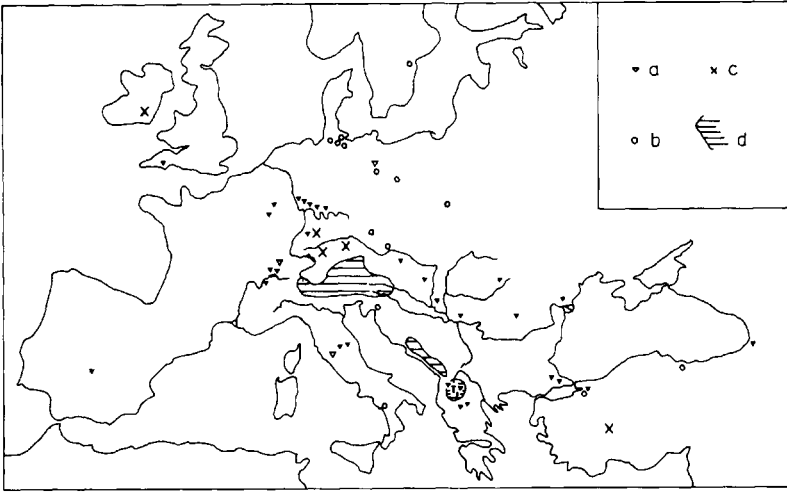


Abb. 1: Herkunft des Tiermaterials. a) Senckenberg-Museum Frankfurt/Main (SMF), b) Zoologisches Museum Hamburg (MH), c) gekauft, d) Sammelreisen; c und d: eigenes Material (MR).

Tab. II: Liste der Fundorte. *) Provinzen: Bz, Bozen; Gr, Graubünden; H, Herzegowina; K, Kärnten; M, Makedonien; B, Bosnien; O, Osttirol; So, Sondrio; T, Tirol; Ti, Tessin; Tr, Trient. **) Staaten: A, Österreich; CH, Schweiz; I, Italien; YU, Jugoslawien. ***) Meereshöhe in Metern.

Nr.	Fundort	*)	**)	***)	Nr.	Fundort	*)	**)	***)
<i>A. pallipes:</i>					<i>A. torrentium:</i>				
1	Balladrume	Ti	CH	400	35	Schinzengraben	K	A	600
2	Cugnasco	Ti	CH	300	36	Fresach	K	A	800
3	Bonaduz	Gr	CH	670	37	Bukovo/Resen	M	YU	1000
4	Lag la Cresta	Gr	CH	844	38	Treska	M	YU	400
5	Lag Grond	Gr	CH	1016	39	Cetina	B	YU	370
6	Lag digl Oberst	Gr	CH	970	40	Butisnika	B	YU	330
7	Schleuis	Gr	CH	690	<i>A. astacus:</i>				
8	Strada	Gr	CH	700	41	Thiersee	T	A	600
9	Grüsch	Gr	CH	620	42	Strad	T	A	800
10	Bianzone	So	I	400	43	Krummsee	T	A	600
11	Morbegno	So	I	266	44	Lans	T	A	750
12	Adda morta	So	I	266	45	Tristach	O	A	700
13	Traona	So	I	216	46	Villach	K	A	600
14	Sondrio	So	I	288	47	Schinzengraben	K	A	600
15	Montagna	So	I	300	48	Cetina	B	YU	370
16	Nieder-Lana	Bz	I	280	49	Weißensee	K	A	930
17	Fennberg	BZ	I	250	50	Ohrid-See	M	YU	690
18	Tschars	Bz	I	600	51	Sameska	M	YU	720
19	Aufhofen	Bz	I	835					
20	Lago Canelle	Tr	I	190					
21	Lago di Lases	Tr	I	646					
22	Lago Santo	Tr	I	1200					
23	Lago di Cei	Tr	I	916					
24	Selva di Grigno	Tr	I	260					
25	Liguna di Grigno	Tr	I	260					
26	Tione	Tr	I	510					
27	Lago di Roncone	Tr	I	500					
28	Val Canali	Tr	I	1000					
29	Gitschtal	K	A	600					
30	Musnika	H	YU	950					
31	Zalomaska	H	YU	900					
32	Bregava	H	YU	80					
33	Drnis	B	YU	350					
34	Cikola	B	YU	270					

dersprüchlich, daß die Stellung von *A. pylzowi* bis zu einer gründlichen Überprüfung aller ponto-kaspischen Formen völlig offenbleiben muß.

Von den 5 Arten der nordamerikanischen Gattung *Pacifastacus* wurde nur die Art *P. leniusculus* vergleichend in die Untersuchung einbezogen (vgl. HOBBS 1974b).

Das gekaufte Material lieferten (in Klammern jeweils die Zahl der Tiere): Dr. M. KELLER jun., Augsburg: *A. torrentium* – MR, A5 (69) und *A. astacus* – MR, A2 (51); K.-M. STREMPPEL, Ritterhude-Stendorf: *Pacifastacus leniusculus*, Lake Almanor, Kalifornien (USA) – MR, A1 (24); C. JANSEN, Belturbet (Irland): *A. pallipes* – MR, A4 (39); Fa. LANGBEIN & Co., Hamburg: *A. leptodactylus*, Anatolien (Türkei) – MR, A3 (39).

Die beiden eigenen Reisen wurden unterstützt vom Deutschen Akademischen Austauschdienst, Herrn M. TÜRKAY, Frankfurt/Main, sowie den Herren Prof. Dr. G. HARTMANN und H. PETERSEN, Hamburg, bin ich für die Ausleihe des Museumsmaterials zu großem Dank verpflichtet.

C. Systematische Übersicht

Vollständige Synonymielisten bis 1950 und Angaben über die Typusexemplare finden sich bei BOTT (1950).

Gattung *Astacus* FABRICIUS, 1775

Astacus FABRICIUS, 1775: 413.

Untergattung *Austropotamobius* SKORIKOV, 1908: 116; zur Gattung erhoben von BOTT, 1950: 18.

Untergattung *Pontastacus* BOTT, 1950: 12.

Untergattung *Atlantoastacus* BOTT, 1950: 21.

Diagnose: Rostrum entweder mit langer Spitze (halb so lang wie die Basis) und parallel verlaufenden Seitenrändern oder mit kurzer Spitze (ein Drittel der Basislänge und weniger) und divergierenden Seitenrändern. Carapax jederseits hinter der Orbitalbucht mit einem oder zwei hintereinander liegenden Postorbitalknoten; der vordere Knoten trägt stets einen apikalen Dorn, der hintere, meist kleinere Knoten kann – wenn vorhanden – unbedornt und bis auf eine leichte Aufwölbung reduziert sein. Hinter der einen durchgehenden Hauptfurche meist mindestens ein Dorn. Der distale Teil des 1. Gonopoden ist röhrenförmig eingerollt, die Spitze verjüngt sich aber nur wenig oder gar nicht. Die tütenförmige Einrollung des 2. Gonopoden nimmt etwa ein Drittel bis die Hälfte des Endopoditen ein. Der Endopodit kann eine basale Anschwellung (Talon) besitzen.

Verbreitung: Europa.

Artenzahl: 5 (Die Stellung von *A. pylzowi* SKORIKOV bleibt ungeklärt).

Astacus astacus (LINNAEUS, 1758)

Cancer astacus LINNAEUS, 1758: 631.

Astacus astacus – FAXON, 1898: 667.

Astacus (Astacus) astacus – BOTT, 1950: 7.

Diagnose: Rostrum mit langer Spitze (halb so lang wie die Basis), Basis mit parallel verlaufenden Seitenrändern, die höchstens caudal etwas divergieren; Spitze mit bedorntem Mittelkiel. Carapax hinter der Hauptfurche mit einer Dornenreihe (1–10 Dornen). 1. Gonopod mit deutlich asymmetrischer Spitze, die sich etwas verjüngen kann; tütenförmige Einrollung des 2. Gonopoden so lang wie oder kürzer als die Hälfte des Endopoditen; Basis des Endopoditen stets ohne Talon. Epistom vor der Mündung der Antennendrüse mit großer Kammeiste, die mesial in einen starken Dorn ausläuft.

Verbreitung: M-Europa, Balkan, Walachei, Kaukasus. In alle übrigen Länder Europas vom Menschen eingeführt.

Anzahl der Unterarten: 3.

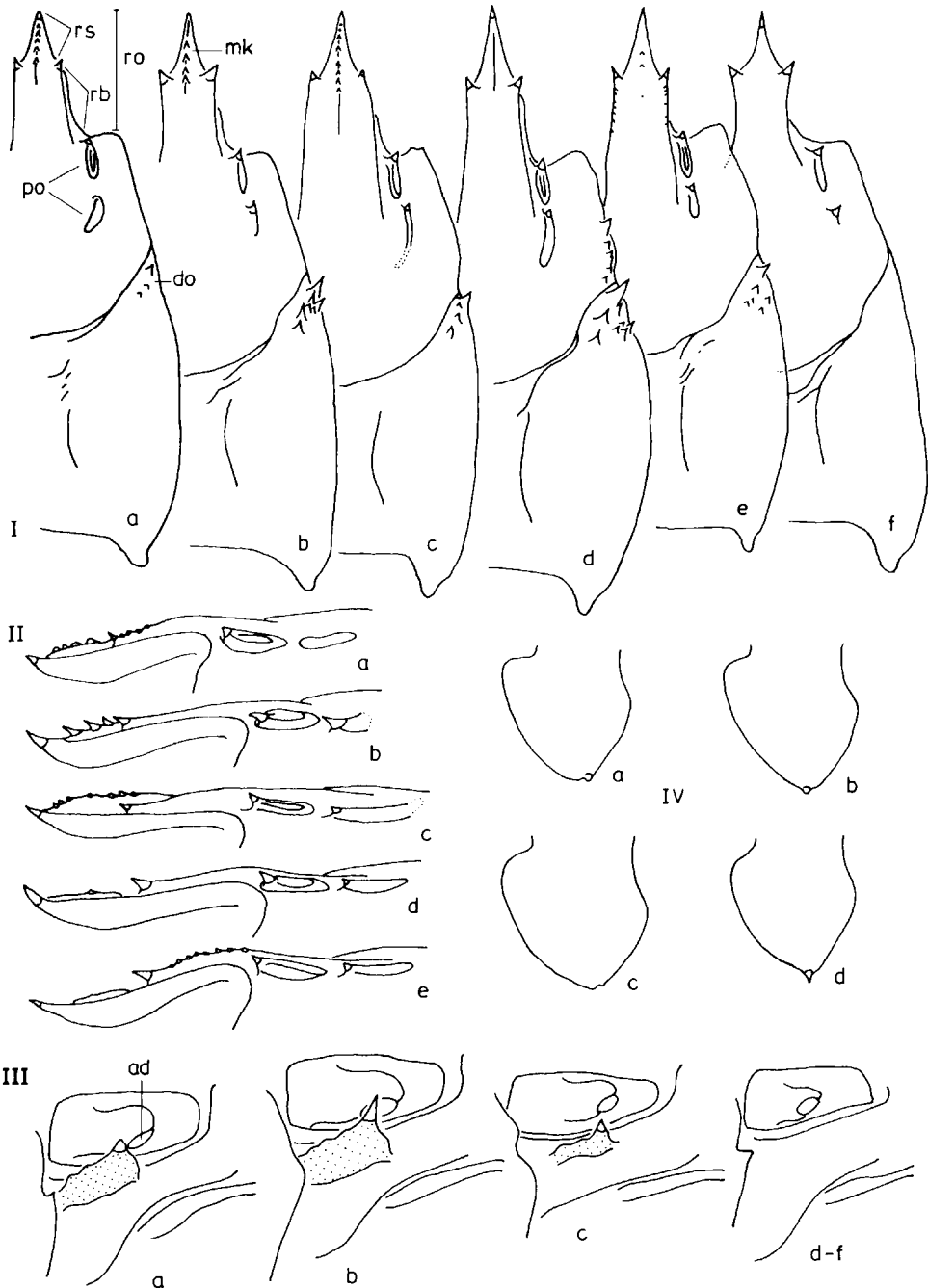


Abb. 2: Durchschnittliche Ausprägung wichtiger morphologischer Merkmale bei a: *Astacus astacus* (Bayern, MR A 2), b: *A. a. balcanicus* (Ohrid-See, FO 50), c: *A. a. colchicus* (ob. Rion, Kaukasus, SMF 1398), d: *A. leptodactylus* var. *leptodactylus* (Anatolien, MR A3), e: *A. lept.* var. *caspicus* (SMF 1389/1394, ohne FO-Angabe), f: *Pacifastacus leniusculus klamathensis* (Kalifornien, MR A1); I: Carapax von dorsal, II: Kopfbereich von lateral, III: Epistom (rechte Hälfte von ventral), IV: 2. Pleurotergit (links); ad: Mündung der Antennendrüse, do: Dornen hinter der Carapaxfurche, mk: Mittelkiel, po: Postorbitalknoten, rb: Rostrumbasis, ro: Rostrum, rs: Rostrumspitze.

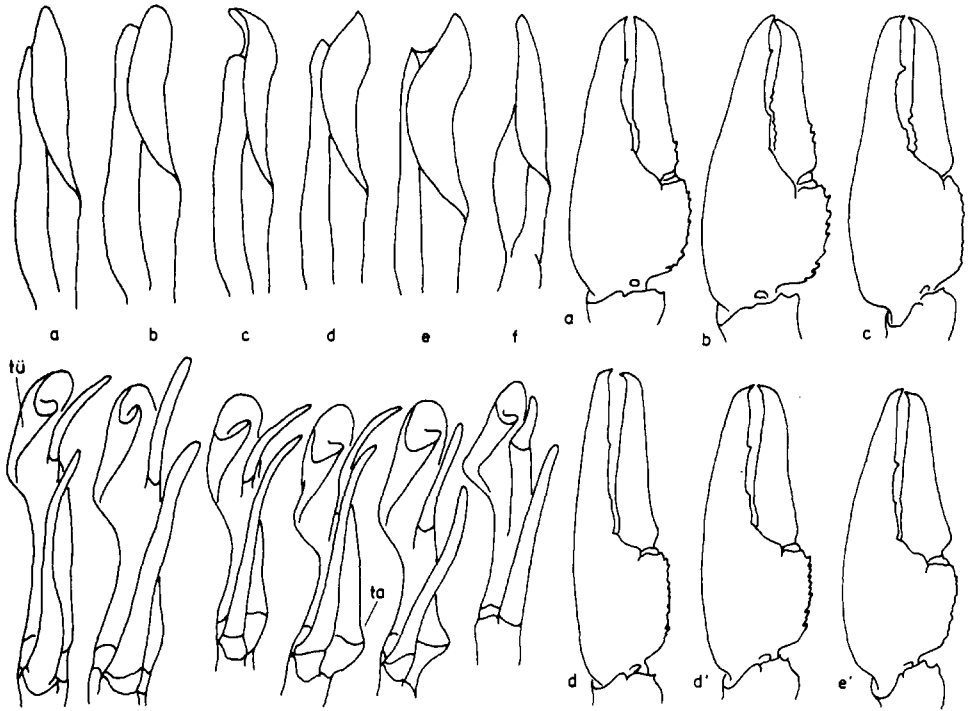


Abb. 3: Durchschnittliche Ausprägung der Scheren (rechts; jeweils linke Schere von dorsal) und Gonopoden (links; obere Reihe: 1. Gonopod, untere Reihe: 2. Gonopod). a-f: vgl. Abb. 2; d', e': jeweils weibliche Scheren; ta: Talon, tü: tütenförmige Einrollung.

Astacus astacus astacus (LINNAEUS, 1758)

Astacus (Astacus) astacus – BOTT, 1950: 7 (part.).

Astacus (Astacus) astacus astacus – M. KARAMAN, 1963: 114.

Diagnose (Abb. 2a und 3a): Mit den Kennzeichen der Art. Zu den anderen Unterarten gibt es folgende Unterschiede: hinterer Postorbitalknoten viel kleiner als der vordere und stets unbedornt; Rostrumseitenränder enden auf der Höhe der vorderen Postorbitalknoten. Carapax hinter der Hauptfurche meist nur mit 1–2 Dornen. Spitze des 1. Gonopoden verjüngt sich distal; tütenförmige Einrollung des 2. Gonopoden nimmt höchstens ein Drittel der Länge des Endopoditen ein. 1. Maxilliped stets mit rudimentärer Arthrobranchie; auf jeder Seite drei rudimentäre Pleurobranchien.

Verbreitung: Donau- und Rhein-System, DDR, Polen, UdSSR: Litauen und Walachei. Inwieweit die Tiere auf natürlichem Wege nach NO-Europa gelangen konnten, bleibt unklar.

Astacus astacus balcanicus (S. KARAMAN, 1929)

Potamobius fluviatilis balcanicus S. KARAMAN, 1929: 148.

Astacus (Astacus) astacus – BOTT, 1950: 7 (part.).

Astacus (Astacus) colchicus balcanicus – M. KARAMAN, 1962: 185.

Astacus (Astacus) astacus balcanicus – M. KARAMAN, 1963: 116.

Diagnose (Abb. 2b und 3b): Mit den Kennzeichen der Art. Gegenüber *A. a. astacus* ergeben sich folgende Unterschiede: alle Dornen am Körper länger und kräftiger. Der hintere Postorbitalknoten ist kürzer als der vordere und läuft in einen starken Dorn aus; die Rostrumseitenränder enden auf der

Höhe der vorderen Postorbitalknoten. Hinter der Carapaxfurche 3–8, meist aber 5 Dornen. Spitze des 1. Gonopoden verjüngt sich nicht oder kaum; tütenförmige Einrollung des 2. Gonopoden nimmt etwa wie bei *A. a. colchicus* die Hälfte des Endopoditen ein. Rudimentäre Arthrobranchie am 1. Maxilliped kann fehlen; Zahl der rudimentären Pleurobranchien variabel.

Verbreitung: Makedonien (Jugoslawien und Griechenland), hauptsächlich Vardar-System und Ohrid-See.

Astacus astacus colchicus KESSLER, 1876

Astacus colchicus KESSLER, 1876: 2.

Astacus (Astacus) colchicus – BOTT, 1950: 11.

Astacus (Astacus) colchicus – M. KARAMAN, 1962: 184.

Astacus (Astacus) astacus colchicus – M. KARAMAN, 1963: 117.

Diagnose (Abb. 2c und 3c): Mit den Kennzeichen der Art. Zu den beiden anderen Unterarten ergeben sich folgende Unterschiede: Rostrumseitenränder enden auf der Höhe der hinteren Postorbitalknoten; hinterer Postorbitalknoten länger als der vordere und ebenfalls bedornt. Hinter der Carapaxfurche meist 5–10 Dornen. 1. Gonopod extrem asymmetrisch, das überstehende Ende der Spitze helmartig gewölbt. Zahl der rudimentären Kiemen unbekannt.

Verbreitung: Südlicher Kaukasus: oberes Rion-System.

Astacus pachypus RATHKE, 1837

Astacus pachypus RATHKE, 1837: 365.

Astacus (Pontastacus) pachypus – BOTT, 1950: 15.

Astacus (Pontastacus) pachypus – M. KARAMAN, 1963: 118.

Diagnose: Rostrum mit langer Spitze, Basis mit parallel verlaufenden Seitenrändern. Carapax mit zwei Postorbitalknoten, der hintere kleiner als der vordere. Tütenförmige Einrollung des 2. Gonopoden nimmt die Hälfte des Endopoditen ein; Basis des Endopoditen mit Talon. Epistom vor der Mündung der Antennendrüse mit einem kleinen Dorn.

Verbreitung: Küstengebiet des Schwarzen und Kaspischen Meeres.

Astacus leptodactylus ESCHSCHOLTZ, 1823

Astacus leptodactylus ESCHSCHOLTZ, 1823: 109.

Astacus (Pontastacus) leptodactylus leptodactylus – BOTT, 1950: 13.

Astacus (Pontastacus) leptodactylus salinus – BOTT, 1950: 14.

Astacus (Pontastacus) leptodactylus eichwaldi BOTT, 1950: 16.

Astacus (Pontastacus) leptodactylus cubanicus – BOTT, 1950: 17.

Astacus kessleri SCHIMKEWITSCH, 1886 – BOTT, 1950: 18.

Astacus (Pontastacus) leptodactylus kessleri – M. KARAMAN, 1963: 123.

Diagnose (Abb. 2d und 3d): Carapax mit zwei gleich langen bedornten Postorbitalknoten; Rostrum mit schwach bedorntem Mittelkiel. Scherenfinger der Männchen gerade, ohne Einbuchtungen, mindestens genauso lang wie die Palma der Schere. Die asymmetrische Spitze des 1. Gonopoden distal verbreitert; tütenförmige Einrollung des 2. Gonopoden nimmt die Hälfte des Endopoditen ein; Basis des Endopoditen mit großem Talon. Epistom vor der Mündung der Antennendrüse glatt oder höchstens mit einem winzigen Dorn. Pleurotergite mit deutlichem Dorn.

Verbreitung: UdSSR bis zum Ural; Zuflüsse des Schwarzen und Kaspischen Meeres; Kaspisches Meer, Turkestan, Türkei; in viele Länder M-Europas vom Menschen eingeführt.

2 Varietäten:

- var. *leptodactylus*: mit den Kennzeichen der Art; entspricht der Nominatform.
- var. *caspicus* (Abb. 2e und 3e): meist kleiner und schmaler als die var. *leptodactylus*; Männchen mit extrem langen Scherenfingern. Reine Brackwasserform des Kaspischen Meeres. Entspricht der Unterart *lept. eichwaldi* BOTT, 1950.

Astacus pallipes LEREBoullet, 1858

Astacus pallipes LEREBoullet, 1858: 7.

Astacus pallipes var. *fulcisiana* NINNI, 1886: 326.

Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes pallipes – BOTT, 1950: 21.

Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes italicus – BOTT, 1950: 22.

Austropotamobius (Atlantoastacus) pallipes lusitanicus – BOTT, 1950: 23.

Austropotamobius pallipes pallipes – M. KARAMAN, 1962: 178.

Austropotamobius italicus italicus – M. KARAMAN, 1962: 180.

Austropotamobius italicus carsicus M. KARAMAN, 1962: 181.

Austropotamobius italicus lusitanicus – M. KARAMAN, 1962: 181.

Austropotamobius (Atlantoastacus) berndhauseri BOTT, 1972: 399.

Austropotamobius pallipes fulcisianus – HOLTHUIS, 1978: 232.

Diagnose (Abb. 4a): Rostrum mit kurzer Spitze (etwa ein Drittel der Basis-Länge), Basis mit divergierenden Seitenrändern; Carapax mit einem Postorbitalknoten, dahinter eine leichte Aufwölbung als Rest des zweiten Knotens. Hinter der Carapaxfurche eine Dornenreihe. 1. Gonopod mit symmetrischer oder leicht asymmetrischer Spitze; tütenförmige Einrollung des 2. Gonopoden nimmt die Hälfte des Endopoditen ein; Basis des Endopoditen mit ausgeprägtem Talon.

Verbreitung: England, Frankreich, Korsika, W-Schweiz, Italien, Kärnten (Österreich), Dalmatien (Jugoslawien); nach Irland, Spanien, Portugal und Graubünden (Schweiz) vom Menschen eingeführt.

6 Varietäten:

- var. *pallipes*: Rostrum mit sehr kurzer Spitze und kontinuierlich divergierenden Seitenrändern; Carapax hinter der Hauptfurche mit 2–5 Dornen (meist 4). 1. Gonopod mit symmetrischer Spitze; 2. Gonopod mit ausgeprägtem Talon. Merus des 3. Maxillipeden mit 3–6 Dornen, Coxa stets unbedornt. Entspricht der Nominatform.
- var. *rhodanicus*: Rostrumspitze länger als bei var. *pallipes*: etwa ein Drittel der Basis-Länge. Carapax mit 1–2 Dornen. 1. Gonopod schwach asymmetrisch. Süd-Frankreich: Vaucluse (vgl. LAURENT & SUSCILLON 1962).
- var. *italicus*: Carapax mit 3–5 Dornen. 1. Gonopod deutlich asymmetrisch; 2. Gonopod mit sehr starkem Talon. Merus des 3. Mxp mit 3–6 Dornen, Carpus häufig mit einem Dorn. M- und S-Italien; entspricht weitgehend der Unterart *pallipes italicus* FAXON, 1914 (= *pall. fulcisianus* NINNI, 1886) sowie *pallipes lusitanicus* MATEUS, 1934.
- var. *lombardicus*: Seitenränder des Rostrums weniger stark divergierend, im caudalen Drittel oft parallel verlaufend. Carapax meist mit 2–3 Dornen, einzelne Populationen jedoch mit 4–5. Talon am 2. Gonopoden meist lang ausgezogen. Tessin (Schweiz), Lombardei (Italien); nach Graubünden (Schweiz) vom Menschen eingeführt. Entspricht weitgehend *Austropotamobius berndhauseri* BOTT, 1972.

– var. *trentinicus*: Carapax meist mit 1–2 Dornen, gelegentlich unbedornt (Val Sugana, Trentino); Merus des 3. Mxp. mit 5–8 Dornen. Südtirol und Trentino (Italien).

– var. *dalmatinicus*: Carapax mit 2–3, Merus des 3. Mxp. mit 3–4 Dornen. Talon am 2. Gonopoden viel schwächer als bei den anderen Varietäten. Dalmatien (Jugoslawien). Entspricht weitgehend *Austropotamobius italicus carsicus* M. KARAMAN, 1962.

– var. *carinthiacus*: Carapax mit 3–6, Merus des 3. Mxp. mit 6–9 Dornen. Talon am 2. Gonopoden wie bei var. *dalmatinicus*. Oberseite der Scheren im Leben schokoladenbraun. Gitschtal (Kärnten, Österreich) (vgl. ALBRECHT 1981).

Astacus torrentium (SCHRANK, 1803)

Cancer torrentium SCHRANK, 1803: 247.

Astacus torrentium – WOLF, 1806: 42.

Austropotamobius (Austropotamobius) torrentium torrentium – BOTT, 1950: 20.

Austropotamobius (Austropotamobius) torrentium macedonicus – BOTT, 1950: 21.

Austropotamobius torrentium – M. KARAMAN, 1962: 175.

Diagnose (Abb. 4b): Rostrum mit kurzer Spitze (höchstens ein Drittel der Basis-Länge), Basis mit kontinuierlich divergierenden Seitenrändern; Carapax mit einem Postorbitalknoten; hinter der Hauptfurche unbedornt. Unterseite des Scaphoceriten (Antennenschuppe der 2. Antenne) mit Dornenreihe. Basalglieder der 2. Antenne überragen die Rostrumspitze. Panzer stärker verkalkt und dicker als bei den anderen Arten. Coxa des 3. Mxp. ohne Ausnahme mit einem Dorn. 1. Gonopod mit symmetrischer oder leicht asymmetri-

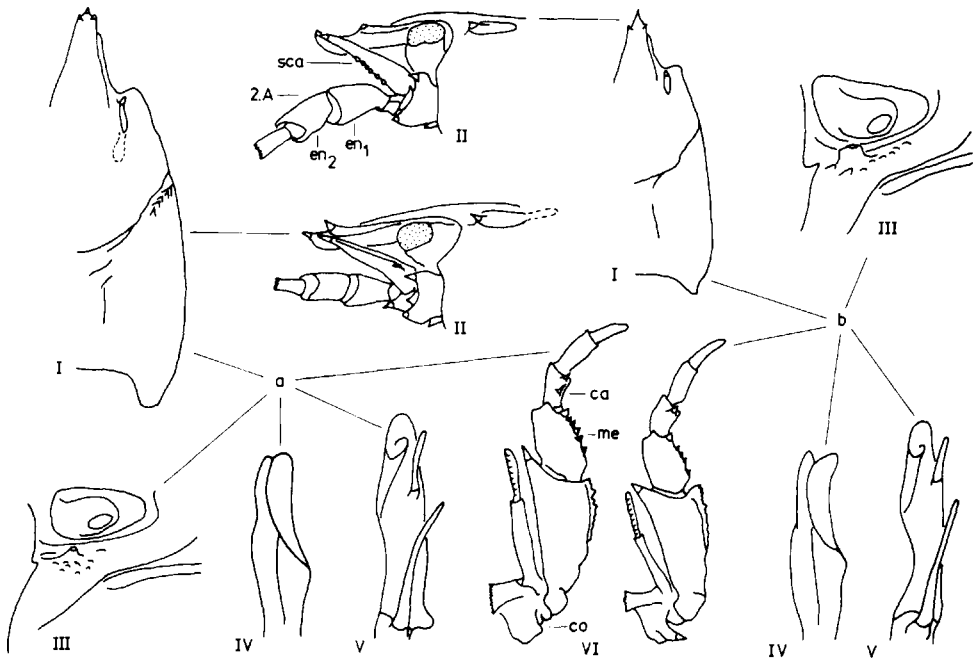


Abb. 4: Durchschnittliche Ausprägung wichtiger morphologischer Merkmale bei a: *A. pallipes* var. *pallipes* (Irland, MR A 5), b: *A. torrentium* var. *torrentium* (Bayern, MR A 4). I: Carapax von dorsal, II: Kopfbereich von lateral, III: Epistom (rechte Hälfte von ventral), IV: 1. Gonopod, V: 2. Gonopod, VI: 3. Maxilliped; 2. A: 2. Antenne, ca: Carpus, co: Coxa, en_{1,2}: die ersten beiden Endopoditenglieder, me: Merus, sca: Scaphocerit.

scher Spitze; tütenförmige Einrollung des 2. Gonopoden nimmt die Hälfte des Endopoditen ein; Basis des Endopoditen höchstens mit schwachem Talon.

Verbreitung: Donau-System vom Eisernen Tor (Rumänien) bis in die Quellregion der Donau; Rhein-System außer Vorder- und Hinter-Rhein, bis in die Zuflüsse der Mosel; Dalmatien (Jugoslawien): Zuflüsse der Krka und Cetina; Makedonien (jugoslawischer und griechischer Teil).

3 Varietäten:

– var. *torrentium*: 1. Gonopod symmetrisch; 2. Gonopod ohne Talon; Basalglied der 1. Antenne meist ohne Dorn. Donau- und Rhein-System nördlich der Alpen.

– var. *danubicus*: 1. Gonopod schwach asymmetrisch; 2. Gonopod mit schwachem Talon. Donau-System vom Eisernen Tor bis zu den Alpen; Dalmatien (Jugoslawien): Zuflüsse der Krka und Cetina.

– var. *macedonicus*: 1. Gonopod meist symmetrisch, höchstens schwach asymmetrisch, wobei der überstehende Teil meist leicht abgknickt ist; 2. Gonopod ohne oder mit sehr schwachem Talon. Makedonien (jugoslawischer und griechischer Teil).

D. Begründungen

I. Zur Charakterisierung und Gruppierung der Arten.

a. Biologische und morphologische Kriterien.

Die fünf in der systematischen Übersicht als Arten aufgeführten Formen (*A. astacus*, *pachypus*, *leptodactylus*, *pallipes* und *torrentium*) sind z. T. durch das Fehlen von Freilandbastardierungen bei sympatrischem und (nach eigenen Beobachtungen) z. T. sogar syntopem Vorkommen (Abb. 5) als gute Arten gekennzeichnet. Das gilt für natürliche sympatrische Vorkommen von *A. pallipes* und *A. torrentium* in der West-Schweiz, in Kärnten und in Dalmatien, von *A. torrentium* und *A. astacus* im gesamten Verbreitungsgebiet von *A. torrentium* und von *A. pachypus* und *A. leptodactylus* im Kaspi-See ebenso wie für Fälle von künstlicher Einbürgerung (*A. astacus* sympatrisch mit *A. pallipes* in Frankreich und England).

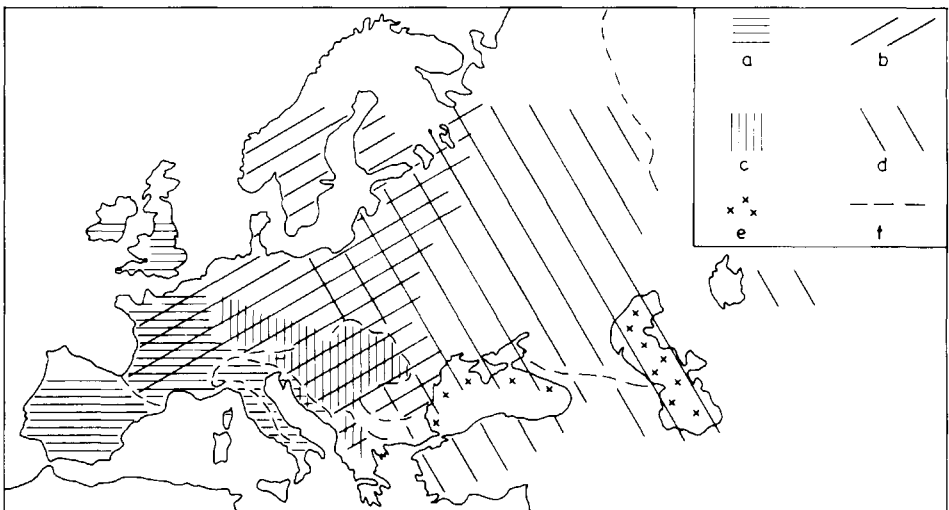


Abb. 5: Die gegenwärtige Verbreitung der europäischen Flußkrebse. a: *A. pallipes*, b: *A. astacus*, c: *A. torrentium*, d: *A. leptodactylus*, e: *A. pachypus*; f: Hauptwasserscheiden.

Entsprechende Hinweise lassen sich über das Verhältnis von *A. leptodactylus* zu den übrigen Arten bisher nicht erbringen, da sympatrische Vorkommen überwiegend fehlen. Nur die Wohngebiete von *A. astacus* und *A. leptodactylus* überlappen sich. Die beiden Arten bilden in einigen baltischen Seen unter natürlichen Bedingungen Bastarde (CUKERZIS 1964) – eine Komplikation, der im Abschnitt Ib Rechnung getragen wird.

Angesichts dieser Komplikation und des teils sympatrischen, teils allopatrischen Verbreitungsmusters der behandelten Arten trägt die morphologische Artabgrenzung einiges Gewicht. Ihre Schwierigkeit liegt darin, daß die Unterschiede in vielen Merkmalen gering sind. Eine Überprüfung aller morphologischen Merkmale, die an europäischen Astaciden bisher überhaupt berücksichtigt wurden (ALBRECHT 1976, 1980), ergab, daß außerdem die Merkmalsvariabilität größer ist, als frühere Autoren annahmen. Die höchste Variabilität in den meisten Merkmalen zeigen *A. pallipes*, *A. torrentium* und *A. leptodactylus*. *A. astacus* folgt erst ininigem Abstand. Die Variabilität besteht unabhängig von der Körpergröße (also vom Alter) und vom Geschlecht und schließt z. T. sogar eine Rechts-Links-Verschiedenheit (Merkmalsasymmetrie) ein.

Die in der Literatur oft herangezogene Scherenmorphologie ist zusätzlich zu ihrer Variabilität häufig deshalb unzuverlässig, weil nicht selten große Regenerate vorkommen, die die artspezifische Ausformung verloren haben. Leider ist auch das Vertrauen unberechtigt, das man bisher (HUXLEY 1880, SKORIKOV 1908, БОСК 1925) in die konstante Ausprägung der rudimentären Kiemen der Astacidae setzte. Die Zahl der funktions-tüchtigen Kiemen ist innerhalb der Astacidae konstant 18. Zusätzlich können Kiemenrudimente vorhanden sein: bis zu drei rudimentäre Pleurobranchien an den Peraeopoden III–V und eine rudimentäre Arthrobranchie am 1. Maxillipeden. Die Darstellung der Rudimente erfordert eine Zerstörung des Carapax. Die älteren Autoren scheinen nur wenige Tiere „geopfert“ zu haben. Bei Stichproben von $n=25$ (Tab. III) zeigt sich bereits, daß nur für *A. a. astacus* eine bestimmte, konstante Rudimentzahl kennzeichnend ist, für die anderen Formen allenfalls ein Schwankungsbereich, dessen genauere Struktur noch unbekannt ist. Die Zahl der rudimentären Kiemen läßt sich also nur zum Aufzeigen bestimmter Tendenzen gebrauchen, wobei die Verringerung der Zahl im Sinne einer weiteren Reduktion zu deuten ist.

Tab. III: Die Variabilität der rudimentären Kiemen der europäischen Astacidae ($n = 25$ je Art bzw. Unterart)

	rudimentäre Pleurobranchien im Bereich der Peraeopoden III–V	rudim. Arthrobranchie des 1. Maxillipeden
<i>A. a. astacus</i>	stets 3	stets 1
<i>A. a. balcanicus</i>	1–2 (die 2. viel kleiner)	0–1 (meist nur auf einer Körperseite)
<i>A. leptodactylus</i>	0–3	0–1
<i>A. pallipes</i>	1–2	0
<i>A. torrentium</i>	0–2	0

Erfreulicherweise bleiben jedoch vier Merkmale oder Merkmalskomplexe übrig, die zuverlässige Beiträge zur Artdiagnose liefern können (Abb. 2–4): die Postorbitalknoten, die Form des Rostrums, die Epistombildungen und die Gonopodenform. Eine Variabilität dieser Merkmale ist zwar vorhanden und z. T. für die infraspezifische Gliederung ausnutzbar (Abschnitt DII, Abb. 7–9), doch bleibt sie innerhalb definierbarer artspezifischer Grenzen. Eine angemessene Gewichtung dieser Merkmale führt nicht nur zur Artabgrenzung, sondern auch zur Artgruppierung und läßt erkennen, warum das vorgeschlagene System (Kapitel C) auf die förmliche Aufspaltung der europäischen Flußkrebse in Gattungen und Untergattungen verzichtet.

Die vergleichende Diskussion der einzelnen Arten und Artgruppen (s. den folgenden Abschn. Ib) orientiert sich an dem Stammbaumentwurf von Abb. 6, der das Ergebnis der Merkmalsgewichtung darstellt. Anhaltspunkte für die Beurteilung von Homologie-Analogie-Problemen und Polaritätsfragen (d. h. Unterscheidungen von Plesio- und Apomorphien sensu HENNIG 1950) ergaben sich vor allem durch: 1) Vergleich mit verwandten rezenten Nachbargruppen des phylogenetischen „Umfelds“. Zu solchen „outgroups“ im Sinne von ARNOLD (1981) gehören in diesem Fall außer den nordamerikanischen Astacidae (*Pacifastacus*, in Abb. 2 und 3 mit einbezogen) auch die Cambaroididae und vor allem die durch HOBBS (1974b) zusammenfassend bearbeiteten Cambaridae, die als die am höchsten evolvierten Flußkrebse gelten können. 2) Rekurs auf Flußkrebse-Ahnen. Da es nur selten möglich ist, bei den umstrittenen und schlecht erhaltenen Resten fossiler Flußkrebse¹⁾ gerade die Merkmale zu entdecken, die man braucht, wird die Ursprünglichkeit solcher Merkmale meist an einer weiteren Nachbargruppe der Astacidae zu erweisen sein, deren rezente Vertreter als „lebende Fossilien“ zu bezeichnen sind (VAN STRAELEN 1936). Gemeint sind die marinen Nephropidae (besonders *Nephrops norvegicus*), die in vieler Hinsicht noch den Erymididae, also den gemeinsamen Vorfahren aller bisher genannten Gruppen, außerordentlich nahe stehen (FÖRSTER 1966).

Gelegentlich wird auf zoogeographische Fakten (*Pacifastacus*) zurückgegriffen, außerdem auf biochemische Vergleichsdaten (ALBRECHT & VON HAGEN 1981), die im übrigen den Stammbaumentwurf in allen Teilen stützen.

b. Erläuterungen zum Stammbaumentwurf

In der Abb. 6 bezeichnet die Ziffer 0 die Ausgangssituation, die aus den Verhältnissen bei den Nephropidae und (soweit möglich) aus den fossilen Flußkrebsen erschlossen wurde (ALBRECHT 1980). Die in der Abbildungslegende unter 0 genannten Plesiomorphien bezeichnen den Hintergrund für die späteren Spezialisierungen (1–5). Zu diesen Plesiomorphien treten auch bei 0 noch Apomorphien, die den gemeinsamen „Stamm“ des Astacidenstammbaums definieren. Die dort erwähnte Zweizahl (beiderseits) der Postorbitalknoten zeigt sich bereits bei den oben genannten fossilen Flußkrebsen. Cambaroididae und Cambaridae haben jederseits nur einen Knoten (s. die Abbildungen bei HOBBS 1974b).

Bei den verschiedenen Verzweigungen des Stammbaums sind unter den einzelnen Ziffern nur die den betreffenden Ast definierenden Syn- bzw. Autapomorphien genannt. Die jeweilige Schwestergruppe verhält sich in den aufgelisteten Merkmalen selbstverständlich plesiomorph. Alle aufgeführten Apomorphien sind im Bereich der europäischen Astacidae, also ab Ziffer 1, einzigartige Merkmale. Zu außereuropäischen Flußkrebsen besteht bei einigen Merkmalen ein Analogieverhältnis, das jeweils an den betreffenden Stellen besprochen wird. Drei dieser Merkmale betreffen die nordamerikanische Gattung *Pacifastacus* (1'), die aus Vergleichsgründen in das Stammbaumschema aufgenommen wurde.

Die frühe Trennung der Gattung *Pacifastacus* von den europäischen Astacidae kann aufgrund der Ausbreitungsgeschichte der Astacidae (ALBRECHT 1980) als erwiesen gelten. Der längere Eigenweg zeigt sich morpholo-

¹⁾ Dazu gehören vor allem *Astacus edwardsi* VAN STRAELEN, *A. spinirostris* IMAIZUMI und *Pacifastacus chenoderma* (COPE). Aus der Betrachtung ausgespart bleiben hier die fossilen Protastacidae, eine rein marine Gruppe der Kreide, deren Verwandtschaft mit den Flußkrebsen Gegenstand einer besonderen Untersuchung ist (ALBRECHT in Vorbereitung).

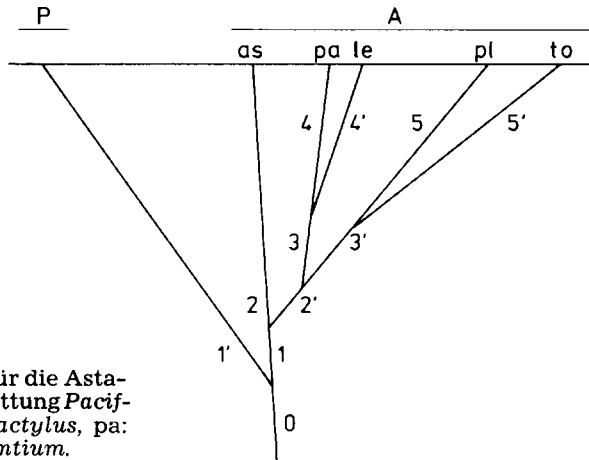


Abb. 6: Stammbaum-Entwurf für die Astacidae. A: Gattung *Astacus*, P: Gattung *Pacifastacus*; as: *astacus*, le: *leptodactylus*, pa: *pachypus*, pl: *pallipes*, to: *torrentium*.

0 Vorfahren der Astacidae.

Ancestrale Merkmale:

- große, allgemein stark bedornete Tiere
- großes Rostrum mit langer Spitze
- Epistom glatt
- Arthrobranchie des 1. Maxillipeden als Rudiment erhalten
- 1. Gonopod distal mit offener Rinne
- 2. Gonopod distal mit großer, schwach gewinkelter „Tüte“

Abgeleitete Merkmale:

- Verkürzung des Dekapoditenstadiums
- rudimentäre Verkleinerung aller Pleurobranchien
- Postorbitalknoten jederseits primär zweizählig

1 Europäische Astaciden.

- Epistom primär mit (oft bedorneten) Aufwölbungen

1' Nordamerikanische Astaciden.

- 1. Gonopod distal mit geschlossener Rinne
- weitgehender Verlust der Carapax-Bedornung
- Verlust der rudimentären Arthrobranchie des 1. Mxp.
- 2. Gonopod: Verkürzung und Schrägstellung der Tüte

2 *A. astacus*

- Epistom mit Kammleiste
- 1. Gonopod: sich verjüngende Spitze
- 2. Gonopod: Verkürzung und Schrägstellung der Tüte

2' Vorfahren von *A. pachypus*, *A. leptodactylus*, *A. pallipes* und *A. torrentium*.

- 2. Gonopod mit Talon (basale Anschwellung des Endopoditen)
- Tendenz zum Verlust der genannten Kiemenrudimente

3 Vorfahren von *A. pachypus* und *A. leptodactylus*

- Verlust der Epistom-Aufwölbungen (Dornen z. T. noch vorhanden)

3' Vorfahren von *A. pallipes* und *A. torrentium*

- 1. Gonopod mit Tendenz zur symmetrischen Ausformung der Spitze
- Verkürzung der Rostrumspitze und Divergenz ihrer Seitenränder und starke Verkleinerung der hinteren Postorbitalknoten
- allgemeine Verringerung der Körpergröße

4 *A. pachypus*.

- Scheren sehr kräftig (?)

4' *A. leptodactylus*.

- Verlängerung der Scherenfinger
- polyploider Chromosomensatz

5 *A. pallipes*.

- 2. Gonopod mit starker Betonung des Talon

5' *A. torrentium*

- starke Verkalkung des Panzers
- Vergrößerung der Basalglieder der 2. Antenne
- Scaphocerit bedornet
- Verlust der hinteren Postorbitalknoten
- Verlust der Carapax-Bedornung
- Tendenz zur Reduktion des Talon

gisch in der spezialisierten Struktur der Gonopoden (Abb. 3f) und in der Tatsache, daß die drei Parallelmerkmale der europäischen Arten unregelmäßig über diese Formen verteilt sind (vgl. Abb. 2–4): Der weitgehende Verlust der Carapaxbedornung von *Pacifastacus* entspricht den Verhältnissen bei *A. torrentium* (5'), der Verlust der rudimentären Arthrobranchie des 1. Maxillipeden von *Pacifastacus* tritt in Europa schon bei der Verzweigung 2' auf und steht dort im Zusammenhang einer Rückbildungstendenz, die auch die Pleurobranchien-Reste erfaßt (Tab. III). Die Verkürzung und Schrägstellung der „Tüte“ des 2. Gonopoden von *Pacifastacus* ist dagegen eine Parallele zu *A. astacus* (2). Daß es sich hierbei um ein apomorphes Merkmal handelt, belegt eine dritte Parallele: die Gonopoden-Evolution bei den Cambaridae (ALBRECHT 1980).

Pacifastacus ist vor allem in der Morphologie des Rostrums, der Postorbitalknoten, des Epistoms und in der Zahl der rudimentären Pleurobranchien relativ ursprünglich geblieben, ebenso in der Körpergröße. Das dürfte – ähnlich wie bei der ebenfalls an Plesiomorphien reichen Form *A. astacus* – auf eine lange evolutive Wegstrecke im AusgangsmEDIUM (Meer) zurückzuführen sein. Wahrscheinlich hängt es mit dieser durch gemeinsame Plesiomorphien begründeten Nähe zu *A. astacus* zusammen, daß STREMPPEL (s. HOFMANN 1980) unter Laborbedingungen eine Bastardierung von *A. astacus* und *P. leniusculus* erreicht hat. Einschränkend muß hinzugefügt werden, daß die geschlüpften Jungtiere nicht lebensfähig waren und daß künstliche Kreuzungsversuche innerhalb der europäischen Arten bisher kaum zum Vergleich heranziehbar sind, weil sie ganz weitgehend fehlen (Ausnahme: Verbastardierung von *A. astacus* und *A. leptodactylus*, s. u.).

An der Wurzel der europäischen Astacidae (1) steht die Erfindung von Epistomstrukturen (Abb. 2 und 4: III), die nur im Zweig 3 bis auf Reste sekundär rückgebildet werden. Es ist anzunehmen, daß diese Epistombildungen zunächst wenig ausgeformt waren und daß somit der extreme Epistomkamm von *A. astacus* (2) (Abb. 2a: III) eine Eigenbildung ist.

Systematisch sehr weitreichend ist die Feststellung, daß die vier Arten *A. pachypus*, *leptodactylus*, *pallipes* und *torrentium* (2') nicht nur durch die bereits erwähnte Tendenz zum Verlust aller erwähnten Kiemenrudimente, sondern auch durch die spezielle Ausformung des 2. Gonopoden (Abb. 3 und 4) gegenüber *A. astacus* (2) eine stammesgeschichtliche Einheit bilden. Der 2. Gonopod zeigt in 2' stets eine basale Anschwellung des Endopoditen (von BOTT 1950 als „Talon“ bezeichnet), die auch bei der Endform *A. torrentium* (5') erkennbar bleibt, obgleich dort Rückbildungstendenzen eingesetzt haben. Ursprünglich geblieben sind die vier Arten des Zweiges 2' in den übrigen Merkmalen der Gonopodenmorphologie. Die phylogenetische Einheit dieser Gruppe wird bestätigt durch den elektrophoretischen Vergleich der Muskelproteine (in den nur *A. pachypus* nicht einbezogen werden konnte): *A. leptodactylus*, *pallipes* und *torrentium* sind durch zwei synapomorphe Proteinbanden und den gemeinsamen Verlust von vier plesiomorphen Eiweißfraktionen gekennzeichnet, während sich der naheliegende Zusammenschluß von *A. astacus* und *A. leptodactylus* im Elektropherogramm durch keine einzige Synapomorphie begründen läßt (ALBRECHT & VON HAGEN 1981).

Natürlich ist eine Gruppierung von *A. astacus* zusammen mit *A. leptodactylus* deshalb naheliegend, weil CUKERZIS (1964) lebensfähige Bastarde nicht nur unter Laborbedingungen, sondern auch im Freiland (in einigen baltischen Seen) finden konnte. Ob die Hybriden fertil sind, ist leider unbekannt. Die verwandtschaftliche Nähe, die sich in diesen Befunden ausdrückt, ist zweifellos größer als im Falle von *A. astacus* und *Pacifastacus* (s. o.), doch gilt auch hier

das dort Gesagte entsprechend: Die Nähe von *A. astacus* und *A. leptodactylus* beruht auf Sympletiomorphien. Sie finden sich im morphologischen Bereich in der Form des Rostrums und der Postorbitalknoten, in Carapaxbedornung und Körpergröße. Auf physiologischem Gebiet ist bekannt, daß beide Arten noch Brackwasser vertragen: *A. a. astacus* im Versuch ständig bis 20‰ (HERRMANN 1931); *A. leptodactylus* var. *caspiica* lebt im Kaspi-See bei 13–17‰. Die Auffassung von ORTMANN (1897) sowie REMANE & SCHLIEPER (1971), daß es sich dabei um limnogene Formen handelt, die sich sekundär an das Leben im Brackwasser gewöhnt haben, ist unbegründet.

Wahrscheinlich haben sich die ponto-kaspischen Formen (3) sehr bald von den übrigen abgetrennt. *A. pachypus* ist als die ursprünglich mehr westliche der beiden Arten konservativer geblieben und zeigt allenfalls eine kräftigere Scherenausbildung (4), *A. leptodactylus* (4') hat außer den namengebenden verlängerten Scherenfingern einen polyploiden Chromosomensatz erworben (SILVER & CUKERZIS 1964), vielleicht eine Ursache für die hohe Variabilität dieser Form. Die Reduktion der Epistomstrukturen dürfte schon während des gemeinsamen Weges (3) von *A. leptodactylus* und *A. pachypus* erfolgt sein.

Der gemeinsame Eigenweg (3') von *A. pallipes* und *A. torrentium* ist durch synapomorphe Muskelprotein-Banden gut charakterisiert (ALBRECHT & VON HAGEN 1981). Mit den morphologischen Merkmalen steht es etwas schlechter. Die Abnahme der Körpergröße, die sich analog auch bei den Cambariden findet, ist mehr zur Ergänzung angefügt worden. Die zunehmende Symmetrie der Spitze des 1. Gonopoden (Abb. 4: IV) ist im Blick auf die Verhältnisse bei den Nephropidae eindeutig eine Apomorphie. Allerdings liegt dieses Merkmal bei beiden Arten (*A. pallipes* und *A. torrentium*) nur als infraspezifische Tendenz vor. Der für die Bestimmung von *A. pallipes* und *A. torrentium* so brauchbare Merkmalskomplex (wohl als Anpassung an Fließgewässer zu verstehen) „Verkürzung der Rostrumspitze und Divergenz ihrer Seitenränder und starke Verkleinerung der hinteren Postorbitalknoten“ (s. Legende von Abb. 6) ist nur in dieser Kombination einmalig und als Synapomorphie diskutabel. Die Einzelmerkmale sind analogieverdächtig. So findet sich eine entsprechende Rostrumverkürzung auch bei der nordostasiatischen Flußkrebsgattung *Cambaroides* (Familie Cambaroididae). Die Rostrumform ist dort so ähnlich, daß M. KARAMAN (1962) irrtümlich Exemplare von *Cambaroides schrenkii* als neue Unterart (*bispinosus*) von *A. pallipes* beschrieb (HOLTHUIS 1964).

Von den letzten beiden Zweigen des Stammbaums ist *A. pallipes* (5) arm an Autapomorphien, bei *A. torrentium* (5') treten sie dagegen gehäuft auf. Der stark verkalkte, dornenlose Carapax und die groben Basalglieder der 2. Antenne (Abb. 4b: II) lassen sich unschwer als Anpassungen an kleine, steinige, rasch fließende Bäche verstehen, die *A. torrentium* auch tatsächlich bevorzugt (ALBRECHT 1980). Von allen Astacidae ist diese Art am weitesten an das Leben in extremen Süßwasserbiotopen angepaßt.

c. Systematische Schlußfolgerungen

Das Problem der Übersetzung von Stammbaumanalysen in systematische Entwürfe ist bekanntlich strittig (s. MAYR 1974, HENNIG 1974 u. a.). Folgt man dem Vorschlag von KRAUS (1976), Taxa wenigstens nicht gegen die Abfolge phylogenetischer Verzweigungsschritte zu bilden, so entfällt jedenfalls die paraphyletische Lösung, das Artenpaar *A. pallipes* und *A. torrentium* in einer besonderen Gattung (*Austropotamobius* SKORIKOV) herauszunehmen und die drei übrigen europäischen Astacidae in der alten Gattung *Astacus* zu belassen, wie es BOTT (1950) versuchte. BOTT folgte dabei SKORIKOV (1908), dessen Vor-

schlag nur auf subgenerischer Ebene gemeint und vor BOTT auch weiter nicht beachtet worden war.

Die Aufwertung des Artenpaares *A. pallipes* und *A. torrentium* zur Gattung bedeutet vom Verzweigungsschema des Stammbaums (Abb. 6) aus gesehen die Notwendigkeit, auch für *A. astacus* und das Artenpaar *A. pachypus* und *A. leptodactylus* je eine eigene Gattung zu begründen. Von den übrigen Alternativen (getrennte Gattung für *A. astacus* gegenüber den übrigen europäischen Formen bzw. ein einziger Gattungsname für alle europäischen Astacidae) wird hier der Zustand vor BOTT (1950), d. h. innerhalb Europas ein Festhalten an einer einzigen Gattung *Astacus*, mit folgenden Begründungen vorgeschlagen: 1) Ein einziger Gattungsname (und der Verzicht auf Untergattungen) bringt die geringe Radiation innerhalb der Astacidae und ihre geringe morphologische Verschiedenheit am besten zum Ausdruck. – 2) Eine getrennte Gattung oder auch Untergattung (*Astacus s. str.* im Sinne von BOTT 1950) nur für *A. astacus* würde die durch mehrere Symplesiomorphien und Kreuzbarkeit dokumentierte Nähe dieser Art zu *A. leptodactylus* vernachlässigen. – 3) Auch bei einem grundsätzlichen Festhalten an der Möglichkeit paraphyletischer Klassifikationen (MAYR 1974) ist die Ausgrenzung des Artenpaares *A. pallipes* und *A. torrentium* durch eine wesentliche morphologische „Kluft“ nicht überzeugend durchführbar: weder mit Hilfe der von SKORIKOV (1908) benutzten variablen Kiemenformeln (Tab. III), noch mit Hilfe der vagen Gattungsdiagnose von BOTT (1950, S. 18). Das liegt z. T. auch daran, daß nicht beide Arten, sondern eigentlich nur *A. torrentium* Träger der wichtigeren Apomorphien ist. Nur *A. torrentium* zeigt wirklich nur noch einen Postorbitalknoten, *A. pallipes* hat einen von BOTT übersehenen Rest des hinteren Knotens erhalten (Abb. 4a: I und II).

Die Gattung *Austropotamobius* zu verwerfen, an der ebenfalls von BOTT (1950) vorgeschlagenen Gattung *Pacifastacus* aber festzuhalten, ist von der Morphologie her eine Inkonsequenz: *Pacifastacus* ist morphologisch ähnlich schwierig abzugrenzen. Die Besiedlungsgeschichte und ihre zoogeographischen Folgen (ALBRECHT 1980) sind jedoch ein ausreichender Grund, die Gattung *Pacifastacus* bestehen zu lassen.

II. Zur infraspezifischen Untergliederung

a. Methodische Vorbemerkungen

Wie sich aus der eingangs besprochenen Übersicht (Tab. I, Kap. A) über die Differenzen in der Systematik von BOTT (1950, 1972) und M. KARAMAN (1962, 1963) ergibt, bestehen hinsichtlich der infraspezifischen Gruppierung der europäischen Astacidae noch stärkere Unklarheiten als bei der Artabgrenzung.

Es wurde auf dreierlei Weise versucht, die Voraussetzungen für die Überwindung dieser Situation zu schaffen: 1) Durch Rekonstruktion der ursprünglichen Verbreitung der einzelnen Arten vor dem Einsetzen von anthropogenen Einflüssen (letztere wurden bisher kaum beachtet). – 2) Durch Untersuchungen zur geographischen Variation der Merkmale (die Suche nach möglichen Klinen lag bisher außerhalb des Gesichtsfeldes der Bearbeiter). – 3) Durch Berücksichtigung der Variationsbreite morphologischer Merkmale innerhalb von Populationsstichproben (die bisherigen Systeme orientierten sich überwiegend an Einzelstücken aus dem Museum).

Diese drei Verfahren ließen sich materialbedingt nicht für alle Arten in gleicher Ausführlichkeit durchführen. Zu dieser Unvollständigkeit trat jedoch eine weitere Verfahrensschwierigkeit: Wie die Diskussion bei BÖHME (1978), BROWN (1959), EDWARDS (1954), ENDLER (1980), MAYR (1967) und TILDEN (1961) zeigt, gibt es auch allgemein gesehen noch keine Patentlösung bei der

Entscheidung für oder gegen nominelle Unterarten. Objektivierungsversuche (BÖHME 1978, ENDLER 1980) stehen gegen pragmatische Überlegungen (EDWARDS 1954, TILDEN 1961). Ob das von BÖHME (1978) bei Wirbeltieren zur Objektivierung benutzte KÜHNELTSche Prinzip der regionalen Stenökologie bei Flußkrebsen anwendbar ist, bleibt fraglich. Die (allerdings noch unzureichenden) Untersuchungen zur Lebensweise und Wasserqualität (ALBRECHT 1980) sprechen dagegen. Die rein praktischen Erwägungen von TILDEN (leichtere Handhabung benannter Formen) sind sicher zu berücksichtigen, denn Systematik sollte nicht nur die Ergebnisse der Evolutionsbiologie widerspiegeln, sondern hat auch praktischen Aufgaben zu genügen (MAYR 1967, 1975).

Sofern diese praktischen Gesichtspunkte bei den Astacidae im Vordergrund stehen müssen, sollte man dennoch nicht von der Forderung abweichen, daß jede Unterart morphologisch hinreichend charakterisierbar ist. Anderenfalls genügt die infraspezifische Kategorie der Varietät. Da die Namen der Varietäten nicht unter die Internationalen Nomenklaturregeln fallen, wurden sie hier außer bei den typischen Varietäten (früheren Nominatformen) ohne Berücksichtigung ehemaliger Subspezies-Namen einheitlich durch Regionalnamen (z. B. var. *lombardicus*) gekennzeichnet, weil sich so am ehesten ein praktischer Sinn (als Bestimmungshilfe) ergibt.

b. Die ursprüngliche geographische Verbreitung

Zur Rekonstruktion der ursprünglichen geographischen Verbreitung waren wegen der vielfältigen anthropogenen Einflüsse umfangreiche Untersuchungen nötig, die in einer gesonderten Arbeit zusammengefaßt werden (ALBRECHT in Vorbereitung). Als Hauptergebnisse sind zu nennen: Die ursprüngliche Verbreitung der europäischen Astaciden dürfte sich vom mittleren Frankreich über Italien, die Ungarische Tiefebene und den Balkan bis zum ponto-kaspischen Raum erstreckt haben. Die Besiedlung Englands und M-Europas ist erst postglazial erfolgt. Irland, die Iberische Halbinsel und Graubünden (Schweiz) sind nie natürlicherweise besiedelt worden.

Die ursprüngliche Verbreitung der einzelnen Arten: *A. pallipes*: S-England, Frankreich, W-Schweiz, Italien, Dalmatinische Küste Jugoslawiens; *A. torrentium*: Makedonien, Dalmatinische Küste Jugoslawiens, Donau-System vom Eisernen Tor an bis in die Quellregion, Rhein-System bis zur Mosel; *A. astacus*: Makedonien, das gesamte Donau- und Rhein-System, Walachei; *A. leptodactylus*: ponto-kaspischer Raum und Türkei; *A. pachypus*: Schwarzes und Kaspisches Meer. Zum einen ermöglichen und bestätigen diese verbreitungsgeschichtlichen Ergebnisse einzelne Korrekturen an der bisherigen subspezifischen Gliederung, die auch morphologisch begründbar sind: so die Ablehnung einer eigenen Unterart für die anthropogen entstandenen Populationen der Iberischen Halbinsel, die von BOTT (1950, 1972) im Anschluß an MATEUS (1934) als *A. pallipes lusitanicus* geführt wurden (über *A. pallipes* in Graubünden s. Abschn. IIc). Zum anderen liefern diese Ergebnisse den Schlüssel zum Verständnis der relativen Einheitlichkeit (s. Abschn. IIc) von *A. a. astacus* und der meisten Populationen von *A. torrentium*. Sie gehören natürlicherweise sämtlich zu einem einzigen Stromgebiet, nämlich dem Donau-Rhein-System, von dem sich das Rhein-System erst im Holozän vor ca. 10 000 Jahren abtrennte (THIENEMANN 1950).

c. Die geographische und lokale Merkmalsvariation

Die entsprechenden Untersuchungen beziehen sich in erster Linie auf *A. pallipes* und *A. torrentium*.

Vergleicht man die Variation der meßbaren Merkmale (Näheres bei ALBRECHT 1980), d. h. der Länge der Rostrumspitze (Abb. 7) und der Dornenzahl

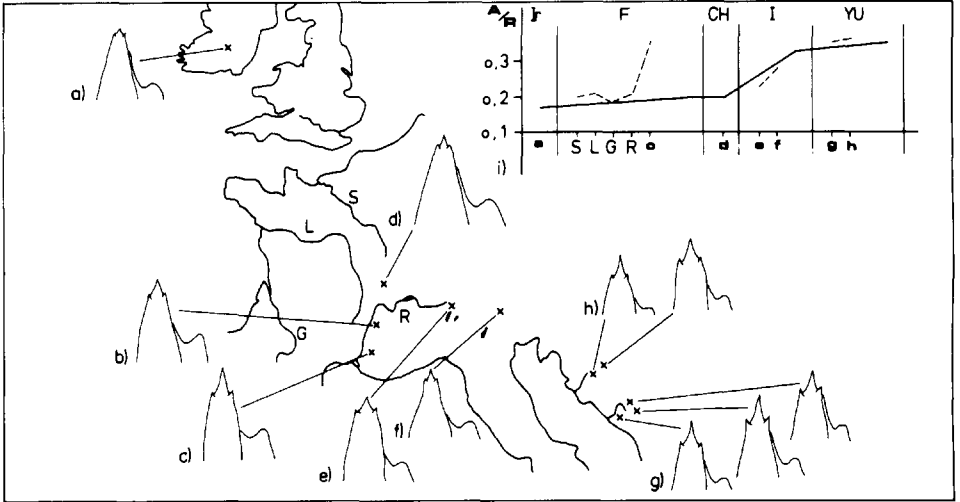


Abb. 7: Geographische Variation des Rostrums bei *A. pallipes*. a) Irland (MR A 5), b) Drôme (Rhône) (n. LAURENT & SUSCILLON 1962), c) Vaucluse (Rhône) (n. LAURENT & SUSCILLON 1962), d) Berner Jura, Schweiz (SMF 5801), e) Tessin, Schweiz (FO 1/2), f) Trentino, Italien (FO 24/25), g) Dalmatien, Herzegowina (FO 30–32), h) Dalmatien, Bosnien (FO 33/34), i) Variation des Längenindex der Rostrumspitze A/R (= Länge der Rostrumspitze/Gesamtlänge des Rostrums = rs/ro , Abb. 2, a), die durchgezogene Linie bezieht sich auf die regionalen Mittelwerte, die gestrichelte Linie auf die Mittelwerte einzelner Populationen innerhalb der Regionen; CH: Schweiz, F: Frankreich (G: Garonne, L: Loire, R: Rhône, S: Seine; nach Angaben von LAURENT & SUSCILLON 1962), I: Italien, Ir: Irland, YU: Jugoslawien.

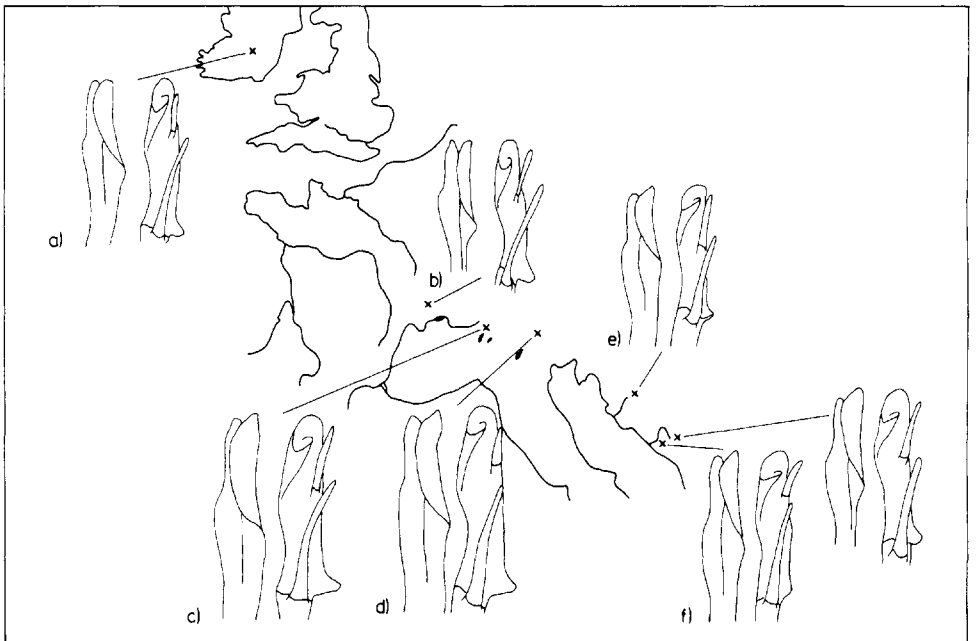


Abb. 8: Geographische Variation der Gonopodenstruktur bei *A. pallipes* (jeweils links: 1. Gonopod, rechts: 2. Gonopod). a) Irland (MR A 5), b) Berner Jura, Schweiz (SMF 5801), c) Tessin, Schweiz (FO 1/2), d) Trentino, Italien (FO 24/25), e) Dalmatien, Bosnien (FO 33/34), f) Dalmatien, Herzegowina (FO 30–32).

len, über das gesamte Verbreitungsgebiet von *A. pallipes* anhand der regionalen Mittelwerte (Abb. 9), so zeigt sich bei der Länge der Rostrumspitze und der Bedornung von Carapax und Coxa des 3. Maxillipeden (Abb. 9: a, b und d) in den jeweils deutlichen Nord-Süd-Trends ein Phänomen, das man als klinale Variation bezeichnen kann. Auch die Spitze des 1. Gonopoden variiert überwiegend klinal: von symmetrischen Formen im Westen über schwach asymmetrische bis hin zu stark asymmetrischen Formen im Südosten (Abb. 8). Der „Umschlag“ von der symmetrischen in die asymmetrische Ausprägung ist im Grunde kein qualitativer Sprung. Unterschiede man nach diesem künstlichen Symmetrie-Kriterium zwischen einer westlichen und einer südlichen Unterart, so ließe man aufgrund eines Unterschieds in nur einem Merkmal die klinale Variation in drei mindestens ebenso wichtigen Merkmalen (Abb. 9) außer acht. Quer durch diese Klinen im Sinne der Gonopodenform eine Grenze zu ziehen (gestrichelte Linie in Abb. 9), mutet als ein Willkürakt an. Damit entfällt die Möglichkeit einer Unterscheidung größerer subspezifischer Einheiten. Als einzige Möglichkeit bleibt die taxonomische Orientierung an einzelnen Merkmals-Diskontinuitäten und den dadurch eventuell gekennzeichneten lokalen Sonderformen. Derartige Merkmals-Diskontinuitäten (wie sie gerade für Fließwasserbewohner zu erwarten sind) lassen sich bei *A. pallipes* fraglos auffinden. Sie überlagern (namentlich im südlichen Europa) vielerorts die genannten Klinen (ALBRECHT 1980; s. z. B. Abb. 8f). Die Verwendung und Wertung der entsprechenden Merkmale bei der Aufstellung von Unterarten in der bisherigen Literatur ist unterschiedlich und macht den Eindruck des Zufälligen. Eine hinreichende morphologische Charakterisierung der Unterarten scheint bei *A. pallipes* in keinem Fall gelungen.

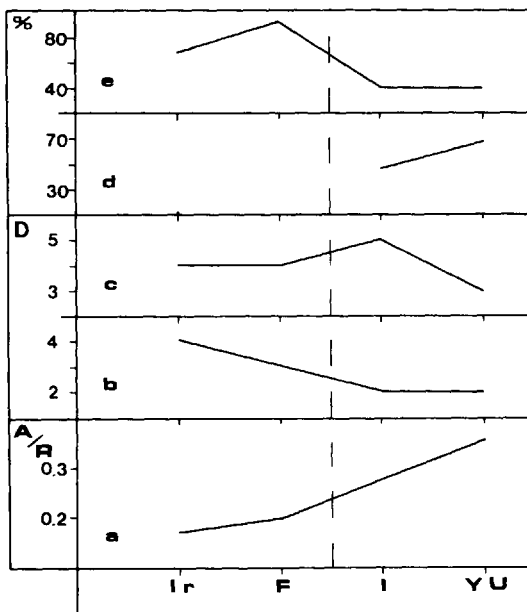


Abb. 9: Geographische Variation wichtiger morphologischer Merkmale bei *A. pallipes* aus Irland (Ir), Frankreich (F), Italien (I) und Jugoslawien (YU); jeweils regionale Mittelwerte. a) Längenindex der Rostrumspitze, b) Dornen hinter der Carapaxfurche, c-e) Bedornung des 3. Maxillipeden: c) Merus, d) Coxa mit 1 Dorn (Alternative: unbedornnt), e) Carpus mit 1 Dorn (Alternative: mit 2 Dornen); A/R: Länge der Rostrumspitze/Gesamtlänge des Rostrums, D: Dornenzahl, %: Häufigkeit der Tiere mit der jeweils genannten Dornenzahl.

FAXON (1914) beschrieb für Italien die Unterart *A. pallipes italicus* (gültiger Name nach HOLTHUIS 1978: *A. pallipes fulcisianus* NINNI, 1886) aufgrund von 20 Exemplaren aus einem Fundort bei Pompeji, die er mit einigen wenigen Tieren aus Frankreich verglich. BOTT (1950) schloß sich dem an und grenzte in seiner Arbeit von 1972 die Populationen des Tessin sogar als eigene Art „*A. bernthauseri*“ von *A. pallipes* ab. Diese Entscheidung ist völlig unverständlich.

Zum einen ist die morphologische Kennzeichnung unzureichend. Die Diagnose für *A. bernthauseri* BOTT lautet: „Erster Gonopod mit asymmetrischer Spitze, Rostrumspitze kurz, mit winzigen, oft nur knötchenartigen Seitendornen, Ränder nach hinten deutlich divergierend. Meist nur ein oder zwei Dornen hinter der Cervikalfurche. Merus des 3. Mxp auf den ganzen Innenkanten bedornt (5–8), der erste Dorn vielfach größer als die übrigen“ (BOTT 1972, S. 399). Diese Merkmalsausprägung liegt vollkommen innerhalb der Variationsbreite der italienischen Populationen; daß der erste Dorn (oder der zweite) am Merus des 3. Mxp. größer ist als die übrigen, gilt nicht nur für alle Astaciden, sondern für sämtliche Flußkrebse und darüber hinaus auch für die Nephropiden. In der Artbeschreibung werden Merkmale betont, die aufgrund ihrer regellosen Variabilität zur Abgrenzung ungeeignet sind oder die für *A. pallipes* generell gelten.

Zum anderen finden sich in den Bemerkungen eklatante Widersprüche. Auf der einen Seite wird behauptet: „Die hier beschriebenen Tiere werden als eigene Art aufgefaßt, weil keinerlei Übergänge, weder zu den nördlichen (*pallipes*) noch zu den südlichen (*italicus*) Vorkommen bestehen. Sie bewohnt heute ein deutlich umschriebenes Areal“ (S. 400). Auf der anderen Seite wird in derselben Arbeit bei der Materialauflistung zu *A. pallipes italicus* (S. 397) klar, daß dem Autor aus den an das Tessin grenzenden italienischen Provinzen gar keine Exemplare vorlagen. Außerdem wird eine Population aus Graubünden zu „*A. bernthauseri*“ gezählt, so daß quer durch das „deutlich umschriebene Areal“ eine Wasserscheide von über 2000 m Höhe verläuft. Schließlich muß auch noch hingenommen werden, daß mitten im Verbreitungsgebiet von „*A. bernthauseri*“ auch *A. pallipes italicus* vorkommt (S. 398).

Ein weiteres wichtiges Argument gegen die Abgrenzung der Tessiner Populationen bietet der biochemische Vergleich zwischen einer solchen Population und Tieren aus Graubünden, die nach BOTT nicht mehr in das Verbreitungsgebiet von „*A. bernthauseri*“ gehören, sondern zu *A. pallipes* zu zählen sind: Sowohl die Muskelproteine als auch die Eiproteine sind identisch (ALBRECHT & VON HAGEN 1981). Somit ist „*A. bernthauseri*“ weder als Art noch als Unterart diskutabel. Entsprechendes gilt für die Wertung von *A. italicus* als gesonderte Art durch M. KARAMAN (1962) (vgl. Tab. I). Die hier leichtfertig angewandte Kategorie der Art verschleiert im übrigen nur, daß diese systematischen Entwürfe ohne ausreichenden Vergleich zufällig im Museumsmaterial repräsentierte Lokalformen nomenklatorisch herausheben. Die Konsequenz wäre die Etablierung von (wenn nicht Arten, so doch) Unterarten für nahezu alle Populationen von *A. pallipes*, vor allem in S-Europa. Schon LAURENT & SUSCILLON (1962) standen vor der Frage, ob sie nicht die Populationen von Vaucluse (Rhonetal, S-Frankreich; Abb. 7c) als gesonderte Unterart abtrennen sollten. Es liegt auf der Hand, zahlreiche weitere Unterarten zu benennen, die mindestens den in Kap. C aufgelisteten Varietäten entsprächen (so z. B. die neu entdeckte Gitschal-Varietät, ALBRECHT 1981). Eine nomenklatorische Inflation wäre unausweichlich. Sie ist bereits bei M. KARMANN (1962, 1963) vorgezeichnet, wo die für Astaciden bisher höchste Zahl an Unterarten beschrieben ist, die dann in morphologisch noch weniger faßbare „Nationes“ unterteilt werden.

Aus diesen Erwägungen heraus wird hier vorgeschlagen, innerhalb der einen Art *pallipes* nur verschiedene Varietäten aufzuführen (s. o. Kap. C), deren Zahl ohne nomenklatorische Folgen je nach dem Stand der Forschung beliebig erweitert werden kann. Damit können die praktischen Aufgaben der Systematik, wie z. B. die Unterscheidung von Tiermaterial aus verschiedenen geographischen Regionen, hinreichend erfüllt werden. Damit kommen aber andererseits die Ergebnisse der Evolutionsforschung in der Nomenklatur zum

Ausdruck. Denn das entscheidende Ergebnis bei *A. pallipes* ist sicher, daß die Speziation hier noch nicht auf einer Stufe angelangt ist, wo man – wenigstens auf morphologischer Basis – Unterarten sinnvoll und reproduzierbar abgrenzen kann.

Anders als bei *A. pallipes* zeigt die geographische Variation der wichtigsten morphologischen Merkmale bei *A. torrentium* keinerlei Klünen (ALBRECHT 1980), bietet aber auch keine Anhaltspunkte, die eine subspezifische Unterteilung dieser Art nahelegen. Auffällig ist vielmehr die hohe Variabilität nahezu aller Merkmale, in denen sich die Populationen unterscheiden. Dem steht die Reihe gewichtiger Merkmale gegenüber, in denen man *A. torrentium* als Ganzes von den Nachbararten abgrenzen kann. M. a. W.: *A. torrentium* macht den Eindruck einer variablen, aber in sich geschlossenen Art mit einigen Diskontinuitäten in peripher isolierten Populationen wie denen von Dalmatien und Makedonien. Diese Isolate sind aber – wenigstens morphologisch – offenbar noch weniger auf der Stufe von Unterarten angelangt als entsprechende Populationen bei *A. pallipes*. Aus praktischen Gründen werden drei Varietäten unterschieden (s. Kap. C.).

Die Verhältnisse bei *A. leptodactylus* und *A. astacus* mußten im Unterschied zu *A. pallipes* und *A. torrentium* überwiegend an einem stärker heterogenen Material untersucht werden (s. Kap. B). Doch läßt sich soviel sagen, daß der Speziationsprozeß bei diesen beiden Arten auf einer sehr unterschiedlichen Stufe steht. *A. leptodactylus* verhält sich ähnlich wie das Artenpaar *A. pallipes* und *A. torrentium*: Unterarten lassen sich weder mit den in der Literatur benutzten Merkmalen, noch mit den in dieser Arbeit hauptsächlich verwandten morphologischen Charakteren (s. Abschn. Ia) sicher abgrenzen. Die Variationsbreite ist in allen Fällen zu groß (ALBRECHT 1980). Von den bei BIRSTEIN & WINOGRADOW (1934) und M. KARAMAN (1963) aufgeführten Unterarten, Varietäten, Nationes und Morphen wird hier nur die Brackwasserform des Kaspisees (von BOTT 1950 als *A. leptodactylus eichwaldi* beschrieben) unter der Bezeichnung var. *caspicus* unterschieden.

Einzig bei *A. astacus* finden sich Bedingungen, die eine Unterscheidung von Unterarten zulassen. Wie die Diagnosen der drei Unterarten (Kap. C) zeigen, ist jede Form durch drei klar definierte, voneinander unabhängige Merkmale gekennzeichnet (vgl. Abb. 2 und 3: b und c), *A. a. astacus* z. B. durch die Gestalt des 2. Postorbitalknotens, die Bedornung des Carapax hinter der Hauptfurche und die Form des 2. Gonopoden. Die Invariabilität der diagnostisch wichtigen Merkmale ist nur im Fall von *A. a. colchicus* ungesichert, denn mehr als die 27 Exemplare des Erstbeschreibers (KESSLER 1876) sind bisher nicht untersucht worden, und für die eigene Untersuchung stand nur ein Exemplar zur Verfügung (SMF 1398), dasselbe, das auch BOTT (1950) vorlag. Die morphologische Einheitlichkeit der drei Formen in einer so wesentlichen Apomorphie wie dem Epistomkamm und die allopatrische Verbreitung sprechen gegen eine Unterscheidung auf dem Artniveau, wenngleich die artliche Abgrenzung für *A. a. colchicus* mehrfach vorgeschlagen wurde (von KESSLER 1876, BIRSTEIN & WINOGRADOW 1934, BOTT 1950, nicht aber von M. KARAMAN 1963).

Wahrscheinlich repräsentieren *A. a. balcanicus* und *A. a. colchicus* Reliktpopulationen aus frühen Wanderwegen (ALBRECHT i. Vorbereitung) von *A. astacus*, dessen relativ hohes Alter bereits im Abschnitt Ib besprochen wurde (s. Abb. 6). Mit der gegenüber *A. a. astacus* stärkeren Bedornung des Carapax und der weniger weit fortgeschrittenen Umformung des 2. Gonopoden dokumentieren beide Unterarten, daß sie innerhalb von *A. astacus* und damit auch innerhalb der Gesamtheit der europäischen Flußkrebse die ursprünglichsten Formen sind.

Zusammenfassung

Das hier vorgeschlagene revidierte System der europäischen Flußkrebse unterscheidet fünf Arten (*astacus*, *pachypus*, *leptodactylus*, *pallipes* und *torrentium*) der einen Gattung *Astacus*. Die Gattung *Austropotamobius* sowie die vier von BOTT (1950) eingeführten Untergattungen (*Astacus*: *Ast.* und *Pontastacus*; *Austropotamobius*: *Austr.* und *Atlantoastacus*) werden aufgegeben. Dieser Vorschlag basiert auf einer Stammbaumanalyse (Abb. 6), bei der neben der Gewichtung der morphologischen Merkmale unter Vergleich mit Nachbargruppen (Nephropidae und Cambaridae) auch biologische, zoogeographische und biochemische Kriterien herangezogen werden.

Die Analyse der infraspezifischen geographischen und lokalen Variation anhand neuen Materials ergibt, daß nur bei *A. astacus* Unterarten (*a. astacus*, *a. balcanicus*, *a. colchicus*) anerkannt werden können. Allen übrigen früher als Arten und Unterarten beschriebenen Formen kann nur der infrasubspezifische Rang von Varietäten zuerkannt werden.

Literatur

- ALBRECHT, H., 1976: Verwandtschaftsuntersuchungen an Flußkrebsen. – Diplomarbeit, Marburg/Lahn, 91 pp.
- , 1980: Untersuchungen zur Evolution und Systematik der europäischen Flußkrebse und ihrer Verwandten. – Dissertation, Marburg/Lahn, 219 pp.
 - , 1981: Die Flußkrebse des westlichen Kärnten. – *Carinthia II*, **171/91**. Jahrg.: 267–274. Klagenfurt.
 - and von HAGEN, H. O., 1981: Differential weighting of electrophoretic data in crayfishes and fiddler crabs (Decapoda: Astacidae and Ocypodidae). – *Comp. Biochem. Physiol.*, **70B**: 393–399. Oxford.
- ARNOLD, E. N., 1981: Estimating phylogenies at low taxonomic levels. – *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, **19**: 1–35. Hamburg.
- BACESCU, M. C., 1967: Decapoda, Astacidae. In: *Fauna Republicii socialiste Romania; Crustacea Vol. IV* (9): 187–219. Bukarest.
- BIRSTEIN, M. C. & WINOGRADOW, L., 1934: Die Süßwasserdekapoden der UdSSR und ihre geographische Verbreitung. – *Zool. J. Moscow*, **13**: 39–70. Moskau.
- BOCK, F., 1925: Die Respirationsorgane von *Potamobius astacus*. – *Z. wiss. Zool.*, **124**: 51–117. Leipzig.
- BÖHME, W., 1978: Das KÜHNELTSche Prinzip der regionalen Stenözie und seine Bedeutung für das Subspezies-Problem: ein theoretischer Ansatz. – *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, **16**: 256–266. Hamburg.
- BOTT, R., 1950: Die Flußkrebse Europas. – *Abh. senckenberg. naturf. Ges.*, **483**: 1–36. Frankfurt/Main.
- , 1972: Besiedlungsgeschichte und Systematik der Astaciden W-Europas unter besonderer Berücksichtigung der Schweiz. – *Rev. Suisse Zool.*, **79**: 387–408. Genf.
- BROWN, W. J., 1959: Taxonomic problems with closely related species. – *Ann. Rev. Entomol.*, **4**: 77–98. Stanford.
- CUKERZIS, J. M., 1964: O mezvidovych otnosenijach sirokopalogo (*Astacus astacus*) i dlinopalogo (*Astacus leptodactylus*) rakov v ozerach vostočnoj Litvy. – *Zool. J. Moscow*, **43**: 172–177. Moskau.
- DRÖSCHER, W., 1906: Der Krebs, seine Pflege und sein Fang. – Neudamm, 171 pp.
- EDWARDS, J. G., 1954: A new approach to infraspecific categories. – *Syst. Zool.*, **3**: 1–20. Washington.
- ENDLER, J. A., 1980: Geographic variation, speciation, and clines. *Monographs in population biology* 10; Princeton (New Jersey), 246 pp.
- ENTZ, G., 1912: Über die Flußkrebse Ungarns. – *Math. u. naturwiss. Ber. aus Ungarn*, **30**: 67–127. Budapest.
- FAXON, W., 1914: Notes on the crayfishes in the U. S. National Museum for Comparative Zoology. – *Mem. Mus. comp. Zool. Harvard Coll.*, **40** (8): 351–427. Cambridge, Mass.

- FÖRSTER, R., 1966: Über die Erymiden, eine alte konservative Familie mesozoischer Dekapoden. – *Palaeontographica (A)*, **125**: 61–175. Stuttgart.
- HENNIG, W., 1950: Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. – Deutscher Zentralverlag, Berlin, 370 pp.
- , 1974: Kritische Bemerkungen zur Frage „Cladistic analysis or cladistic classification?“. – *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, **12**: 279–294. Hamburg.
- HERRMANN, F., 1931: Über den Wasserhaushalt des Flußkrebse. – *Z. vergl. Physiol.*, **14**: 479–524. Berlin.
- HOBBS, H. H. jr, 1974a: Synopsis of the families and genera of crayfishes (Crustacea, Decapoda). – *Smithson. Contrib. Zool.*, **164**: 1–32. Washington.
- , 1974b: A checklist of the North and Middle American crayfishes (Decapoda: Astacidae and Cambaridae). – *Smithson. Contrib. Zool.*, **166**: 1–161. Washington.
- HOFMANN, J., 1980: Die Flußkrebse. 2. Aufl., neubearbeitet und erweitert von K.-M. STREMPER. Hamburg und Berlin, 110 pp.
- HOLTHUIS, L. B., 1964: On the status of two alledgedly European crayfishes, *Cambarus typhlobius* JOSEPH, 1880, and *Austropotamobius pallipes bispinosus* KARAMAN, 1962 (Decapoda, Astacidae). – *Crustaceana*, **7**: 42–48. Leiden.
- , 1978: Decapoda. In: *Limnofauna Europaea* (hrsg. v. J. ILLIES): 231–233. Stuttgart, New York, Amsterdam.
- HUXLEY, T. H., 1880: The crayfish. New York, 371 pp.
- KAESTNER, A., 1967: Lehrbuch der speziellen Zoologie, Bd. I (2); 2. Aufl., Stuttgart, 843–1242.
- KARAMAN, M., 1962: Ein Beitrag zur Systematik der Astacidae. – *Crustaceana*, **3**: 173–201. Leiden.
- , 1963: Studie der Astacidae. – *Hydrobiologia*, **22**: 111–132. Den Haag.
- KARAMAN, S., 1929: Die Potamobiiden Jugoslawiens. – *Glasnik Zemaljskog Muzeja, Sarajevo*, **41**: 147–150. Sarajewo.
- KESSLER, K. F., 1874: Die russischen Flußkrebse. – *Bull. Soc. imp. natural. Moscou*, **48**: 343–372. Moskau.
- , 1876: Ein neuer russischer Flußkrebs. – *Bull. Soc. imp. natural. Moscou*, **50**: 1–6. Moskau.
- KRAUS, O., 1976: Phylogenetische Systematik und evolutionäre Klassifikation. – *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, **1976**: 84–99. Stuttgart.
- LAURENT, P.-J. & SUSCILLON, M., 1962: Les ecrevisses en France. – *Ann. Station centr. Hydrobiol. appl.*, **9**: 333–397. Paris.
- MARCU, O., 1929/30: Die Süßwasserdekapoden und ihre Verbreitung in der Bukovina. – *Verh. Mitt. siebenbürg. Ver. Naturk.*, **79/80**: 86–88. Hermannstadt.
- MATEUS, A., 1934: O *Astacus* de S. Martinho de Angueira (Tras-os-Montes). – *Trab. da Assoc. da Filosofia natural.*, **1**: 1–33. Oporto.
- MAYR, E., 1967: Artbegriff und Evolution. – Hamburg und Berlin, 617 pp.
- , 1974: Cladistic analysis or cladistic classification? – *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, **12**: 95–128. Hamburg.
- , 1975: Grundlagen der Zoologischen Systematik. – Hamburg und Berlin, 370 pp.
- MÜLLER, H., 1954: Die Flußkrebse. – Wittenberg, 73 pp.
- NINNI, A. P., 1886: Sul gambero fluviale italiano. – *Att. Soc. ital. Sci. natur. Mus. Civ. Stor. Natur. Mailand*, **29**: 323–326. Mailand.
- ORTMANN, A., 1897: Über „Bipolarität“ in der Verbreitung mariner Tiere. – *Zool. Jb. Syst.*, **9**: 571–595. Jena.
- REMANE, A. & SCHLIEPER, C., 1971: Biology of Brackish Water. – Die Binnengewässer, **25**, Stuttgart, 372 pp.
- SILVER, D. S. & CUKERZIS, J. M., 1964: Cislo chromosom dlinopalogo raka. – *Citologija*, **6**: 631–633. Moskau.
- SKORIKOV, A. S., 1908: Contributions a la classification des Potamobiidae d' Europe et d'Asie. – *Ann. Mus. Zool. Acad. imp. Sci.*, **12**: 115–118. Petersburg.
- SMOLIAN, K., 1925: Der Flußkrebs, seine Verwandten und die Krebsgewässer. In: *Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas*, **5**: 423–524. Stuttgart.
- STRAELEN, V. VAN, 1936: L'anciennite et la regression du genre *Homarus*. – *Mem. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. (II)*, **3**: 469–479. Brüssel.

- THIENEMANN, A., 1950: Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. – Die Binnengewässer, **18**, Stuttgart, 809 pp.
- TILDEN, J. W., 1961: Certain comments on the subspecies problem. – Syst. Zool., **10**: 17–23. Washington.
- TURKAY, M., 1977: Rote Liste der Zehnfüßigen Krebse (Decapoda). In: Rote Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland. Hrsg. v. J. BLAB et al., Münster, 44–45.
- VOELKEL, H., 1919: Beiträge zur Biologie des Flußkrebsses (*Potamobius astacus*). – Dissertation, Marburg/Lahn, 64 pp.