

MSM  
a.c.c.

N. Jb. Geol. Paläont. Mh.	1983, H. 1	5-15	Stuttgart, Januar 1983
---------------------------	------------	------	------------------------

# Die Protastacidae n. fam., fossile Vorfahren der Flußkrebse?

## The Protastacidae n. fam., fossil ancestors of the crayfishes?

Von Henning Albrecht, Marburg/Lahn

Mit 5 Abbildungen im Text

ALBRECHT, H. (1983): Die Protastacidae n. fam., fossile Vorfahren der Flußkrebse? [The Protastacidae n. fam., fossil ancestors of the crayfishes?] – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 1983 (1): 5–15; Stuttgart.

**Abstract:** A reappraisal of the relationships of Erymidae, Nephropidae and crayfishes and a revision of fossil material leads to the proposal of *Protastacidae* n. fam. The new family contains *Pseudastacus* OPPEL and *Protastacus* n. g. from the Jurassic and Cretaceous of Central Europe. They represent a transitional grade between Erymidae and crayfishes. They cannot be placed into the Nephropoidea. The position of *Palaeophoberus* GLAESSNER and *Chilenophoberus* CHONG & FÖRSTER within the Astacidea is discussed.

**Key words:** New taxon, Decapoda (Protastacidae), Jurassic, Cretaceous, anatomy, classification, biological evolution; Central Europe.

**Zusammenfassung:** Aufgrund neuer Überlegungen zum Verhältnis von Erymiden, Nephropiden und Flußkrebse und nach einer Revision fossilen Materials wird hier die Familie Protastacidae n. fam. konstituiert. Sie enthält die beiden Gattungen *Pseudastacus* OPPEL und *Protastacus* n. g. aus Jura und Kreide von Mittel-Europa. Die Protastaciden gehören in den Übergangsbereich zwischen Erymiden und Flußkrebse; sie lassen sich keinesfalls den Nephropiden zuordnen. Die Stellung von *Palaeophoberus* GLAESSNER und *Chilenophoberus* CHONG & FÖRSTER innerhalb der Astacidea wird diskutiert.

### 1. Einleitung

Die Flußkrebse bilden zusammen mit Nephropiden und Erymiden die Unterordnung Astacidea LATREILLE, 1803, eine durch gewichtige morphologische Merkmale wohldefinierte Gruppe innerhalb der Decapoden (ALBRECHT 1980). Bei den Erymiden handelt es sich ohne Zweifel um die ursprünglichsten reptanten Decapoden überhaupt (BALSS 1940; FÖRSTER 1966, 1967; GLAESSNER 1960, 1969; SCHRAM 1974). Von ihnen sind sowohl die Nephropiden als auch die Flußkrebse abzuleiten, und zwar höchstwahrscheinlich unabhängig voneinander (ALBRECHT 1980).

Die Abstammung der Nephropiden ist durch lange Fossilreihen relativ gut gesichert (FÖRSTER 1966, GLAESSNER 1960, 1969; VAN STRAELEN 1936). Bei den Flußkrebsen jedoch ist immer noch unklar, ob sie überhaupt eine monophyletische Gruppe bilden; es gibt gute Gründe für die Annahme, daß die Flußkrebse der Südhalbkugel (*Parastacoidea*) und die der Nordhalbkugel (*Astacoidea*) unabhängig aus den Erymiden hervorgegangen sind (ALBRECHT 1980). Die *Parastacoidea* sind fossil bisher nur aus dem Quartär bekannt (GLAESSNER 1969); die – allerdings spärliche und bruchstückhafte – Überlieferung der *Astacoidea* beginnt mit der Wende Jura/Kreide (VAN STRAELEN 1928).

Zwischen Erymiden und Flußkrebsen klafft jedoch bisher eine empfindliche Lücke in der fossilen Überlieferung. In diese Lücke passen nun zwei Gattungen fossiler Decapoden, die ursprünglich zum Ahnenkreis der Flußkrebse gerechnet wurden (HARBORT 1905, OPPEL 1861, VON DER MARK & SCHLÜTER 1868), die jedoch neuerdings von CHONG & FÖRSTER (1976) zu den Nephropiden gestellt werden. Bei GLAESSNER (1969) haben sie eine systematisch unsichere Stellung.

Es handelt sich um Decapoden aus marinen bzw. brackischen Schichten von Jura und Kreide. Diese Fossilien können jedenfalls nicht mehr den Erymiden zugeordnet werden. Da sie andererseits in entscheidenden Merkmalen bereits auf die Flußkrebse hinweisen, werden sie hier zu einer eigenen Familie, den *Protastacidae* n. fam. zusammengestellt. Den Flußkrebsen am nächsten steht dabei die neue Gattung *Protastacus* mit zwei Arten, deren Zuordnung bisher besonders unbefriedigend war.

Untersuchtes Material: BSM: Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München; MB: Institut für Paläontologie, Bonn; MG: Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum, Göttingen; MR: eigenes Material.

*Pacifastacus leniusculus* (STIMPSON, 1857): Lake Almanor, Kalifornien, USA (K.-M. STREMPPEL, Bremen) (MR, A1);

*Astacus astacus* (L., 1758): Augsburg, Bayern (Dr. M. KELLER jun.) (MR, A2);

*Astacus leptodactylus* ESCHSCHOLTZ, 1823: Anatolien, Türkei (Fa. LANGBEIN & Co., Hamburg) (MR, A3);

*Nephrops norvegicus* (L., 1758): Helgoland (Biologische Anstalt) (MR, N1);

*Pseudastacus pustulosus* (MÜNSTER, 1839): Malm (Jura), Solnhofener Plattenkalke, Eichstätt (BSM: AS I 671; AS I 669; 1977 IX 12);

*Protastacus antiquus* (HARBORT, 1905): ob. Wealden (Kreide), Deinsen (MG: 394–12);

*Protastacus politus* (SCHLÜTER, 1868): unt. Kreide, Ochtrup (Westf.) (MB).

## 2. Morphologische Kriterien

Im Hinblick auf die Erhaltung des vorliegenden fossilen Materials kann eine Diskussion über die Beziehungen zwischen Erymiden, Nephropiden und Flußkrebsen nur mit wenigen morphologischen Merkmalen arbeiten.

Dabei sind die wichtigsten Unterschiede folgende:

- 1) Bei den Flußkrebsen (*Astacoidea* und *Parastacoidea*) ist das letzte (8.) Thoracalsternit gegenüber den vorderen beweglich; bei Erymiden und Nephropiden sind alle Thoracalsternite fest miteinander verwachsen.

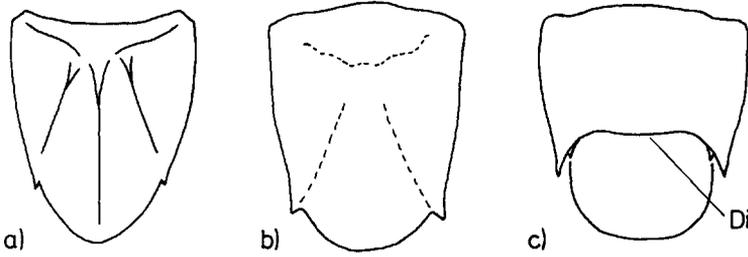


Abb. 1. Telson von (a) *Eryma* (schematisch, n. FÖRSTER 1966); (b) *Nephrops norvegicus* (MR, N1); (c) *Astacus astacus* (MR, A2); Di: Diäresis.

Fig. 1. Telson of (a) *Eryma* (schematic, after FÖRSTER 1966); (b) *Nephrops norvegicus* (MR, N1); (c) *Astacus astacus* (MR, A2); Di: diaeresis.

- 2) Das Telson der Erymiden und Nephropiden ist starr und ungeteilt, dasjenige der Flußkrebse beweglich: bei den Astacoidea durch die Bildung einer Quernaht (Diäresis: Abb. 1), bei den Parastacoidea durch eine schwächere Verkalkung des caudalen Abschnitts (vgl. die Verhältnisse bei den Palinuriden).
- 3) Der Carapax von Nephropiden und Erymiden besitzt eine von der Rostrumspitze bis zum Hinterrand durchgehende dorsomediane Häutungsstutur, die allen Flußkrebse fehlt (Abb. 2).

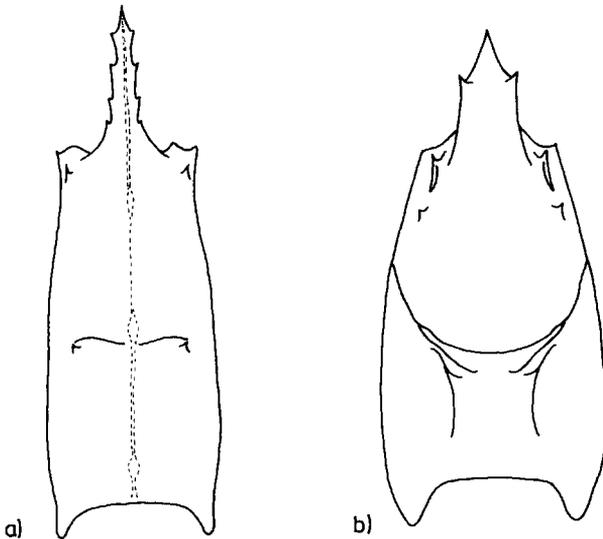


Abb. 2. Carapax von dorsal: (a) *Nephrops norvegicus* (MR, N1); (b) *Pacifastacus leniusculus* (MR, A1).

Fig. 2. Carapace, dorsal view: (a) *Nephrops norvegicus* (MR, N1); (b) *Pacifastacus leniusculus* (MR, A1).

- 4) Die Flußkrebse haben immer nur eine einzige Carapax-Hauptfurche (sie läuft bei den Parastacoidea und den Astacidae durch und ist bei den Cambaridae unterbrochen), die Nephropiden zwei, die Erymiden drei (s. u., Abb. 3).

Über die Struktur der Thoracalsternite läßt sich anhand der untersuchten Fossilien leider nichts aussagen.

Die sekundäre Unterteilung des Telsons ist ein typisches »Flußkreb-Merkmal«, obwohl die verschiedenartige Ausprägung bei den Parastacoidea und Astacoidea für analoge Erwerbung spricht. Die Beweglichkeit von Telson und letztem Thoracalsternit ist wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Anpassung an Fließgewässer zu sehen: Beides dürfte beim Schlagen mit dem Pleon rasche Schwimmspurts gegen die Strömung und auf der Flucht erleichtern (KAESTNER 1967).

Auch das Fehlen der dorsomedianen Häutungssutur ist ein gutes »Flußkreb-Merkmal«. Bei den Erymiden und Nephropiden ist die Sutur stets vorhanden. Auf die einzige bekannte Ausnahme hat FÖRSTER (1966) hingewiesen: *Eryma amalthea* (mittl. Lias) läßt die Sutur ebenfalls vermissen. Ob diese zum Basisbereich der Erymiden zu rechnende Form allerdings in die Ahnenreihe von Nephropiden und Flußkrebsen gehört, wie FÖRSTER (1966) aufgrund des Furchenmusters annimmt, ist sehr unsicher.

Die Carapaxfurchen wurden von SECRETAN (1960) und GLAESSNER (1960) als Reste alter Segmentgrenzen interpretiert und gelten seitdem als das Schlüsselmerkmal für die Evolution der Decapoden, vor allem der Astacidea. Von daher ist verständlich, daß bei der Beurteilung der Fossilien und ihrer Zuordnung innerhalb der Astacidea bisher nahezu ausschließlich das Furchenmuster berücksichtigt wurde (CHONG & FÖRSTER 1976; GLAESSNER 1960, 1969; SECRETAN 1960, 1964).

Nun hat die Untersuchung von ALBRECHT (1981) an rezentem Material gezeigt, daß die Carapaxfurchen der Astacidea keineswegs als Reste alter Segmentgrenzen interpretiert werden dürfen; es handelt sich vielmehr um mechanisch bedingte Sekundärstrukturen, die mehr oder weniger direkt durch die Verankerung bestimmter Muskeln am Carapax entstehen. Entsprechend gering ist der Wert der Furchen für phylogenetische Untersuchungen.

Das Furchenmuster läßt lediglich auf Lage und Verlauf einzelner Muskeln und ihrer Evolution schließen (ALBRECHT 1981). Für unsere Überlegungen ist nun wichtig, daß die Anheftung des *M. attractor epimeralis*, der die Epimeralwand (= Innenwand der Kiemenkammer) mit dem Carapax verbindet, die am weitesten caudal und dorsal liegenden Furchen entstehen läßt (Abb. 3, c: Furchen  $A_1$  und  $A_3$ ). Man kann also am Verlauf dieser Furchen die Gestalt der Kiemenkammer und ihren relativen Anteil am Cephalothorax ablesen. Dabei zeigt sich von den Erymiden über die Nephropiden zu den Flußkrebsen ein Trend zur Vergrößerung der Kiemenkammer. Dieser Trend hat zur Folge, daß bei den Flußkrebsen nur eine sigmoide Hauptfurche existiert, an deren mittleren Abschnitt der *M. attractor epimeralis* verankert ist (Abb. 3, c: Furche  $A_1$ ).

Insgesamt läßt sich ein Trend zum »Flußkrebshaften« also an drei morphologischen Merkmalen festmachen: an der Reduktion der dorsomedianen Häutungssu-

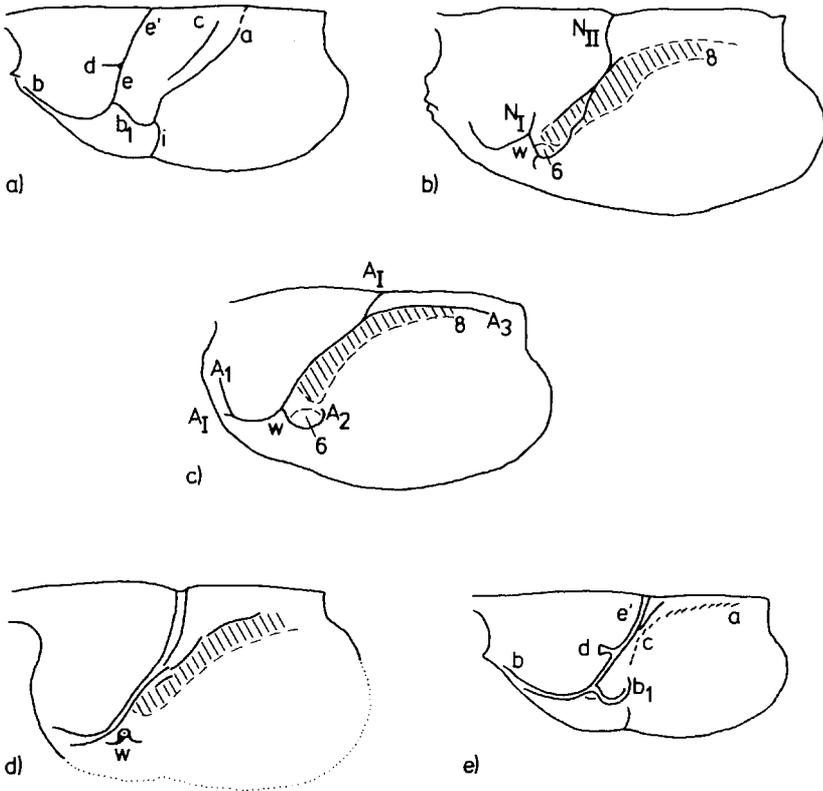


Abb. 3. Carapaxfurchen (schematisch) bei Erymiden (a), Nephropiden (b), Astaciden (c) und Protastaciden (d, e). (a) Carapax eines Erymiden (schematisch) nach FÖRSTER (1966); (b) *Nephrops norvegicus* (MR, N1); (c) *Astacus leptodactylus* (MR, A3); (d) *Pseudastacus pustulosus* (Malm; BSM, AS I 669): Rekonstruktion nach dem Original; hintere Gelenkung der Mandibel 'w' liegt frei; vermutliche Lage des *M. attractor epimeralis* (Schraffur) aus (b) und (c) erschlossen; (e) *Pseudastacus pustulosus*: Rekonstruktion nach CHONG & FÖRSTER (1976), a-e vgl. (a). - A<sub>1</sub>: Astaciden-Hauptfurche, A<sub>1-3</sub>: Nebenfurchen; N<sub>I,II</sub>: Nephropiden-Hauptfurchen; w: hintere Gelenkung der Mandibel; a-i: Erymiden-Furchen (n. CHONG & FÖRSTER 1976); 6: *M. dorsoventralis posterior*; 8 (Schraffur): *M. attractor epimeralis*; punktiert: Ergänzungen.

Fig. 3. Carapace grooves (schematic) in Erymididae (a), Nephropidae (b), Astacidae (c) and Protastacidae (d, e). (a) Carapace of an erymid (schematic) after FÖRSTER (1966); (b) *Nephrops norvegicus* (MR, N1); (c) *Astacus leptodactylus* (MR, A3); (d) *Pseudastacus pustulosus* (Malm; BSM, AS I, 669): reconstruction from the original, mandibular articulation 'w' exposed, position of *M. attractor epimeralis* (hatching) inferred from (b) and (c); (e) *Pseudastacus pustulosus*: reconstruction after CHONG & FÖRSTER (1976), a-e cf. (a). - A<sub>1</sub>: astacidean main groove, A<sub>1-3</sub>: additional grooves; N<sub>I,II</sub>: nephropidean main grooves; w: mandibular articulation; a-i: erymididean grooves (after CHONG & FÖRSTER 1976); 6: *M. dorsoventralis posterior*; 8 (hatching): *M. attractor epimeralis*; dotted: completions.

tur, an der Tendenz zur Ausbildung einer Diäresis am Telson und an einer im Vergleich zu Nephropiden und Erymiden größeren Kiemenkammer (ablesbar am Verlauf bestimmter Carapaxfurchen). Auf diesen Kriterien basiert das hier vorgeschlagene System.

### 3. Systematik

#### Protastacidae n. fam.

**Definition:** Carapax mit deutlichem Rostrum und einer sigmoiden Hauptfurche mit höchstens einer Nebenfurche; ohne dorsomediane Häutungssutur. Telson ungeteilt oder mit unvollständiger Quernaht (Diäresis); äußerer Ast der Uropoden mit Diäresis. Peraeopoden 1–3 chelat, erstes Paar viel größer als die übrigen, mit kräftigen Scheren. 2. Antennen mit kräftigen Basalgliedern.

Die Familie umfaßt die beiden Gattungen *Pseudastacus* OPPEL (ob. Jura, Bayern) und *Protastacus* n. g. (unt. Kreide, Westfalen), wobei die letztere als Typusgattung gewählt wird.

**Bemerkungen:** Eine morphologische Abgrenzung der Protastacidae gegen die Flußkrebse ist bezeichnenderweise schwierig. Schon OPPEL (1861) war unschlüssig, ob er die Exemplare von *Pseudastacus* nicht mit der Gattung *Astacus* vereinigen sollte. Die beiden Arten von *Protastacus* n. g. (s. u.) wurden daher wegen ihrer großen Übereinstimmung mit den Flußkrebsen von den beschreibenden Autoren zunächst der Gattung *Astacus* zugeordnet.

Der Grund für die Errichtung einer eigenen Familie liegt im wesentlichen darin, daß die Diäresis des Telsons – wenn vorhanden – stets unvollständig ist und daß zu der Carapax-Hauptfurche höchstens eine einzige Nebenfurche hinzutritt (bei den Astaciden bestehen drei Nebenfurchen). Außerdem handelt es sich hier um marine bzw. brackische Funde aus Jura und Kreide.

#### *Protastacus* n. g.

Typusart: *Astacus politus* SCHLÜTER, 1868; Abb. 4, a und b.

**Diagnose:** Carapax ohne dorsomediane Häutungssutur, mit einer deutlichen Hauptfurche, ohne Nebenfurchen. Telson mit unvollständiger Diäresis.

Brackwasserablagerungen des ob. Wealden (Kreide) von Westfalen. Enthält außer der Typusart noch *Astacus antiquus* HARBORT, 1905 (Abb. 4, c und d).

**Eingehende Beschreibung:** Siehe VON DER MARK & SCHLÜTER (1868) und HARBORT (1905).

**Bemerkungen:** Aufgrund der diagnostischen Merkmale ist *Protastacus* in die unmittelbare Nähe der Astacoidea zu stellen, wie es bereits HARBORT (1905) und VON DER MARK & SCHLÜTER (1868) in ihren Beschreibungen durch den Gattungsnamen *Astacus* zum Ausdruck gebracht haben.

Ob *Protastacus* (wie auch *Pseudastacus*) in die direkte Ahnenreihe der Astacoidea gehört oder ob es sich um eine Nebenlinie handelt, ist nicht zu entscheiden,

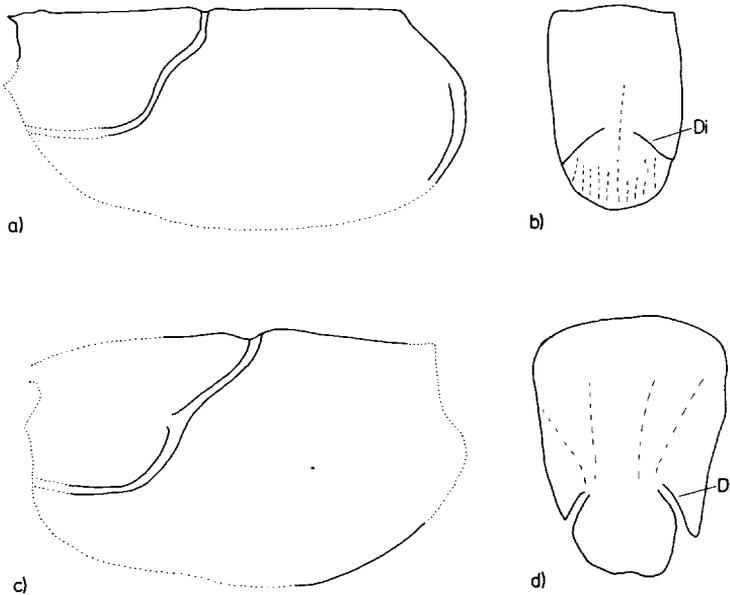


Abb. 4. Carapax und Telson von *Protastacus* n. g. – (a, b) *P. politus* (SCHLÜTER, 1868) (MB), unt. Kreide von Ochtrup/Westfalen; (c, d) *P. antiquus* (HARBORT, 1905) (MG, 394-12), ob. Wealden von Deinsen. – (a, c) Rekonstruktion nach dem Original; punktiert: Ergänzungen; (b) nach VON DER MARK & SCHLÜTER (1868); (d) nach HARBORT (1905); Di: Diäresis.

Fig. 4. Carapace and telson of *Protastacus* n. g. – (a, b) *P. politus* (SCHLÜTER, 1868) (MB, Lower Cretaceous, Ochtrup/Westfalia; (c, d) *P. antiquus* (HARBORT, 1905) (MG, 394-12), Upper Wealden, Deinsen. – (a, c) reconstruction from the original; dotted: completions; (b) after VON DER MARK & SCHLÜTER (1868); (d) after HARBORT (1905); Di: diaeresis.

solange die Ausprägung wichtiger Merkmale wie die der Thoracalsternite und der Gonopoden unbekannt ist.

#### 4. Begründungen

Das Telson von *Pseudastacus* ist noch starr und ungeteilt wie bei Erymiden und Nephropiden; die dorsomediane Häutungssutur jedoch fehlt.

Der Verlauf der Carapaxfurchen bei *Pseudastacus* (Abb. 3d) ist keinesfalls mit dem der Nephropiden (Abb. 3b) oder gar der Erymiden (Abb. 3a) zu vergleichen. Die Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei den Astaciden ist vielmehr unübersehbar (vgl. Abb. 3c mit d): Von der breiten, leicht sigmoiden Hauptfurche geht eine einzige schwache Nebenfurche ab, die den caudalen Verlauf des *M. attractor epimeralis* markiert. Es kommt hinzu, daß bei dem vorliegenden Stück, dem Original OPPELS (1861), die hintere Gelenkung der Mandibel sichtbar ist (s. »w« in Abb.

3d). Sie wurde offenbar bei der Einbettung durch den Carapax hindurchgedrückt. Ihre Lage zur Hauptfurche unterstreicht die Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei den Flußkrebse.

CHONG & FÖRSTER (1976) gehen von der Interpretation der Furchen nach GLAESSNER (1960) und SECRETAN (1960) aus (s. o., 2): Sie versuchen dementsprechend, das Furchenmuster von *Pseudastacus* mit dem der Erymiden zu homologisieren (vgl. Abb. 3a mit e). Das führt jedoch zu einer Fehlinterpretation (Abb. 3c). Denn bei der Struktur »d« ist am Original wohl eine Skulpturierung des Panzers erkennbar, keinesfalls aber eine Furche. Bei dem Gebilde »c/a« dürfte es sich um den Verlauf des M. attractor epimeralis (8 in Abb. 3c) handeln; eine Furche ist auch hier nicht zu finden. Auch »b<sub>1</sub>« war am Original nicht zu sehen, sondern nur eine Bruchlinie des Panzers, die aber wie erwähnt daher rührt, daß die Mandibelgelenkung sich durch den Panzer gedrückt hat.

Insgesamt ist die Einordnung von *Pseudastacus* in die Nephropiden durch CHONG & FÖRSTER (1976) nicht vertretbar. Das Fehlen der dorsomedianen Häutungssutur und das Furchenmuster rechtfertigen vollkommen die Zuordnung dieser Gattung zu den Protastaciden.

Die Morphologie von *Protastacus* spricht für sich (Abb. 4): Das Fehlen der Häutungssutur, der Beginn einer Diäresis am Telson und der Besitz nur einer Carapax-Hauptfurche, in diesem Falle sogar ohne Nebenfurchen, lassen weder eine Einordnung dieser Gattung in die Nephropiden noch eine Vereinigung mit der Gattung *Pseudastacus* (s. CHONG & FÖRSTER 1976) zu. Auf der anderen Seite können solche Brackwasserfunde aus der unteren Kreide auch nicht direkt zu *Astacus* gestellt werden, wie es HARBORT (1905) und VON DER MARK & SCHLÜTER (1868) taten. So erscheint die Einführung der Gattung *Protastacus* für diese beiden Arten notwendig.

## 5. Zur Bedeutung der Protastaciden

Es spricht vieles dafür, daß Nephropiden und Flußkrebse unabhängig voneinander und zu verschiedenen Zeiten aus den Erymiden hervorgegangen sind (ALBRECHT 1980).

Die Erymiden, typische Bewohner der Küstensäume flacher Epikontinentalmeere, starben zu Beginn des Tertiär aus, höchstwahrscheinlich unter der Konkurrenz der Brachyuren. Die Nephropiden, die den Erymiden in vielen morphologischen Details außerordentlich nahe stehen (FÖRSTER 1966), wichen in tieferes Wasser aus; nach VAN STRAELEN (1936) stellen sie eine echte Reliktgruppe dar.

Die Vorfahren der Flußkrebse bilden einen früheren Seitenast der Erymiden; sie konnten im Süßwasser z. T. ohne jede Konkurrenz eine erfolgreiche Radiation beginnen.

Eine direkte Abstammung der Flußkrebse von den Nephropiden ist schon aus zeitlichen Gründen kaum denkbar: Die Nephropiden erscheinen zu Beginn der Kreide, die Flußkrebse bereits an der Wende Jura/Kreide mit echten Süßwasserformen (VAN STRAELEN 1928). Die Protastaciden können kaum zwischen den beiden Gruppen vermitteln, da sie mit *Pseudastacus* bereits im Jura vorhanden sind.

Die Protastaciden zeigen vielmehr in wichtigen morphologischen Merkmalen Charakteristika einer bislang fehlenden Übergangsgruppe zwischen Erymiden und Flußkrebse, ganz gleich, ob sie in die direkte Ahnenreihe der Flußkrebse gehören oder ob sie ein Seitenzweig dieser Vorfahren sind.

In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, daß es zwei weitere jurassische Decapoden gibt, die man in den Übergangsbereich zwischen Erymiden und Flußkrebse stellen könnte, ohne sie den Protastaciden direkt zuzuordnen: *Palaeophoberus* GLAESSNER, 1932 (unt. Dogger, Württemberg) und *Chilenophoberus* CHONG & FÖRSTER, 1976 (mittl. Oxfordium, Chile) (Abb. 5). Bei *Palaeophoberus* fehlt die dorsomediane Häutungssutur in ihrem caudalen Teil (FÖRSTER 1966, GLAESSNER 1932), bei *Chilenophoberus* fehlt sie völlig (CHONG & FÖRSTER 1976). Der Carapax beider Gattungen zeigt nur eine Hauptfurche (Abb. 5: H), deren Verlauf der Astaciden-Hauptfurche ( $A_1$  in Abb. 3c) recht nahe kommt.

Die dazu parallel verlaufende gestrichelte und dorsal schraffierte Linie dürfte wie bei den Astaciden der unteren Grenze des *M. attractor epimeralis* (8) entsprechen und nicht einer Furche, wie CHONG & FÖRSTER (1976) annehmen. Die mediolateral nach hinten und oben abzweigende Nebenfurche kennzeichnet somit die obere Grenze dieses Muskels in entsprechender Weise wie bei den Astaciden die Furche  $A_3$  (Abb. 3c). Form und Ausdehnung der Kiemenkammer kommen demnach den Verhältnissen bei den Flußkrebse näher als denen bei den Nephropiden (Abb. 3b). Nimmt man die Reduktion bzw. das Fehlen der Häutungssutur hinzu, so erscheint die Einordnung dieser beiden Gattungen in die Nephropiden (CHONG & FÖRSTER 1976, FÖRSTER 1966, GLAESSNER 1932) zumindest fraglich.

Es bleiben einige Probleme übrig, die sich erst durch neue und vor allem besser erhaltene Funde lösen lassen. So ist bis heute fraglich, ob die Flußkrebse überhaupt eine monophyletische Gruppe darstellen oder ob man nicht mindestens

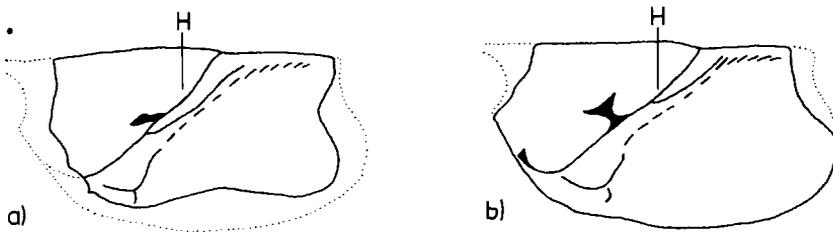


Abb. 5. (a) *Palaeophoberus suevicus* (QUENSTEDT, 1867), unt. Dogger, Württemberg; (b) *Chilenophoberus atacamensis* CHONG & FÖRSTER (1976), unt. Malm, Chile. Nach CHONG & FÖRSTER (1976); punktiert: Ergänzungen.

Fig. 5. (a) *Palaeophoberus suevicus* (QUENSTEDT, 1867), Lower Dogger, Württemberg; (b) *Chilenophoberus atacamensis* CHONG & FÖRSTER, 1976, Lower Malm, Chile. After CHONG & FÖRSTER (1976); dotted: completions.

zwei fossile Stammgruppen zu erwarten hat, eine für die Nord- und eine für die Südhemisphäre (s. o., 1). Das könnte bedeuten, daß die südhemisphärische Form *Chilenophoberus* aus der näheren Verwandtschaft der wohl rein nordhemisphärischen Protastacidae auszuscheiden hat.

Unklar bleibt ferner, wann und wie sich die Astacoidea (die Flußkrebse der Nordhalbkugel) in zwei bzw. drei Gruppen aufgespalten haben: in die europäischen Astacidae, die nordamerikanischen Cambaridae und die nordostasiatische Gattung *Cambaroides*, die man besser ebenfalls als eine eigene Familie betrachtet (ALBRECHT 1980).

### Danksagung

Dr. R. FÖRSTER (München), Prof. Dr. H. REMY (Bonn) und Dr. S. RITZKOWSKI (Göttingen) bin ich für ihr freundliches Entgegenkommen und für ihre Hilfsbereitschaft bei der Ausleihe des fossilen Materials zu großem Dank verpflichtet. Prof. Dr. H.-O. v. HAGEN (FB Biologie, Marburg) und Prof. Dr. G. HAHN (FB Geowissenschaften, Marburg) danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

### Literatur

- ALBRECHT, H. (1980): Untersuchungen zur Evolution und Systematik der europäischen Flußkrebse und ihrer Verwandten. – Diss., Philipps-Univ. Marburg: 219 S.; Marburg.
- (1981): Zur Deutung der Carapaxfurchen der Astacidea (Crustacea, Decapoda). – Zool. Scripta, 10: 265–271; Stockholm.
- BALSS, H. (1940): Decapoda I, II. In: BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs V, 1; Leipzig.
- CHONG, G. & FÖRSTER, R. (1976): *Chilenophoberus atacamensis*, a new decapod crustacean from the middle Oxfordian of the Cordillera de Domeyko, Northern Chile. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 1976 (3): 145–156; Stuttgart.
- FÖRSTER, R. (1966): Über die Erymiden, eine alte konservative Familie der mesozoischen Dekapoden. – Palaeontographica A, 125: 61–175; Stuttgart.
- (1967): Die reptanten Dekapoden der Trias. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 128: 136–194; Stuttgart.
- GLAESSNER, M. F. (1932): Zwei ungenügend bekannte mesozoische Dekapodenkrebse (*Pemphix sueuri* und *Palaeophoberus suevicus*). – Paläont. Z., 14: 108–121; Berlin.
- (1960): The fossil decapod crustacea of New Zealand and the evolution of the order Decapoda. – Paleont. Bull., 31: 63 pp; Wellington.
- (1969): Decapoda. In: Treatise on Invertebrate Paleontology R, Arthropoda 4, 2; Lawrence.
- HARBORT, E. (1905): Die Fauna der Schaumburg-Lippe'schen Kreidemulde. – Abh. königl. preuss. geol. Landesanstalt, 45, Astacidae: 17–24; Berlin.
- KAESTNER, A. (1967): Lehrbuch der speziellen Zoologie, 1, 2. Teil: Crustacea, 2. Aufl.; Stuttgart.
- OPPEL, A. (1861): Die Arten der Gattungen *Eryma*, *Pseudastacus*, *Magila* und *Etallonia*. – Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ., 17: 355–361; Stuttgart.

- SCHRAM, F. R. (1974): Convergences between late palaeozoic and modern caridoid Malacostraca. – Syst. Zool., 23: 323–332; Washington.
- SECRETAN, S. (1960): Essai d'interprétation des sillons des Crustacés Décapodes Astacoures. – C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci., 250: 168–169; Paris.
- (1960): Observations relatives au processus d'évolution des sillons chez les Crustacés Décapodes Macroures. – C. R. hebd. Séanc. Acad. Sci., 251: 1551–1553; Paris.
- (1964): Les Crustacés Décapodes du Jurassique supérieur et du Crétacé de Madagascar. – Mém. Mus. nat. Hist. nat. (C), 14: 1–224; Paris.
- VAN STRAELEN, V. (1928): On a fossil freshwater crayfish from Eastern Mongolia. – Bull. geol. Soc. China, 7: 133–135; Peking.
- (1936): L'ancienneté et la régression du genre *Homarus*. – Mém. Mus. Roy. Hist. nat. Belg. Sér. 2, 3: 469–479; Brüssel.
- VON DER MARK, W. & SCHLÜTER, C. (1868): Neue Fische und Krebse aus der Kreide von Westfalen. – Palaeontographica, 15: 269–305; Stuttgart.

Bei der Tübinger Schriftleitung eingegangen am 17. August 1982.

Anschrift des Verfassers:

Dr. H. ALBRECHT, FB Biologie/Zoologie, Philipps-Universität Marburg, Lahnberge,  
PF 1929, D-3550 Marburg/Lahn.