

## Ursprung und Evolution der Flußkrebse (Crustacea, Astacida)

Von GERHARD SCHOLTZ

Vortrag auf der Wissenschaftlichen Sitzung am 13. Dezember 1994

### Abstract: Origin and evolution of freshwater crayfishes (Crustacea, Astacida)

The present investigation deals with the problems of monophyly and phylogenetic relationships of freshwater crayfishes (Astacida). Furthermore, the question of the invasion into freshwater and some zoogeographical aspects are addressed. Arguments for a polyphyletic origin of freshwater crayfishes and for the assumption of multiple invasions into freshwater are discussed. These hypotheses suffer from the fact that they are not based on the method of phylogenetic systematics and that the questions of monophyly and the invasion into freshwater have often been confused. Applying the phylogenetic systematic approach, some clearcut conclusions can be drawn. Freshwater crayfishes are not closely related to homarids but constitute a large taxon with Thalassinida, Anomala and Brachyura. A number of embryonic, postembryonic and adult characters clearly indicates freshwater crayfish monophyly. Within the freshwater crayfishes, the Southern Hemisphere Parastacoidea is the sister-group of the Northern Hemisphere Astacoidea. The Astacoidea include the clearly monophyletic Cambaridae and its putative sister-group, the Astacidae, whose monophyly is uncertain. Based on the phylogenetic systematics of freshwater crayfishes, the problem of invasion into freshwater is discussed. Many freshwater crayfish apomorphies, in particular aspects of the direct development and the maternal brood care, are interpreted to be adaptations to a life in freshwater. Thus it is inferred that the last common stem species of the recent freshwater crayfishes already inhabited freshwater. From the geographical distribution of recent freshwater crayfishes it is concluded that the invasion into freshwater must have occurred in the „super-continent“ Pangaea during the Triassic period. This conclusion is supported by paleontological data. After the breakup of Pangaea, the Parastacoidea has evolved in Gondwana, the Astacoidea in Laurasia. Open questions of freshwater crayfish zoogeography are discussed. It is speculated whether the presence of freshwater crayfishes in Madagascar and their absence in Africa and India is due to a relatively late separation of Madagascar from Gondwana. The disparate distribution of Astacidae (Europe and western North-America) and of the Cambaridae (eastern North- and Middle-America and east Asia) might be explained with an early separation of a Laurasian crayfish species into a northern and southern population. The Astacidae of North-America and the Cambaridae of east Asia would then represent relict faunas.

## Einleitung

Flußkrebse (Astacida) gehören sicherlich zu den bekanntesten Vertretern der Krebstiere (Crustacea). Dies spiegelt sich in einer Reihe populärer Zusammenfassungen ihrer Biologie wider (z.B. MÜLLER 1954, ANDRÉ 1960, HOFMANN 1971, MERRICK 1993). Aber auch als Forschungsobjekte der verschiedensten zoologischen Disziplinen spielen Flußkrebse eine besondere Rolle. Schon 1880 hat THOMAS HUXLEY das gesamte Spektrum der zoologischen Methoden und Fragestellungen seiner Zeit am Beispiel des Flußkrebse monographisch dargestellt. Nicht zuletzt, weil Flußkrebse als Nahrungsmittel große ökonomische Bedeutung haben, sind viele Aspekte der Flußkrebsebiologie gut untersucht. Die wissenschaftliche Literatur über Flußkrebse ist fast unüberschaubar geworden (HART & CLARK 1987). Alle zwei bis drei Jahre veranstaltet die International Association of Astacology eine Konferenz, deren Ergebnisse jeweils in einem umfangreichen Buch veröffentlicht werden (die Serie: „Freshwater Crayfish“). Einige grundlegende Fragen zum Ursprung, zur Phylogenese und Evolution sowie zur Zoogeographie von Flußkrebsen sind dennoch weitgehend ungeklärt oder werden kontrovers und teilweise auf einer recht spekulativen Ebene diskutiert. Dies liegt nicht zuletzt daran, daß eine phylogenetische Analyse der Astacida mit HENNIGS Methode (1950, 1966) meines Wissens bisher noch nicht durchgeführt wurde. Die vorliegende Arbeit behandelt die Probleme der Monophylie der Astacida, ihrer Einwanderung in das Süßwasser und der geographischen Verbreitung der rezenten Flußkrebsegruppen. Darüber hinaus wird der Versuch unternommen, die phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Flußkrebse zu analysieren.

## Taxonomie

Bei den Flußkrebsen werden nach HOBBS (1988) drei größere Gruppen unterschieden: Die Astacidae, die Cambaridae und die Parastacidae. Astacidae und Cambaridae werden als Astacoidea zusammengefaßt und den Parastacoidea, die nur die Parastacidae umfassen, gegenübergestellt (HOBBS 1988). Die Astacidae sind eine relativ artenarme Gruppe (ca. 12 Arten werden zur Zeit anerkannt) mit relativ einheitlicher Lebensweise. Ihre Verbreitung umfaßt Europa, das vordere Asien und den Westen Nordamerikas (Abb. 1). Die Cambaridae zeigen sehr unterschiedliche Anpassungen (z.B. treten blinde Höhlenformen auf) und eine hohe Artenzahl (über 200 Arten). Sie kommen hauptsächlich im Zentrum und im Osten Nord- und Mittelamerikas sowie mit einigen Arten in Ostasien vor (Abb. 1). Die Parastacidae sind auf die Südhalbkugel beschränkt (Südamerika, Australien, Neu-Guinea, Neuseeland, Madagaskar) (Abb. 1).

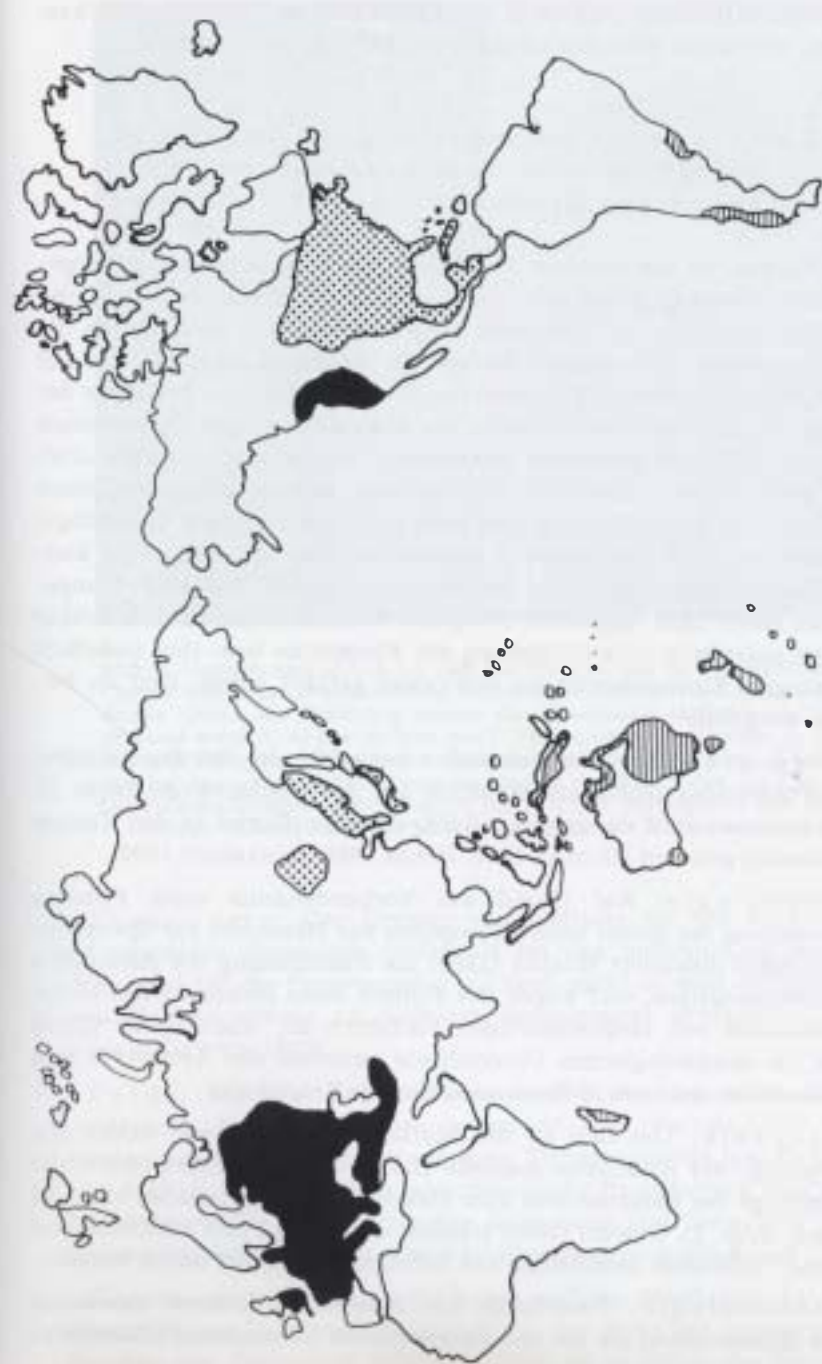


Abb. 1. Geographische Verbreitung der rezenten Flußkrebse. Astacidae: schwarz, Cambaridae: punktiert, Parastacidae: gestreift (nach HOBBS 1988, BANARSCU 1990).

Ihre größte ökologische Vielfalt (z.B. Landformen) und die höchste Artenzahl (ca. 100 Arten) erreichen sie auf dem australischen Kontinent.

Zur Frage des polyphyletischen Ursprungs  
der Flußkrebse und ihrer mehrmalig  
unabhängigen Einwanderung ins Süßwasser

Die Fragen, ob alle rezenten Flußkrebse einen gemeinsamen phylogenetischen Ursprung haben oder nicht und ob die Flußkrebse ein- oder mehrfach vom Meer ins Süßwasser eingewandert sind, beschäftigen die Astacologen seit über hundert Jahren. Die Ansichten dazu sind bis auf den heutigen Tag durchaus kontrovers. Häufig werden die Probleme der Monophylie und der Einwanderung ins Süßwasser in den Diskussionen vermengt. Daß dies aber zwei voneinander unabhängige Aspekte sind, wird weiter unten ausgeführt. Die meisten Autoren gehen von einer Polyphyly der Flußkrebse aus und auch von einer mehrfach unabhängigen Besiedlung des Süßwassers. Letzteres wird teilweise sogar für kleinere Verwandtschaftsgruppen wie die europäischen Flußkrebse angenommen (BOTT 1950, ALBRECHT 1983). Die Tatsachen, die zu dem Schluß auf eine polyphyletische Entstehung der Flußkrebse bzw. ihre mehrfach unabhängige Einwanderung ins Süßwasser geführt haben, sind im folgenden aufgelistet:

**Zoogeographie:** Die Astacoidea besiedeln die Nordhemisphäre, die Parastacoidea leben ausschließlich auf der Südhalbkugel (Abb 1). Beide Gruppen sind durch einen flußkrebsefreien Gürtel in den Tropen voneinander getrennt (HUXLEY 1880, HOBBS 1988, BANARESCU 1990).

**Morphologie:** Auf Grund des Vorhandenseins eines Petasma (Umwandlung der ersten beiden Pleopoden der Männchen zur Spermienübertragung) diskutiert HUXLEY (1880) die Abstammung der Astacoidea von Hummerartigen, und wegen des Fehlens eines Petasma leitet er die Parastacoidea von langustenartigen Vorfahren ab. Auch SMITH (1912) betont die morphologischen Unterschiede zwischen den Astacoidea und Parastacoidea und vertritt deren unabhängige Entstehung.

**Ontogenie:** Um sich an der Mutter festzuklammern, bilden die Schlüpflinge der Astacoidea spezielle Haken an den 1. Pereiopoden, die Schlüpflinge der Parastacoidea aber Haken an den Pereiopoden vier und fünf aus (Abb. 2). GURNEY (1935) schließt daraus, daß sich nördliche und südliche Flußkrebse unabhängig ans Süßwasser angepaßt haben müssen.

**Paläontologie:** Fossilfunde von Astacoidea datieren wesentlich früher (Mesozoikum) als die von Parastacoidea (Neozoikum) (GLAESSNER 1969).

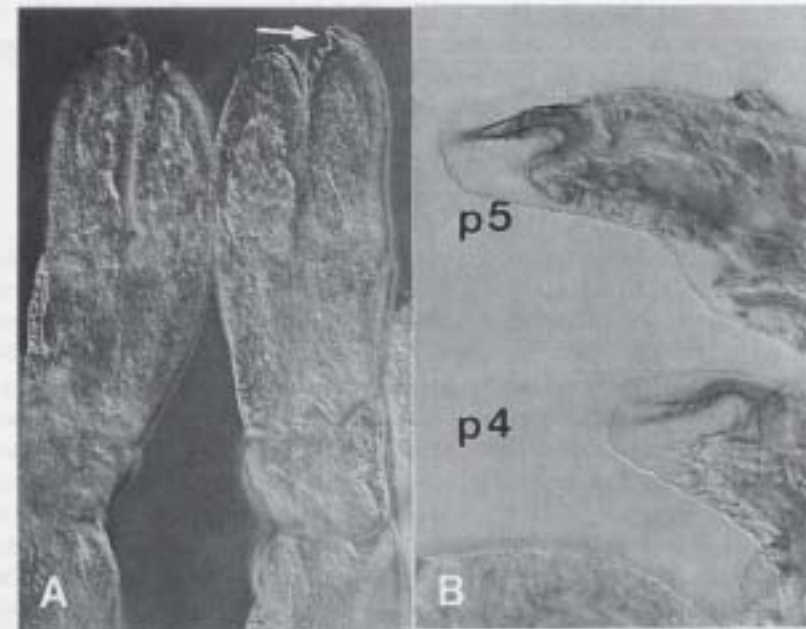


Abb. 2. Dornen und Haken an den Pereiopoden des Schlüpfstadiums von *Cherax destructor* (Parastacidae). Differential-Interferenz-Kontrast Mikroskopie. Durch die Fixierung konnte die embryonale Cuticula nicht mehr gehäutet werden. A) Die Spitzen der 1. Pereiopoden. Die Dornen an Propodus und Dactylus bilden keine rückwärts gekrümmten Haken (Pfeil), wie dies bei den ersten postembryonalen Stadien der Astacoidea der Fall ist. B) Die Hakenbildungen an den Dactyli der 4. und 5. Pereiopoden (p4, p5), mit denen sich die Jungtiere an den Pleopoden der Mutter verankern.

**Physiologie:** Der Umsatz von Natrium ist bei Vertretern der Parastacoidea wesentlich größer als bei den untersuchten Astacoidea. Dies wird für die Parastacoidea als noch nicht so weit fortgeschrittene evolutive Anpassung an Süßwasserbedingungen interpretiert (GREENAWAY & LAWSON 1982).

**Parasitologie:** Die Astacoidea werden von den zu den Anneliden gehörenden Branchiobdelliden parasitiert. Die Parastacoidea dagegen werden von der Plathelminthengruppe Temnocephalida besiedelt (ALDERMAN & POLGLASE 1988). Diese unterschiedliche Parasitierung wird ebenfalls als Argument für die unabhängige Entstehung und Besiedlung des Süßwassers von Astacoidea und Parastacoidea gewertet (siehe BALSS 1961).

Eine sinnvolle Diskussion der Frage nach der Häufigkeit der Einwanderung in das Süßwasser kann nur auf der Basis des phylogenetischen Systems der Flußkrebse erfolgen. Dazu ist es nötig, die Position der

Flußkrebse innerhalb der Decapoda zu beleuchten, die Frage der Monophylie zu klären und Hypothesen zu den phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Flußkrebse aufzustellen.

#### Die Position der Astacida im phylogenetischen System der Reptantia

Auf Grund vieler morphologischer Übereinstimmungen und dem ähnlichen Habitus wurden die Flußkrebse (Astacida) traditionellerweise mit den meeresbewohnenden Hummern (Homarida) in einer Gruppe (Astacura, syn.: Astacidea, Homaridea) vereinigt (z.B. BORRADAILE 1907, GRUNER 1993). Eine neuere phylogenetische Analyse der Decapoda Reptantia kommt zu dem Ergebnis, daß die Astacida nicht näher mit den Hummern verwandt sind und daß es sich bei den Übereinstimmungen beider Gruppen um ursprüngliche (plesiomorphe) Merkmale handelt (SCHOLTZ & RICHTER 1995). Nach dieser Untersuchung gehören die Flußkrebse zu einem großen Taxon, welches neben den Astacida auch die Thalassinida, Anomala und Brachyura beinhaltet (Abb. 3). Die entscheidende Apomorphie dieses Taxons, das den Namen Fractosternalia erhalten hat, ist ein frei bewegliches 8. Thorakalsternit, welches deutlich von den davorliegenden, einen einheitlichen Komplex bildenden Thoraxsterniten, abgesetzt ist. Für die Reptantia ursprünglich ist ein thorakaler Sternalkomplex, in welchen auch das 8. Sternit unbeweglich integriert ist. Dieser Zustand ist z.B. bei Hummern und Langusten vorhanden. Bei den Brachyuren tritt sekundär wieder ein dem ursprünglichen Muster ähnlicher Zustand auf; bei manchen Vertretern ist rudimentär noch die Herleitung von einer Ahnenform mit beweglichem 8. Sternit erkennbar (SCHOLTZ & RICHTER 1995). Die genaue Position der Astacida innerhalb der Fractosternalia ist allerdings unklar. Sie sind entweder die Schwestergruppe aller anderen Taxa der Fractosternalia oder der Thalassinida (Abb. 3). Einige Argumente sprechen allerdings eher für die erste Annahme (SCHOLTZ & RICHTER 1995).

#### Argumente für die Monophylie der Astacida

Die Vorstellung, daß die Flußkrebse monophyletischen Ursprungs sind und möglicherweise auch nur einmal ins Süßwasser vorgedrungen sind, wurde dezidiert bisher nur von ORTMANN (1897) vertreten. ORTMANN (1897) betonte die Gesamtähnlichkeit der Astacida und entwickelte ein weltweites Szenario zur Besiedlungsgeschichte des Süßwassers und der Wanderung und Evolution der verschiedenen Flußkrebgruppen. Allerdings lag zu dieser Zeit ALFRED WEGENERS Theorie zur Kontinentalver-

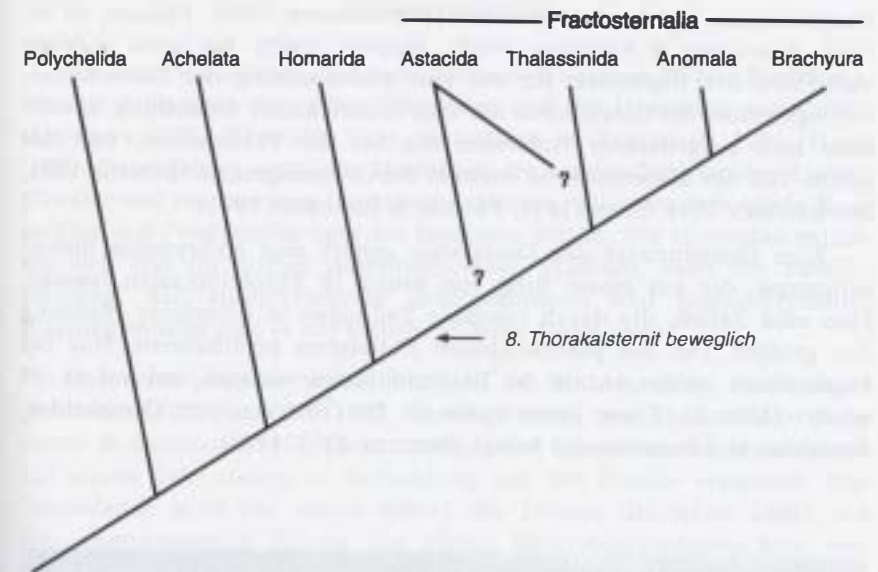


Abb. 3. Entwurf des phylogenetischen Systems der Decapoda Reptantia (nach SCHOLTZ & RICHTER 1995). Auf Grund des beweglichen 8. Thorakalsternites gehören die Flußkrebse (Astacida) zusammen mit den Thalassinida, Anomala und Brachyura zum Monophylum Fractosternalia. Die Flußkrebse sind also nicht näher mit den Hummern (Homarida) verwandt. Die genaue Position der Astacida innerhalb des Taxons Fractosternalia ist noch ungeklärt.

schiebung noch nicht vor, so daß ORTMANN (1897) seine Hypothesen auf Schwankungen des Meeresspiegels und angenommene ehemalige Landverbindungen aufbauen mußte. Auf Grund von embryologischen Studien komme ich ebenfalls zu dem Schluß, daß die Astacida ein Monophylum darstellen (SCHOLTZ 1993).

Im folgenden werden nun die Evidenzen für einen monophyletischen Ursprung der Flußkrebse herausgearbeitet. Es gibt eine ganze Reihe von abgeleiteten (apomorphen) Merkmalen, die für ein Monophylum Astacida sprechen.

#### Embryonale Merkmale

– Die Gastrulation der Flußkrebse erfolgt trotz des dotterreichen Eies als Invagination. Dabei bildet sich am Boden des Blastoporus zunächst eine Aufwölbung. Später flacht sich der durch die Invagination gebildete Hohlraum ab und bildet ein großes scheibenförmiges Gebilde unter dem Keimstreif (Abb. 4). Dieser Vorgang ist für Vertreter der Astacoidea und

Parastacoidea beschrieben worden (REICHENBACH 1886, CELADA et al. 1991, SANDEMAN & SANDEMAN 1991, SCHOLTZ 1992). Bei allen anderen Vertretern der Reptantia, für die eine Beschreibung der Gastrulation vorliegt, bildet der Blastoporus nur eine relativ kleine Eindellung, es entsteht kein ausgedehnter Hohlraum wie bei den Flußkrebse, und der größte Teil des Mesentoderms entsteht durch Immigration (BUMPUS 1891, BUTSCHINSKY 1894, TERAO 1919, FIORONI & BANDERET 1971).

- Zum Grundmuster der Decapoden gehört eine embryonale Sprossungszone, die aus einem Ring von genau 19 Ektoteloblasten besteht. Dies sind Zellen, die durch inäquale Teilungen in anteriorer Richtung den größten Teil des postnauplialen Ektoderms proliferieren. Nur bei Flußkrebse ist die Anzahl der Ektoteloblasten variabel und auf ca. 40 erhöht (Abb. 5). Diese Apomorphie ist für Vertreter der Cambaridae, Astacidae und Parastacidae belegt (SCHOLTZ 1992, 1993).

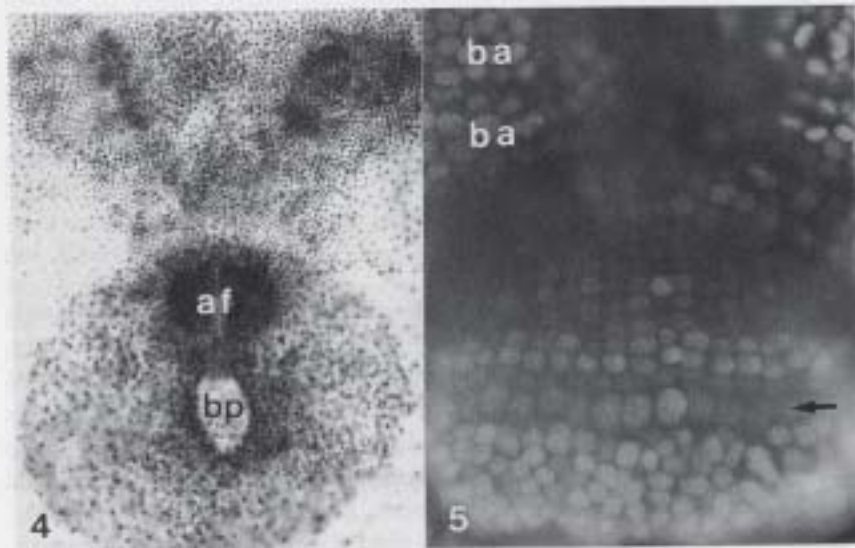


Abb. 4. Späte Phase der Gastrulation bei *Cherax destructor* (Parastacidae). Kernfärbung, oben ist vorne. Der Blastoporus (bp) ist groß und weit geöffnet. Das invaginierte Material bildet eine abgeflachte Blase, erkennbar an der kreisförmigen dunkleren Region. Vor dem Gastrulationszentrum haben sich die Anlagen der Augenregion, der vordersten Segmente und der Schwanzpapille differenziert. Letztere umgibt den sich bildenden After (af).

Abb. 5. Ventralansicht auf die Schwanzpapille eines Embryos von *Cherax destructor* (Parastacidae). Fluoreszenz-Kernfärbung, oben ist vorne. Bei dieser Darstellung sind ca. 15 ventrale Ektoteloblasten in Querreihe sichtbar (Pfeil). Die regelmäßig angeordneten kleineren Zellen vor den Ektoteloblasten sind deren Abkömmlinge. Weiter vorne sind segmentale Beinanlagen (ba) zu erkennen.

### Juvenilmerkmale

- Bei den Flußkrebse sind beim Schlüpfen aus dem Ei alle Extremitäten mit Ausnahme der ersten Pleopoden und der Uropoden ausgebildet (ANDREWS 1907, ZEHNDER 1934, SANDEMAN & SANDEMAN 1991, HAMR 1992). Dabei fehlen sämtliche Merkmale, die bei den freilebenden Larven (Zoealarven) der marinen Reptantia auftreten, wie etwa beborstete Exopoditen der Pereiopoden oder ein konkaves Telson. Die Uropoden entfalten sich erst im dritten postembryonalen Stadium, nach der zweiten Häutung. Ein entsprechendes Schlüpfstadium und postembryonales Häutungsmuster gibt es bei keinem anderen Decapoden.

- Das erste postembryonale Stadium ist bei Astacidae, Cambaridae (ANDREWS 1907, BAUMANN 1932, ZEHNDER 1934) und Parastacidae (SANDEMAN & SANDEMAN 1991, HAMR 1992) an den Pleopoden des Muttertieres mit einem Telsonfaden in Verbindung mit der Eihülle verankert. Der Telsonfaden wird von einem Sekret des Telsons (BAUMANN 1932), der zusammengezogenen Exuvie des letzten Embryonalstadiums bzw. von der inneren Eihülle gebildet. Entsprechende Strukturen sind von keiner anderen Decapodengruppe bekannt. Ob der bei der ersten postembryonalen Häutung von Cambaridae und Parastacidae (ANDREWS 1907, HAMR 1992) auftretende und ebenfalls als Verdriftungsschutz fungierende

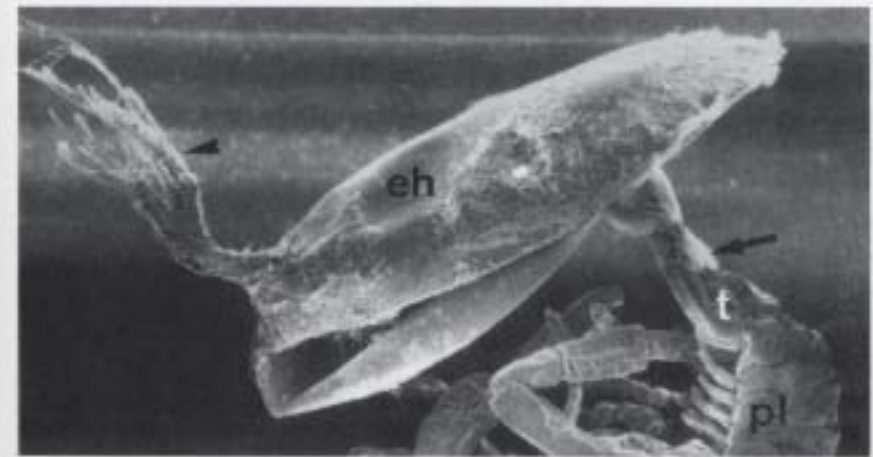


Abb. 6. Der Telsonfaden am ersten postembryonalen Stadium von *Paranephrops zealandicus* (Parastacidae). Vom juvenilen Krebs sind nur einige Pereiopoden und das Pleon (pl) zu sehen. Der Pfeil deutet auf die Verbindung zwischen Telson (t) und Telsonfaden. Die Eihülle (eh) ist über einen Sekretstiel (Pfeilkopf) mit dem Muttertier verbunden.

Analfaden (gebildet von der Cuticula des Enddarms des vorigen Stadiums) auch eine Apomorphie der Flußkrebse darstellt, ist unklar, da er bei den Astacidae bisher nicht beschrieben wurde.

#### Adultmerkmale

– Der Dactylus des fünften Pereiopoden (Laufbeines) aller Astacida besitzt eine Reihe von Cuticulazähnen, die kammartig angeordnet sind (SCHOLTZ & RICHTER 1995). Bei anderen Vertretern der reptanten Decapoden bilden Dactylus und Propodus eine Schere (Chela) bzw. eine Subchela. Aus der Verteilung dieser Merkmale ergibt sich, daß die chelate bzw. subchelate Ausprägung ursprünglich ist und die Verhältnisse bei den Flußkrebsen abgeleitet sein müssen (SCHOLTZ & RICHTER 1995).

– Die gefiederten Podobranchien (Kiemen) sind jeweils mit einer länglichen, plattenartigen Lamina verwachsen (siehe HUXLEY 1880, HOLDICH & REEVE 1988). Diese Laminae leiten sich wahrscheinlich von den ursprünglich freien Epipoditenästen ab, wie sie bei Hummern, Langusten und anderen Decapoden zu finden sind und welche dort eine gemeinsame Basis mit den gefiederten Podobranchien besitzen (HUXLEY 1880). Bei Astacidae und Cambaridae sind die Laminae sehr groß und unterteilen den Kiemenraum, bei Parastacidae sind sie relativ klein.

Weitere Indizien für eine Monophylie der Astacida ergeben sich aus der Ultrastruktur der Spermien (JAMIESON 1991, FELGENHAUER & ABELE 1991) und aus dem Verlauf einiger Nervenfasern im stomatogastrischen Nervensystem (KATZ & TAZAKI 1992). Schließlich enthalten die beiden akzessorischen Loben des Deutocerebrums jeweils ca. 20 000 Glomeruli (SANDEMAN & SCHOLTZ 1995). Bei Hummern beträgt die Anzahl jedoch höchstens ca. 2000 (HELLUY et al. 1995).

Die Komplexität der Übereinstimmungen einiger Merkmale, insbesondere der Embryonal- und Postembryonalentwicklung, macht die Homologie dieser Merkmale sehr wahrscheinlich. Die Anzahl der Flußkrebs-Apomorphien insgesamt spricht deutlich für ein monophyletisches Taxon Astacida.

#### Entwurf eines phylogenetischen Systems der Astacida

Wie sieht es nun mit der Systematik innerhalb der Flußkrebse aus? Ein phylogenetisches System der Astacida fehlt bisher. Phylogenetische Analysen wurden nur für einige Teilgruppen durchgeführt, so z.B. für die Astacidae (ALBRECHT 1982) oder die Cambarellinae (FITZPATRICK 1983).

Im folgenden soll der Versuch unternommen werden, eine erste begründete Verwandtschaftshypothese für die Flußkrebse mit Hilfe eigener Beobachtungen und Literaturdaten zu erstellen. Danach bilden die Parastacidae die Schwestergruppe von Astacidae und Cambaridae (Abb. 7). Parastacidae, Cambaridae und Astacoidea (bestehend aus Cambaridae und Astacidae) können jeweils recht gut als Monophyla begründet werden. Die Monophylie der Astacidae ist weniger gesichert. Die zur Begründung dienenden Apomorphien für die jeweiligen Taxa sind:

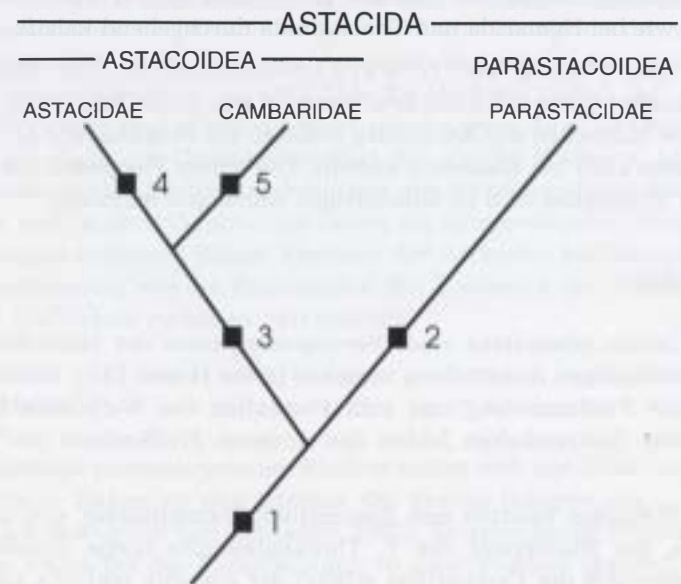


Abb. 7. Entwurf des phylogenetischen Systems der Astacida. Die Apomorphien der einzelnen Taxa sind durch Ziffern gekennzeichnet. 1) Apomorphien der Astacida: Invaginationsgastrula, ca. 40 Ektoteloblasten, Schlüpfstadium mit allen Extremitäten außer Uropoden und 1. Pleopoden, Telsonfaden, 5. Pereiopoden mit gezähntem Dactylus und sekundär ohne Scherenbildung, Podobranchien mit Lamina verwachsen. 2) Apomorphien der Parastacoidea (Parastacidae): Haken am Dactylus der 4. und 5. Pereiopoden der ersten postembryonalen Stadien, Hinterrand des Schwanzfächers weich, 1. Pleopod fehlt bei beiden Geschlechtern. 3) Apomorphien der Astacoidea: Haken an den distalen Gliedern des 1. Pereiopoden der ersten postembryonalen Stadien, Pleurobranchien des 6. und 7. Thoraxsegmentes zu fadenförmigen Anhängen reduziert. 4) Apomorphien der Astacidae: Dornen am gesamten Telsonrand bei ersten postembryonalen Stadien, Telson der ersten postembryonalen Stadien rund. 5) Apomorphien der Cambaridae: Männchen mit Haken an Ischia der Pereiopoden, Weibchen mit annulus ventralis (Spermathek).

*Parastacidae*

– Die ersten beiden Juvenilstadien haben spezielle Haken am Dactylus der 4. und 5. Pereiopoden (Abb. 2), um sich an der Mutter festzuhalten (siehe GURNEY 1935, HAMR 1992). Entsprechende Strukturen fehlen den Astacoidea wie allen anderen Vertretern der Reptantia.

– Der Hinterrand des Schwanzfächers ist nur schwach kalzifiziert und lappig weich (Abb. 8). Dabei ist dieser Anteil bei den einzelnen Gattungen unterschiedlich groß. Im Gegensatz zu den Beschreibungen in der Literatur (HOBBS 1974) konnte ich dieses Merkmal auch bei *Astacoides* (Abb. 8) und *Parastacus* feststellen. Bei den Astacoidea ist der Schwanzfächer dagegen wie bei Homarida und Thalassinida durchgehend kalzifiziert.

– Der erste Pleopod fehlt bei beiden Geschlechtern. Die Männchen bilden dementsprechend auch kein Petasma aus (siehe RIEK 1972, HOBBS 1974). Die Männchen der Astacoidea besitzen ein Petasma, wie es in ähnlicher Form auch bei Hummern auftritt. Die ersten Pleopoden der Weibchen der Astacoidea sind zu fadenartigen Anhängen reduziert.

*Cambaridae*

– Die Ischia mindestens eines Pereiopodenpaares der Männchen sind mit hakenförmigen Auswüchsen versehen (siehe HOBBS 1974, 1988). Diese dienen zur Positionierung und zum Festhalten des Weibchens bei der Kopulation. Ischiumhaken fehlen den anderen Flußkrebse und Decapoden.

– Die Weibchen besitzen eine Spermathek (Samentasche), den annulus ventralis, am Hinterrand des 7. Thorakalsternits (siehe HOBBS 1974, 1988). Innerhalb der Cambaridae erfährt der annulus ventralis vielfache Abwandlungen; am einfachsten ist der Aufbau bei der ostasiatischen Gattung *Cambaroides*. Ein annulus ventralis fehlt bei Astacidae und Parastacidae. Die Spermathek (Thelycum) der Homarida ist in bezug auf Lage und Form anders und ist offensichtlich konvergent entstanden. Thalassiniden besitzen keine Spermathek.

*Astacidae*

Die Monophylie der Astacidae ist weniger sicher zu begründen. Apomorphe Merkmale für ein Monophylum Astacidae könnten Charakteristika des juvenilen Telsons sein.

– Bei allen untersuchten Vertretern der Astacidae weist das Telson des ersten postembryonalen Stadiums rundum Dornen (Borstenanlagen) auf

(ANDREWS 1907, BAUMANN 1932, HOLDICH & REEVE 1988). Bei Cambaridae und Parastacidae ist das Vorkommen von Dornen bzw. Borsten dagegen auf den hinteren Telsonrand beschränkt (ANDREWS 1907, HAMR 1992). Bei Thalassinida (z.B. GURNEY 1942) und Hummern (z.B. HELLUY & BELTZ 1991) sind bei allen Larvalstadien Dornen bzw. Borsten ebenfalls nur am hinteren Telsonrand zu finden. Dementsprechend ist die Situation bei den Astacidae abgeleitet. Hinzu kommt, daß das juvenile Telson der Astacidae kreisrund ist. Sowohl juvenile Cambaridae und Parastacidae als auch die Larven von Thalassinida und Homarida haben ein längliches Telson.

ALBRECHT (1982) und ALBRECHT & VON HAGEN (1981) nennen als mögliche Apomorphien der Astacidae die spezifische Reduktion der vorderen Pleurobranchien zu fadenartigen Anhängen und das Vorhandensein von zwei Postorbitalknoten (dornenartige Erhebungen hinter den Augen). Beide Merkmale sind allerdings nicht überzeugend. Die Gattung *Cambaroides* innerhalb der Cambaridae zeigt das gleiche Muster in bezug auf die Reduktion der Pleurobranchien wie die Astacidae. *Orconectes limosus* wie auch andere Cambaridae haben die entsprechenden Pleurobranchien restlos reduziert. Einige Vertreter der Astacidae besitzen nur einen Postorbitalknoten wie die Cambaridae. Bei Hummern und Thalassiniden variiert die Anzahl zwischen null und drei.

*Astacoidea*

– Die ersten postembryonalen Stadien halten sich mit Hilfe rückwärtsgekrümmter Haken an den Spitzen der großen Scheren des 1. Pereiopoden am Muttertier fest (ANDREWS 1907). Entsprechende Haken an den Scheren fehlen bei den Parastacoidea. In einer Fußnote erwähnt GURNEY (1935) allerdings, daß bei den Jungtieren der zu den Parastacidae gehörenden südamerikanischen Art *Parastacus pilimanus* sowohl die Haken an den Scheren wie die für die Parastacidae charakteristischen Haken an den 4. und 5. Pereiopoden vorkommen sollen. Dies konnte allerdings für andere Vertreter der Gattung *Parastacus* nicht bestätigt werden (RUDOLPH & ZAPATA 1986, RUDOLPH & RIOS 1987). Eigene Untersuchungen an sich kurz vor dem Schlüpfen befindenden Embryonen der ebenfalls in Südamerika vorkommenden Gattung *Samastacus* geben ebenfalls keine Hinweise auf rückwärtsgekrümmte Scherenhaken (Abb. 9).

– Die Pleurobranchien sind im Bereich der 6. und 7. Thoraxsegmente zu fadenförmigen Anhängen reduziert (siehe HUXLEY 1880, HOBBS 1988). Dies gilt für Vertreter der Astacidae und der Cambaridae (*Cambaroides*). Bei den meisten Cambaridae sind allerdings die Pleurobranchien restlos verschwunden. Die meisten Parastacidae zeigen gefiederte Pleurobran-

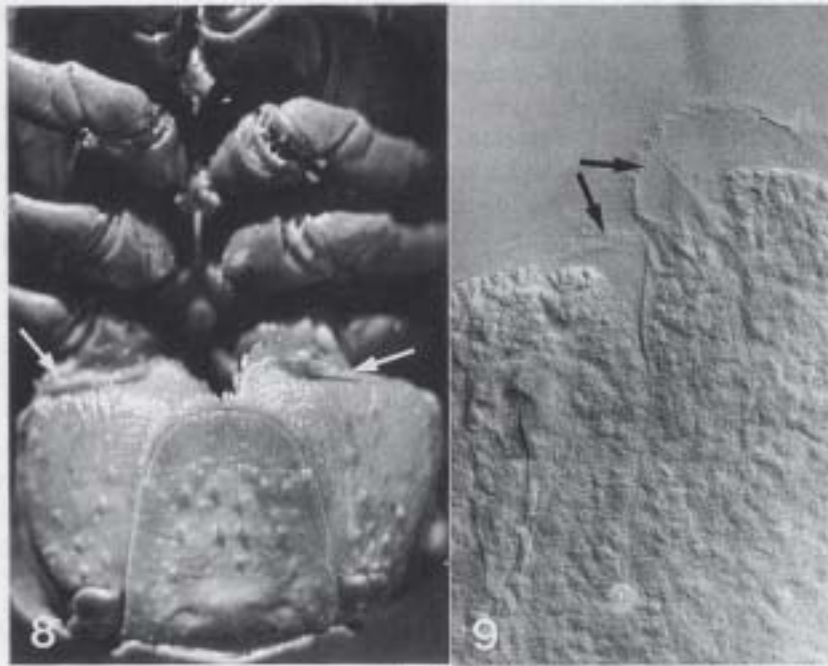


Abb. 8. Der nach ventral umgeklappte Schwanzfächer eines Vertreters der madagassischen Flußkrebsgattung *Astacoides* (Parastacidae). Der lappig weiche distale Rand des Schwanzfächers ist durch Pfeile markiert.

Abb. 9. Die scherenbildenden Spitzen von Propodus und Dactylus des 1. Pereiopoden eines sich kurz vor dem Schlüpfen befindenden Embryos von *Samastacus* sp. (Parastacidae). Differential-Interferenz-Kontrast Mikroskopie. Wie bei *Cherax destructor* und im Gegensatz zu der Situation bei den Astacoidea sind die Dornen nicht als umgebogene Haken ausgebildet (Pfeile).

chien an den 6. und 7. Thoraxsegmenten. Eine Ausnahme bildet die Gattung *Astacoides* aus Madagaskar; hier fehlen ebenfalls alle Pleurobranchien (HUXLEY 1880).

#### Einwanderung in das Süßwasser

Die Frage, ob die Einwanderung in das Süßwasser ein- oder mehrmals erfolgte, ist im Prinzip unabhängig vom Nachweis der Monophylie der Flußkrebse (Abb. 10). Allerdings legt die Tatsache, daß alle rezenten Flußkrebse Süßwasserbewohner sind, den Schluß nahe, daß bereits die letzte gemeinsame Stammart der rezenten Astacida (Kronen-Astacida *sensu* JEFFRIES 1980) im Süßwasser lebte. Eine größere Sicherheit diesbezüglich ergibt sich, wenn Apomorphien für die rezenten Flußkrebse als

Anpassungen an eine Existenz im Süßwasser gedeutet werden können (SCHOLTZ 1993). Derartige Hinweise bietet offensichtlich der Merkmalskomplex von Embryonal- und Juvenilentwicklung sowie der Brutpflege von Flußkrebsen. Wenige, aber dotterreiche Eier in Verbindung mit der Reduktion freier schwimmender Larven gelten allgemein als Anpassung an ein Leben im Süßwasser, da dort wegen der relativen Kleinräumigkeit die Verbreitungsfunktion der Larvalstadien überflüssig ist und in Fließgewässern die Gefahr besteht, in Richtung Meer verdriftet zu werden. Die Besiedlung von Süßwasserhabitaten ist ja wahrscheinlich über die Immigration in Flüsse bei schrittweise zunehmender Unabhängigkeit der frühen Ontogenesestadien vom marinen Milieu erfolgt. Die Reduktion freilebender Larvenstadien kann daher auch in verschiedenem Maße bei in das Süßwasser eingewanderten Decapoden festgestellt werden, z.B. bei den Süßwassergarnelen der Gattung *Macrobrachium* (JALIHAL et al. 1993) und bei Süßwasserkrabben (RABALAIS & GORE 1985). Im Gegensatz zu diesen Gruppen zeigen die Flußkrebse ein sehr einheitliches Bild in bezug auf das Muster der direkten Entwicklung und der Brutpflege. Dies betrifft das späte Schlüpfstadium, das totale Fehlen von Merkmalen der Zoelarve, die Charakteristika der ersten drei postembryonalen Häutungen und die Anheftung der frühen Juvenilstadien an das Muttertier mittels eines Telsonfadens. Dieser Merkmalskomplex kann meines Erachtens deutlich als Anpassung an Süßwasser bzw. Fließgewässer interpretiert werden, da die Reduktion freier schwimmender Larven mit der Verhinderung von Verdriftung der Jungtiere gekoppelt ist. Da aber alle diese Merkmale zugleich auch Apomorphien für die Astacida darstellen, ist es sehr wahrscheinlich, daß die Stammart der Kronen-Astacida bereits im Süßwasser (Fließgewässer) gelebt hat (Abb. 10B). Vergleichende Untersuchungen zur Struktur des Antennennephridiums und zur Chemie und Funktion von Pheromonen, die zwischen Muttertier und Jungtieren wirksam sind (LITTLE 1975), könnten zum Test dieser Hypothese dienen.

#### Zoogeographie

Auf der Basis der phylogenetischen Analyse lassen sich nun einige Schlüsse zur rezenten und paläontologischen Verbreitung der Flußkrebse ziehen. Wenn der letzte gemeinsame Vorfahre der heutigen Flußkrebse ein Süßwasserbewohner war, müssen die Ahnen der Flußkrebse bereits den „Superkontinent“ Pangaea besiedelt haben, bevor dieser zerfallen ist. Dies bedeutet, daß spätestens zur Zeit der Trias (vor ca. 225 bis 190 Mill. Jahren, VAN ANDEL 1989) süßwasserbewohnende Flußkrebsvorfahren gelebt haben. Diese Hypothese wird durch paläontologische Daten gestützt. HASIOTIS & MITCHELL (1989) beschreiben fossilisierte



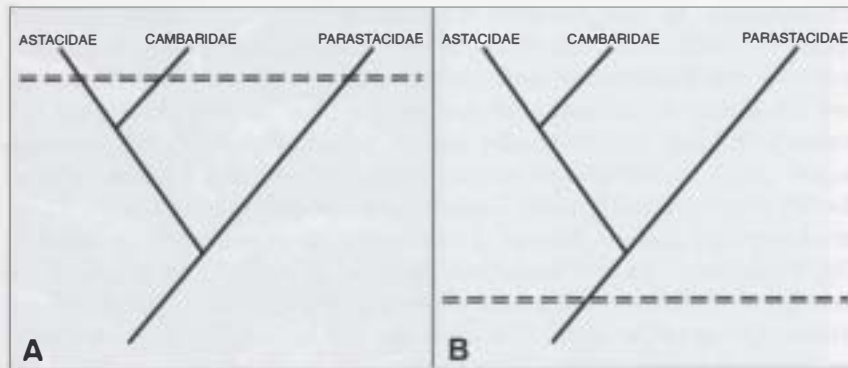


Abb. 10. Eroberung des Süßwassers. Die doppelt gestrichelte Linie repräsentiert den Übergang vom Meer ins Süßwasser. A) Zeigt beispielhaft eine der vielen Möglichkeiten für eine mehrfach unabhängige Einwanderung ins Süßwasser in den Ahnenlinien verschiedener Flußkrebse-Taxa. Im dargestellten Fall wären die Vorfahren der heutigen Astacidae, Cambaridae und Parastacidae unabhängig voneinander ins Süßwasser vorgedrungen. Es werden auch andere mehrfache Einwanderungsmuster diskutiert (siehe Text). B) Die vom Autor favorisierte Hypothese einer bereits in der Ahnenlinie aller rezenten Flußkrebse erfolgten Einwanderung ins Süßwasser. Demnach wäre die letzte gemeinsame Stammart der Kronen-Astacida bereits ein Süßwasserbewohner gewesen.

Gangsysteme aus Süßwassersedimenten der Trias mit Überresten von decapoden Krebsen. Sowohl die Struktur der Bauten als auch die fossilen Krebsteile deuten auf Flußkrebseverwandtschaft. Nach Zerfall der Pangaea in den nördlichen Kontinent Laurasia und das südliche Gondwanaland während der Jurazeit (vor ca. 190 bis 135 Mill. Jahren, VAN ANDEL 1989) haben sich die heutigen Unterschiede zwischen den die Nordhemisphäre bewohnenden Astacoidea und den auf der Südhalbkugel lebenden Parastacoidea herausgebildet. Die beiden jeweils monophyletischen Schwestergruppen der Flußkrebse sind also sehr gut geographisch zuzuordnen, und ihre rezente Verbreitung (Abb. 1) ist durch die Erdgeschichte erklärbar. Allerdings bleiben noch einige ungelöste Fragen.

So fehlen Flußkrebse auf dem afrikanischen Festland vollständig und sind auch fossil nicht bekannt, während die Insel Madagaskar eine Flußkrebsegattung beherbergt, die zu den Parastacoidea gehört (Abb. 1). Auch im Bereich des indischen Subkontinents kommen Flußkrebse nicht vor (Abb. 1). Beide Regionen haben sich von Gondwanaland abgespalten und dementsprechend wären Vertreter der Parastacoidea zu erwarten. ORTMANN (1897) hat versucht, das Fehlen von Flußkrebsen in Afrika und Indien mit dem Vorkommen von Süßwasserkrabben zu erklären, welche einen Konkurrenzvorteil gegenüber Flußkrebsen haben sollen. Vergleicht

man die Verbreitungskarten von Flußkrebsen und Süßwasserkrabben (siehe BLISS 1982), so hat dieser Gedanke tatsächlich einiges für sich. In jüngerer Zeit wurde diese Konkurrenz- bzw. Verdrängungshypothese von BANARESCU (1990) wieder aufgegriffen und ausgebaut. Der Autor nimmt an, daß der Konkurrenznachteil nicht für alle Flußkrebse gilt, da die Cambaridae Mittelamerikas sich durchaus gegen die dort ebenfalls vorkommenden Süßwasserkrabben behaupten können. Nun koexistieren aber auch in Australien, Neu-Guinea und auf Madagaskar Flußkrebse und Süßwasserkrabben. Die Konkurrenzhypothese scheint mir daher vielleicht kleinräumige Verbreitungsmuster erklären zu können, aber nicht das Verschwinden von Flußkrebsen von ganzen Kontinenten. Eine alternative Denkmöglichkeit, das Fehlen von Flußkrebsen in Afrika und Indien zu erklären wäre, daß diese Regionen sich von Gondwanaland abgespalten haben, bevor Flußkrebse in sie vorgedrungen waren. Dies hieße auch, daß Madagaskar sich später von Gondwanaland getrennt hätte als das afrikanische Festland und Indien. Da weder die genaue Position der Vorläufer der heutigen Landmassen, noch die genaue Sequenz des Gondwanazerfalls bekannt ist (VAN ANDEL 1989), liegt diese Hypothese durchaus im Bereich des Möglichen.

Das andere Problem stellt die geographische Verbreitung von Astacidae und Cambaridae dar (Abb. 1). So findet man Vertreter der Astacidae einerseits in Europa sowie Vorderasien und andererseits in Nordamerika westlich der Rocky Mountains. Die Cambaridae verteilen sich auf die Mitte und den Osten Nordamerikas und Ostasien (Japan, Korea, Amur-Region) (HUXLEY 1880, HOBBS 1988). Diese verschränkte geographische Verbreitung beider Gruppen führte zu einer Anzahl verschiedener Erklärungsansätze und zahlreicher Hypothesen zu ihrer ursprünglichen Verbreitung, welche allerdings sämtlich sehr spekulativ sind. (Wie bei vielen Problemen der Zoogeographie und Evolution der Flußkrebse wird dabei als „deus ex machina“ einfach die mehrfach unabhängige Einwanderung ins Süßwasser postuliert; Übersicht in HOBBS 1988.) Vor einer weitergehenden Interpretation des Verbreitungsmusters der Astacoidea sollten die genauen phylogenetischen Beziehungen innerhalb dieses Taxons erarbeitet werden. Die südostasiatischen Vertreter der Gattung *Cambaroides* (wenn monophyletisch) sind höchstwahrscheinlich die Schwestergruppe der restlichen, amerikanischen Cambaridae (HOBBS 1988). Ob die Astacidae monophyletisch sind, bleibt noch zu erhärten. Außerdem ist unklar, ob die europäischen und die amerikanischen Artengruppen jeweils Monophyla darstellen. Trotz all dieser Einschränkungen möchte ich an dieser Stelle den Versuch unternehmen, die heutige geographische Verbreitung von Astacidae und Cambaridae zu erklären. Die Astacidae könnten demzufolge ihren Ursprung in einer nördlichen, die Cambaridae in einer südlichen Population einer laurasischen

Flußkrebse genommen haben. Dafür spricht, daß die heutigen Astacidae nördlichere Regionen besiedeln als die Cambaridae, deren Verbreitung sich, anders als die der Astacidae, im Süden bis in die Subtropen und Tropen erstreckt. Durch den Zerfall von Laurasia und durch die nachfolgenden geographischen und klimatischen Veränderungen haben dann im europäisch-asiatischen Raum die Astacidae, im amerikanischen Raum die Cambaridae eine Radiation vollzogen und auch jeweils teilweise vorher nicht besiedelte Regionen erobert. Die rezenten Vertreter der Cambaridae in Ostasien und die Vertreter der Astacidae in Nordamerika würden dann durch Gebirgszüge isolierte Reliktpopulationen repräsentieren.

#### Zusammenfassung und Schlußfolgerungen

– Die Astacida sind nicht näher mit den Hummerartigen verwandt, sondern gehören mit Thalassinida, Anomala und Brachyura zum Taxon Fractosternalia.

– Die Astacida sind durch eine Reihe apomorpher Merkmale als Monophylum begründet.

– Astacoidea und Parastacoidea sind wahrscheinlich jeweils monophyletisch und sind Schwestergruppen.

– Innerhalb der Astacoidea sind die Cambaridae recht gut als monophyletische Gruppe zu begründen, bei den Astacidae ist dies etwas unsicher.

– Einige der Flußkrebse-Apomorphien können als Anpassungen an das Süßwasser gedeutet werden. Der letzte gemeinsame Vorfahre der rezenten Flußkrebse (Kronen-Astacida) war daher aller Wahrscheinlichkeit nach bereits ein Süßwasserbewohner.

– Die Stammart der Kronen-Astacida muß demzufolge im Erdmittelalter den „Superkontinent“ Pangaea besiedelt haben.

– Nach der Aufspaltung der Pangaea in das nördliche Laurasia und das südliche Gondwanaland haben sich die beiden Monophyla Astacoidea (Nordhemisphäre) und Parastacoidea (Südhemisphäre) entwickelt.

– Ein offenes Problem stellt das Fehlen von Parastacidae auf dem afrikanischen Festland und in Indien dar. Weiterhin sind die Ursachen für die Verteilung der Cambaridae auf Südostasien und das östliche Nordamerika unklar. Entsprechendes gilt für das Vorkommen von Astacidae in Europa und dem westlichen Nordamerika.

Die eingangs aufgelisteten Argumente für Polyphyly und mehrfache Süßwassereinwanderung der Flußkrebse lösen sich vor dem Hintergrund

der hier dargestellten Ergebnisse nun folgendermaßen auf: Die heutige geographische Verbreitung wird aus der Besiedlung der Süßgewässer der Pangaea in der Trias und dem nachfolgenden Zerfall in Laurasia und Gondwana erklärbar. Die morphologischen Unterschiede zwischen Astacoidea und Parastacoidea sind erst in den Ahnenlinien der beiden Gruppen entstanden. Das Fehlen eines Petasmas bei Parastacidae und Langusten stellt offensichtlich eine Konvergenz dar. Die unterschiedlichen Positionen der Anheftungshaken der Jungtiere sind unabhängig bei Astacoidea und Parastacoidea über die von der gemeinsamen Stammart übernommenen Mechanismen (Telsonfaden) hinaus ergänzt worden. Entsprechend müssen auch die unterschiedlichen Parasiten der Astacoidea und Parastacoidea interpretiert werden. Es sind Neuerwerbungen in der Ahnenlinie beider Taxa. (Interessant ist dabei, daß offensichtlich auch einige südliche Vertreter der Cambaridae in Mittelamerika von Temnocephalida befallen werden; BALSS 1961. Ob dies ein unabhängiger Befall ist, oder auf frühere Überlappung der Verbreitungsareale von Cambaridae und Parastacidae hinweist, ist unklar.) Weiterhin lösen sich die paläontologischen Einwände gegen eine Monophylie der Flußkrebse in der phylogenetischen Betrachtung auf. Die Stammlinienvertreter der Parastacoidea werden sich morphologisch weniger von der mit den Astacoidea gemeinsamen Stammart unterscheiden als die rezenten Vertreter. So ist eine eindeutige Zuordnung von Fossilien oft nicht möglich. Da außerdem die heutigen Astacoidea habituell eher den marinen Hummern oder Thalassiniden ähneln, dürften in der Regel Stammlinienvertreter der Astacida insgesamt eher den Astacoidea zugeordnet worden sein. Letztere treten also nur scheinbar früher im Fossilbeleg auf als ihre Schwestergruppe. Die Unterschiede beim Natrium-Umsatz zwischen Astacoidea und Parastacoidea werden Anpassungen an relativ rezente Habitatänderungen sein. Dafür spricht auch, daß sich die untersuchten Arten der Parastacoidea diesbezüglich sehr unterschiedlich verhalten (GREENAWAY & LAWSON 1982).

#### Danksagung

W. DOHLE, S. RICHTER, J. HILDEBRANDT und W. SUDHAUS sei für die kritische Durchsicht des Manuskriptes gedankt. Bei H. E. GRUNER bedanke ich mich für die Bereitstellung von Sammlungsmaterial aus dem Museum für Naturkunde Berlin. Ein Teil der Untersuchungen an Parastacidae konnte dankenswerterweise im Labor von D. C. SANDEMAN in Sydney durchgeführt werden.

## Literatur

- ALBRECHT, H. (1982): Das System der europäischen Flußkrebse (Decapoda, Astacidae): Vorschlag und Begründung. Mitt. hamb. zool. Mus. Inst. 79: 187 - 210.
- (1983): Besiedlungsgeschichte und ursprünglich holozäne Verbreitung der europäischen Flußkrebse (Decapoda: Astacidae). Spixiana 6: 61 - 77.
- ALBRECHT, H. & VON HAGEN, H. O. (1981): Differential weighting of electrophoretic data in crayfish and fiddler crabs (Decapoda: Astacidae and Ocypodidae). Comp. Biochem. Physiol. 70B: 393 - 399.
- ALDERMAN, D. J. & POLGLASE, J. L. (1988): Pathogens, parasites and commensals. In: HOLDICH, D. M. & LOWERY, R. S. (eds.): Freshwater crayfish: biology, management and exploitation, p. 167 - 212. Croom Helm, London.
- ANDRÉ, M. (1960): Les Ecrevisses Francaises. Paul Lechevalier, Paris.
- ANDREWS, E. A. (1907): The young of the crayfishes *Astacus* and *Cambarus*. Smithsonian Contributions to Knowledge 35: 1 - 79, 10 plates.
- BALSS, H. (1961): Decapoda IX. Geographische Verbreitung. In: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Band 5, Abt. 1, 7 (13), S. 1673 - 1770. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig.
- BANARESCU, P. (1990): Zoogeography of fresh waters, Vol. 1. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- BAUMANN, H. (1932): Die postembryonale Entwicklung von *Potamobius astacus* L. bis zur zweiten Häutung. Z. wiss. Zool. 141: 36 - 51.
- BLISS, D. E. (1982): Shrimps, lobsters and crabs. Columbia University Press, New York.
- BORRADAILE, L. A. (1907): On the classification of the decapod crustaceans. Ann. Mag. Nat. Hist. (7) 19: 457 - 486.
- BOTT, R. (1950): Die Flußkrebse Europas (Decapoda, Astacidae). Abh. Senckenberg Ges. Nat. Forsch. 483: 1 - 36.
- BUMPUS, H. C. (1891): The embryology of the American lobster. J. Morphol. 5: 215 - 262.
- BUTSCHINSKY, P. (1894): Zur Entwicklungsgeschichte von *Gebia littoralis*. Zool. Anz. 7: 253 - 256.
- CELADA, J. D.; CARRAL, J. M. & GONZALEZ, J. (1991): A study on the identification and chronology of the embryonic stages of the freshwater crayfish *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet, 1858). Crustaceana 61: 225 - 232.
- FELGENHAUER, B. E. & ABELE, L. G. (1991): Morphological diversity of decapod spermatozoa. In: BAUER, R. T. & MARTIN, J. W. (eds.): Crustacean sexual biology, p. 322 - 341. Columbia University Press, New York.
- FIORONI, P. & BANDERET, E. (1971): Mit dem Dotteraufschluss liierte Ontogenese-Abwandlungen bei einigen decapoden Krebsen. Vie et Milieu 22A: 163 - 188.
- FITZPATRICK JR., J. F. (1983): A revision of the dwarf crawfishes (Cambaridae, Cambarellinae). J. Crust. Biol. 3: 266 - 277.
- GLAESSNER, M. F. (1969): Decapoda. In: Treatise on invertebrate paleontology, p. R400 - R533. The University of Kansas, Lawrence.

- GREENAWAY, P. & LAWSON, B. (1982): Sodium balance in the Australian crayfish *Cherax destructor*, *Euastacus keirensis* and *E. spinifer* (Decapoda: Parastacoidae). Austr. J. Mar. Freshwater Res. 33: 507 - 515.
- GRUNER, H. E. (1993): Crustacea. In: GRUNER, H. E. (Hrsg.): KAESTNER, Lehrbuch der speziellen Zoologie, Bd. 1: Wirbellose Tiere 4. Teil: Arthropoda (ohne Insecta), S. 448 - 1030. Gustav Fischer, Jena.
- GURNEY, R. (1935): The mode of attachment of the young in the crayfishes of the families Astacidae and Parastacidae. Ann. Mag. Nat. Hist. (10) 16: 553 - 555.
- (1942): Larvae of decapod Crustacea. Ray Society, London.
- HAMR, P. (1992): Embryonic and postembryonic development in the Tasmanian freshwater crayfishes *Astacopsis gouldi*, *Astacopsis franklini* and *Parastacoides tasmanicus tasmanicus* (Decapoda: Parastacidae). Austr. J. Mar. Freshwater Res. 43: 861 - 878.
- HART JR., C. W. & CLARK, J. (1987): An interdisciplinary bibliography of freshwater crayfishes (Astacoidea and Parastacoidea) from Aristotle through 1985. Smithson. Contrib. Zool. 455: 1 - 437.
- HASIOTIS, S. T. & MITCHELL, C. E. (1989): Lungfish burrows in the Upper Triassic Chinle and Dolores formations. Colorado Plateau - discussion: new evidence suggests origin by a burrowing decapod crustacean. J. sed. petr. 59: 871 - 875.
- HELLUY, S. & BELTZ, B. S. (1991): Embryonic development of the American lobster (*Homarus americanus*): quantitative staging and characterization of an embryonic molt cycle. Biol. Bull. 180: 355 - 371.
- HELLUY, S.; RUCHHOEFT, M. & BELTZ, B. (1995): Development of the olfactory and accessory lobes in the American lobster: an allometric analysis and its implications for the gross morphology of the deutocerebrum in crustaceans. J. Comp. Neurol. (im Druck).
- HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- (1966): Phylogenetic systematics. University of Illinois Press, Urbana.
- HOBBS, H. H. (1974): Synopsis of the families and genera of crayfishes (Crustacea, Decapoda). Smithson. Contrib. Zool. 164: 1 - 32.
- (1988): Crayfish distribution, adaptive radiation and evolution. In: HOLDICH, D. M. & LOWERY, R. S. (eds.): Freshwater crayfish: biology, management and exploitation, p. 52 - 82. Croom Helm, London.
- HOFMANN, J. (1971): Die Flußkrebse: Biologie, Haltung und wirtschaftliche Bedeutung. Paul Parey, Hamburg.
- HOLDICH, D. M. & REEVE, I. D. (1988): Functional morphology and anatomy. In: HOLDICH, D. M. & LOWERY, R. S. (eds.): Freshwater crayfish: biology, management and exploitation, p. 11 - 51. Croom Helm, London.
- HUXLEY, T. H. (1880): The crayfish: an introduction to the study of zoology. Kegan Paul, Trench and Co., London.
- JAMIESON, B. G. M. (1991): Ultrastructure and phylogeny of crustacean spermatozoa. Mem. Queensl. Mus. 31: 109 - 142.

- JALIHAI, D. R.; SANKOLLI, K. N. & SHENOY, S. (1993): Evolution of larval developmental patterns and the process of freshwaterization in the prawn genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana* 65: 365 - 367.
- JEFFRIES, R. P. S. (1980): Zur Fossilgeschichte des Ursprungs der Chordaten und Echinodermen. *Zool. Jb. Anat.* 23: 285 - 353.
- KATZ, P. S. & TAZAKI, K. (1992): Comparative and evolutionary aspects of the crustacean stomatogastric system. In: HARRIS-WARRICK, R. M.; MARDER, E.; SELVERSTON, A. I. & MOULINS, M. (eds.): *Dynamic biological networks: The stomatogastric nervous system*, p. 221 - 261. MIT press, Cambridge, Massachusetts.
- LITTLE, E. E. (1975): Chemical communication in maternal behaviour of crayfish. *Nature* 255: 400 - 401.
- MERRICK, J. R. (1993): *Freshwater crayfishes of New South Wales*. Linnean Society of New South Wales, Sydney.
- MÜLLER, H. (1954): Die Flußkrebse. Die neue Brehm-Bücherei Nr. 121, Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt.
- ORTMANN, A. E. (1897): Ueber „Bipolarität“ in der Verbreitung mariner Tiere. *Zool. Jb. Syst.* 9: 571 - 595.
- RABALAI, N. N. & GORE, R. H. (1985): Abbreviated development in decapods. In: SCHRAM, F. R. & WENNER, A. M. (eds.): *Crustacean issues 2: Larval growth*, p. 67 - 126. Balkema, Rotterdam.
- REICHENBACH, H. (1886): Zur Embryonalentwicklung des Flußkrebse. *Abh. Senckenberg Ges. Nat. Forsch.* 14: 1 - 137.
- RIEK, E. F. (1972): The phylogeny of the Parastacidae (Crustacea: Astacoidea) and description of a new genus of Australian freshwater crayfishes. *Austr. J. Zool.* 20: 369 - 389.
- RUDOLPH, E. & RIOS, J. (1987): Desarrollo ontogenético del camarón de las vegas *Parastacus pugnax* (Poeppig, 1835), en condiciones de laboratorio. *Biota* 3: 45 - 58.
- RUDOLPH, E. & ZAPATA, L. (1986): Desarrollo embrionario y postlarval del camarón de las vegas *Parastacus nicoleti* (Philippi, 1882), en condiciones de laboratorio. *Biota* 2: 37 - 50.
- SANDEMAN, D. & SCHOLTZ, G. (1995): Ground plans, evolutionary changes, and homologies in decapod crustacean brains. In: BREIDBACH, O. & KUTSCH, W. (eds.): *The nervous systems of invertebrates: an evolutionary and comparative approach*, p. 329 - 347. Birkhäuser, Basel.
- SANDEMAN, R. & SANDEMAN, D. (1991): Stages in the development of the embryo of the fresh-water crayfish *Cherax destructor*. *Roux's Arch. Dev. Biol.* 200: 27 - 37.
- SCHOLTZ, G. (1992): Cell lineage studies in the crayfish *Cherax destructor* (Crustacea, Decapoda): germ band formation, segmentation, and early neurogenesis. *Roux's Arch. Dev. Biol.* 202: 36 - 48.
- (1993): Teloblasts in decapod embryos: an embryonic character reveals the monophyletic origin of freshwater crayfishes (Crustacea, Decapoda). *Zool. Anz.* 230: 45 - 54.

- SCHOLTZ, G. & RICHTER, S. (1995): Phylogenetic systematics of the reptantian Decapoda (Crustacea, Malacostraca). *Zool. J. Linn. Soc.* 113: 289 - 328.
- SMITH, G. W. (1912): The freshwater crayfishes of Australia. *Proc. Zool. Soc.* 144 - 171.
- TERAO, A. (1919): On the development of *Panulirus japonicus* (v. Siebold). *J. Imp. Fish. Expt. Sta. Tokyo* 14: 1 - 79, 4 plates (japanisch).
- VAN ANDEL, T. H. (1989): Das neue Bild eines alten Planeten. Rasch & Röhring, Hamburg.
- ZEHNDER, H. (1934): Über die Embryonalentwicklung des Flusskrebse. *Acta Zoologica* 15: 261 - 408.

Anschrift des Verfassers:

Dr. GERHARD SCHOLTZ  
 Institut für Zoologie  
 Freie Universität Berlin  
 Königin-Luise-Str. 1 - 3  
 D-14195 Berlin