

J MARTIN

- Glaessner 1933

Wilmanns

Sonder-Abdruck aus dem Centralblatt f. Min. etc. Jahrg. 1933.
Abt. B. No. 3. S. 178—191.

10573

*Relation of muskete
cerapace, under Howard.*

Die Krabben der Juraformation.

Von

Martin F. Glaessner.

Mit 4 Textabbildungen.

Die Krabben der Juraformation.

Von **Martin F. Glaessner.**

Mit 4 Textabbildungen.

Die jurassischen Brachyuren sind sowohl für stratigraphische als auch für allgemeine paläontologische Fragestellungen von großer Bedeutung. In der stratigraphischen Gliederung des süddeutschen Jura wurde einerseits das häufigere Vorkommen von Krabben mehrfach zur Kennzeichnung von Schichten verwendet. Auf Betrachtungen über jurassische Brachyuren stützt sich andererseits auch die neue Theorie BEURLEN's (1932) von der sprunghaft polyphyletischen Entstehung der kurzschwänzigen Krebse, die auch für andere Stämme gelten soll. Die Systematik dieser Gruppe ist aber heute außerordentlich verworren und man kann sich über Umfang und Zahl der Arten, Gattungen und selbst Familien nur schwer ein klares Bild machen. Da in der letzten Zeit mehrfach Anfragen über die Abgrenzung systematischer Einheiten an mich gerichtet wurden, halte ich die Veröffentlichung der folgenden Zusammenstellung für zweckmäßig. Sie beruht auf eingehendem Studium zahlreicher Arten, wobei ich von der Untersuchung der Crustaceen des Stramberger Tithon ausging. Die Ergebnisse dieser Untersuchung sollen erst später veröffentlicht werden, wobei sich dann die Belege für manche Zuteilung ergeben werden, die ich hier vorgenommen habe. In diesem Zusammenhang möchte ich darauf hinweisen, daß viele Abbildungen, besonders die in der Arbeit MOERICKE's und die meisten schematischen Strichzeichnungen, sehr ungenau und für die systematische Zuordnung der dargestellten Arten nicht ausreichend sind. Die Stirn- und Augenregion der Jurakrabben wird trotz ihrer großen systematischen Bedeutung sehr selten dargestellt. So kommt es, daß auch in neueren Arbeiten die Bezeichnung „*Prosopon*“ nicht nur mehrere Gattungen, sondern sogar zwei oder drei Familien umfaßt, während gleichzeitig in anderen Arbeiten die im folgenden definierte Gattung *Prosopon* sensu stricto auf mehrere Familien aufgeteilt wird. In Einzelheiten können sich gewiß noch Verschiebungen ergeben, aber die Grundlagen werden durch die folgenden neuen Diagnosen hoffentlich klargestellt.

Die Familien, Gattungen und Arten der jurassischen Brachyuren¹

Dromiacea.

Eocarcinidae WITHERS, 1932.

Eocarcinus WITHERS, 1932

(vgl. WITHERS, 1932, S. 315, 320).

E. praecursor WITHERS.

Prosoponidae H. v. MEYER, 1860².

Rostrum median zugespitzt, zweilappig (nur bei Formen mit Augentrinnen) oder zweiseitig (nur bei rezenten Formen). Augentrinnen vorhanden oder fehlend; Vorder- und Hinterende der Mesogastralregion abgegrenzt, Branchiocardialfurche vorhanden; Lateralrand selten entwickelt, Antero- und Posterolateralrand nie getrennt.

Prosoponinae nov. subfam.

Kein scharfer Seitenrand, Rostrum deutlich vorspringend, Branchiocardialfurche stärker als Cervicalfurche, Hepaticalfurchen vorhanden, starke Skulptur.

Prosopon H. v. MEYER, 1835.

Syn.: *Protocarcinus*, *Palaeinachus* WOODW., *Avihomola* VAN STRAELEN p. p.

Cephalothorax stark gewölbt, vorne zugespitzt und steil abfallend, Seitenflächen fast senkrecht. Branchiocardialfurche stärker als Cervicalfurche, Mesogastralregion breit, hinten median geteilt. Stirn schmal, zweilappig mit einer deutlichen Medianspitze, schräg nach vorne und unten gerichtet. Hinterrand breit, mit deutlichen Ausbiegungen für die letzten Pereiopoden. Seitenrand nicht ausgebildet, Augentrinnen fehlen.

¹ Die typische Art jeder Gattung ist als erste angeführt. Nicht im Jura vorkommende typische Arten und rezente Formen sind in Klammern gesetzt, die Formen aus der Kreide und dem Tertiär sind nicht berücksichtigt. Die von mir neu untersuchten Spezies sind mit * bezeichnet.

² VAN STRAELEN hat als erster fossile Krabben in die Familie Homolodromiidae eingereiht. Er hat damit richtig erkannt, daß die sonderbaren rezenten abyssalen Reliktformen *Homolodromia* und *Dicranodromia* in die gleiche Familie gehören wie die Mehrzahl der Jurabrachyuren. Nur hat die Bezeichnung Prosoponidae v. MEYER die Priorität. Die Ähnlichkeiten unter den Jurakrabben und zwischen *Prosopon* und *Homolodromia* sind so groß, daß es nicht angeht, den Begriff Prosoponidae auf die Gattung *Prosopon* s. str. zu beschränken. Von den Prosoponiden führen allmähliche Übergänge zu den Homoliden, Dynomeniden und Dromiiden. Die rezenten Homolodromiiden trenne ich nur wegen ihrer regressiven Tiefseeanpassungen von der Stammgruppe als Subfamilie ab.

(*Prosopon tuberosum* v. MEY.), **Pr. aculeatum* v. MEY., **Pr. audouini* (E.-DESL.), *Pr. langrunensis* (HÉE), *Pr. major* HÉE, *Pr. mammillatum* WOODW., **Pr. verrucosum* REUSS, **Pr. n. sp.* (aus dem Tithon von Stramberg, Mähren).

Nodoprosopon BEURLEN, 1928.

Syn.: *Prosopon* aut., *Avihomola* VAN STRAELEN p. p.

Umriß rechteckig, Stirn zweilappig ohne Medianspitze, Cervicalfurche gerade und quer gerichtet, Mesogastralregion schmal und glatt, Augenhöhlen seicht und klein, halbkreisförmig begrenzt.

**Nodoprosopon ornatum* (v. MEY.), **N. heydeni* (v. MEY.), **N. heydeni* var. *aequa* (v. MEY.), **N. heydeni* var. *mira* (MOER.), *N. jocosum* (ETALLON), **N. katholickyi* (REMEŠ), *N. personatum* (QUENST.), *N. spinigerum* (VAN STRAELEN), **N. spinosum* (v. MEY.), *N. torosum* (v. MEY.), *N. ? hebes* (v. MEY.), *N. ? stotzingense* (v. MEY.), *N. ? vilsense* (STOLLEY).

Laeviprosopon nov. gen.

Syn.: *Prosopon* aut.

Umriß rechteckig, Stirn zweilappig ohne Medianspitze, Cervicalfurche V-förmig, Regionen glatt, durch tiefe breite Furchen begrenzt, Augenhöhlen seicht, halbkreisförmig begrenzt.

Laeviprosopon laeve (v. MEY.), **L. laeve* var. *punctata* (v. MEY.), **L. laeve* var. *sublaevis* (v. MEY.), *L. fraasi* (MOER.).

Lecythocaris H. v. MEYER, 1860

(vgl. H. v. MEYER, 1860, S. 215).

L. paradoxa v. MEY.

Pithonotinae nov. subfam.

Seitenkante manchmal entwickelt, Rostrum nicht stark vorspringend, zweilappig oder dreieckig. Querfurchen gleich stark oder Cervicalfurche stärker, keine Hepaticalfurche. Skulptur des Carapax schwach.

Pithonoton H. v. MEYER, 1842.

Cephalothorax längs und quer gewölbt. Cervical- und Branchio-cardialfurche gleich stark. Stirn bei den typischen Arten breit und gerade, schwächer abfallend als der Carapax. Hinterrand mäßig lang, konkav. Ausbiegungen für die letzten Pereiopoden vorhanden. Seitenrand undeutlich, nie bis zur Branchio-cardialfurche reichend. Augenrinnen deutlich entwickelt, Hepaticalblase unter dem vorderen Seitenrand vorhanden.

**Pithonoton marginatum* v. MEY., **P. elongatum* v. MEY., **P. grande* v. MEY., **P. grande* var. *depressa* v. MEY., *P. hypocrita* ETALLON, *P. laevimarginatum* LÖR. et BEURLEN, *P. lingulatum* v. MEY., *P.*

obtusum (v. MEY.), *P. polyphemi* GEMM., *P. quadratum* ETALLON, *P. simplex* (v. MEY.); ferner vielleicht neue Gattung oder Untergattung: 1. *P. ? aequilatum* (v. MEY.), **P. ? insigne* (v. MEY.), *P. ? moutieri* HÉE, *P. ? pustulosum* (v. MEY.), *P. ? richardsoni* WOODW.: 2. **P. ? angustum* REUSS, *P. ? gibbosum* ETALLON; nicht sicher bestimmbar: *P. hungaricum* LÖR. et BEURLEN.



Fig. 1. *Pithonoton grande* (v. MEY.). Carapax von links.
H.B. Hepaticalblase.

Goniodromites REUSS, 1859.

Syn.: *Cycloprosopon* BEURLEN p. p.

Cephalothorax flach und breit. Cervicalfurche stärker als die quengerichtete Branchiocardialfurche. Alle anderen Furchen schwach. Stirn breit, vorn gerade oder zweilappig. Hinterrand mäßig lang, keine deutlichen Ausbiegungen für die letzten Pereiopoden. Seitenrand bis zur Branchiocardialfurche deutlich entwickelt. Augenrinnen lang, stark vertieft. Hepaticalblase unter dem Seitenrand fehlt.

**Goniodromites bidentatum* REUSS, **G. bidentatum* var. *complanata* REUSS, **G. bidentatum* var. *polyodon* REUSS, *G. bourgeati* VAN STRAELEN, **G. complanatiforme* (MOER.), *G. dentatum* LÖR. et BEURLEN, **G. etalloni* (GEMM.), *G. gibbosum* ETALLON, *G. globosum* (REMEŠ), *G. incisum* VAN STRAELEN, *G. revili* VAN STRAELEN, *G. rostratum* (v. MEY.), *G. rotundum* (BEURLEN), **G. serratum* BEURLEN, *G. typicum* (LÖR. et BEURLEN); ferner vielleicht neue Gattung: *G. ? liasicus* BEURLEN.

Coelopus ETALLON, 1861.

Cephalothorax zylindrisch, Querfurchen stark genähert, Herzregion auch hinten deutlich begrenzt. Rostrum klein und dreieckig, Augenrinnen quergestellt, tief und mäßig lang. Kein Seitenrand.

Coelopus jolyi ETALLON, *C. bigoti* HÉE, **C. hoheneggeri* (MOER.), *C. tuberculatus* LÖR. et BEURLEN.

(*Homolodromiinae* ALCOCK, 1899.)

Cephalothorax zylindrisch, kein Seitenrand, keine Hepaticalfurchen. Augen reduziert, keine Augenrinnen. Starke Ausbiegungen des Hinterrandes für die letzten Pereiopoden.

(*Homolodromia* A. M.-EDW., *Dicranodromia* A. M.-EDW.)

Homolidae HENDERSON, 1888.

Cephalothorax langgestreckt, Umriß rechteckig oder vorn zugespitzt. Carapax durch Lineae homolicae geteilt. Keine deutlichen Seitenkanten. Rostrum 1—3spitzig. Keine Augenrinnen. Starke Furchengliederung, Cervical- und Branchiocardialfurche seitlich stark genähert, die letztere erreicht medial den Hinterrand.

Gastrodorus H. v. MEYER, 1864

(vgl. GLAESSNER, 1929, S. 147).

**G. neuhausensis* v. MEY.

Tithonohomola nov. gen.

Syn.: *Prosopon* aut.

Cephalothorax lang und schmal, nur innerhalb der Lineae homolicae bekannt. Das Rostrum ist eine breite, vorn verschmälerte Platte. Regionen deutlich ausgebildet, aufgewölbt, mit starken kegelförmigen Höckern besetzt. Zwei protogastrale Höcker besonders deutlich, zwei intestinale seitlich vom Hinterende der Herzregion vorhanden.

**T. armata* (BLASCHKE), **T. longa* (MOER.). (*Tithon*, Stramberg.)

Dynomenidae ORTMANN, 1892.

Umriß des Carapax gerundet, Seitenrand sehr deutlich, manchmal bis zum Hinterrand scharf. Rostrum kurz, nicht vorspringend, dreieckig bis rechteckig. Augenrinnen gut entwickelt, tief eingesenkt. Branchiocardialfurche schwach. Hinterrand kurz.

Cyclothyreus REMEŠ, 1895.

Syn.: *Cycloprosopon* BEURLEN p. p., *Prosopon* aut.

Carapax mit kreisförmigem Umriß, uhrglasartig gewölbt. Rostrum dreieckig, steil abfallend. Seitenrand bis zum Hinterrand deutlich und scharf. Hinterrand kurz, konkav. Kein Ausschnitt für die Pereiopoden-Basen. Augenrinnen deutlich und kurz. Cervicalfurche deutlich, Branchiocardialfurche sehr schwach. Mesogastralfeld nicht begrenzt. Hepaticalblase unter dem Seitenrand schwach.

**C. reussi* (GEMM.).

(Syn.: *C. strambergensis* REMEŠ, *Prosopon latum* MOER., *P. tithonium* GEMM.)

Oxythyreus REUSS, 1859.

Carapax länglich-oval, in der Längsrichtung stark gewölbt, in der Querrichtung schwach. Cervicalfurche deutlich, Branchiocardialfurche nur am Rand sichtbar. Mesogastralfeld nicht begrenzt. Stirn dreieckig, kurz, steil abfallend. Hinterrand verhältnismäßig

breit, konkav. Seitenrand bis zum Hinterrand deutlich, gelappt. Hepaticalblase deutlich. Augentrinnen tief und kurz.

**O. gibbus* REUSS.

Cyphonotus BELL, 1863.

Syn.: *Prosopon* aut., *Cyclothyreus* aut.

Umriß des Carapax kreisförmig bis fünfeckig, Wölbung flach. Cervicalfurche deutlich, Branchiocardialfurche schwächer. Mesogastralfeld deutlich begrenzt. Stirn rechtwinkelig oder trapezförmig, steil abgebogen. Hinterrand kurz, konkav. Seitenrand bis hinter die Branchiocardialfurche deutlich, gelappt. Hepaticalblase schwach. Augentrinnen deutlich und kurz.

(**C. incertus* BELL), **C. oxythyreiformis* (GEMM.), *C. ? transitorius* (REMEŠ).

Diaulax BELL, 1863

(vgl. BELL, 1863, S. 6).

**Diaulax* n. sp., Oberer Malm, Klement in Niederösterreich

(vgl. GLAESSNER, 1931, S. 4).

Die Art, die bis zur Entdeckung des *Eocarcinus* als älteste Krabbe galt, *Charassocarcinus mayalis* (E.-DESL.), ist hier nicht aufgenommen, weil es sich wahrscheinlich um einen Galatheiden handelt. Eine Neuuntersuchung und photographische Abbildung des Stückes, auch in Seitenansicht, wäre zur Entscheidung der einstweilen noch offenen Frage nötig. Ferner fehlt hier „*Prosopon*“ *heraldicum* MOERICKE, eine interessante neue Gattung, über deren Stellung ich mir noch nicht ganz klar bin. Alle Exemplare dieser Gattung und Art sind durch ein sonderbares, fast pathologisch anmutendes Rostrum gekennzeichnet. Vielleicht gehört die Form in die Verwandtschaft von *Coelopus*. Ferner fehlen die ungenügend bekannten Arten „*Stenochelus*“ *gresslyi* ETALLON, *Prosopon sculptum* QUENSTEDT und *Pustulina suevica* QUENSTEDT. Zu der nach dem Fossilium Catalogus erschienenen Literatur ist noch zu bemerken, daß BEURLEN (dies. CBl., 1929, S. 127, Fig. 2) ein typisches Stück von *Pithonoton grande* var. *depressa* als „*Cycloprosopon complanatifforme* MOERICKE“ abgebildet hat. Die Schuld daran trifft nur MOERICKE, dessen Abbildungen der Stramberger Krabben ganz ungenau und irreführend sind.

Die Anatomie der Jurakrabben hat BEURLEN (a. a. O. 1929, S. 137 f.) leider unzutreffend dargestellt. Ich kann darauf erst in einer in Vorbereitung befindlichen größeren Arbeit über die Anatomie der Dekapoden näher eingehen, doch muß ich in diesem Zusammenhang schon einige Richtigstellungen vornehmen. Die Brachyuren haben kein Homologon der Postcervicalfurche der Macruren; diese verschwindet schon bei den Pemphicoida. Die „runden Erhöhungen hinter dem Rostrum“ werden gewöhnlich als Epigastralregionen

bezeichnet. Sie sind nicht die Ansatzstellen der vorderen Magenmuskeln, sondern diese finden sich zwar unter den „Erhöhungen“, sitzen aber an eigenen horizontalen Apophysen. Das gilt für alle Brachyuren, ebenso die Lage der hinteren Magenmuskeln an der Mitte der Cervicalfurche. Daß der Cervicalfurche der Brachyuren ein Muskelband entspricht und die „Epimeralplatte“ geteilt sein kann, trifft nicht zu. Wichtiger ist die Feststellung der Bedeutung der „kleinen Längsfurchen“ seitlich der Herzregion. Auch diese finden sich entgegen der Annahme BEURLEN's bei allen Brachyuren, und zwar nur bei diesen. Daß hier Muskeln ansetzen, erkennt man an der rauhen Oberfläche. Die Bedeutung dieser Muskeln war bisher unbekannt; weder im Handbuch der Zoologie noch in PEARSON's Monographie³ über *Cancer*, wo sie dargestellt sind, findet sich eine Erklärung. Ich konnte nun diese Muskeln bei *Dromia*

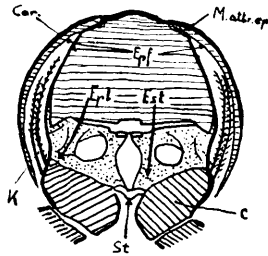


Fig. 2. *Astacus fluviatilis*, Querschnitt des Thorax. Epl Epimeralfalte, Epl Endopleurite, Est Endosternite, St Sternum, C Coxa, K Kiemen, M. attr. ep. Musculus attractor epimeralis, Car Carapax. Nach NETZ aus BALSS, Handb. d. Zool., Fig. 922, vereinfacht.

untersuchen, wo die Carapaxgliederung mit der von *Prosopeon* weitgehend übereinstimmt. Diese Muskeln ziehen nicht, wie BEURLEN meint, zum Abdomen, sondern zu Vorsprüngen der Oberkante der Epimeralfalte (Innenskelett). Sie stellen daher einen nach vorne verlagerten Teil des Musc. attractor epimeralis dar, der im übrigen bei den Dromiaceen wie bei den Macruren der Branchiocardialfurche folgt und das Dach der Kiemenhöhle gegen den Rückenpanzer hebt. Die Thoraco-Abdominalmuskulatur liegt in der Gegend der Intestinalregion. Der Grund für die Verlagerung des Epimeralmuskels, die eines der bezeichnendsten Merkmale der Brachyuren darstellt, ist leicht einzusehen. Während nämlich bei den Macruren (Fig. 2) ein kleineres dreiviertel-zylindrisches Innenskelett mit dem darübergestülpten dreiviertel-zylindrischen Carapax durch ein longitudinales Muskelband verbunden ist, wobei die Endfläche des Zylinders für den Anschluß des Abdomens offen bleibt, muß bei den

³ J. PEARSON, *Cancer*. — Proc. Trans. Liverpool Biol. Soc. 22. 1908.

Brachyuren ein Umbau eintreten, um nach der Reduktion des Abdomens die Öffnung zu verschließen. Der Hinterrand des Sternums muß sich dem Hinterrand des Abdomens nähern. Das Innenskelett, das bisher aus einer Reihe von Ringen bestand, drängt sich kegelförmig zusammen und gewinnt daher seinen Halt am Carapax durch eine Vorverlegung und Konzentration der Muskulatur (Fig. 3). Das Längsband des *Musc. attractor epimeralis* verliert dadurch seinen Sinn und verschwindet daher auch bei den höheren Brachyuren, die keine Branchiocardialfurche mehr besitzen. Nur einzelne Muskelbündel verbinden die vordere und obere Wand der Kiemenhöhle

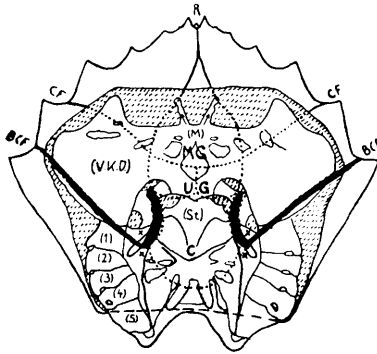


Fig. 3. *Dromia*, schematische Darstellung des Verhältnisses von Carapax und Innenskelett. Carapax: R Rostrum, CF Cervicalfurche, BCF Branchiocardialfurche, MG Mesogastralregion, UG Urogastralregion, C Cardialregion. (M) Apophysen, an denen die Mandibeln artikulieren; (St) Sternum; (1)–(5) die den Pereiopoden entsprechenden Endopleuriten; V.K.D. vorderes Dach der Kiemenhöhle (Neigung nach vorn unten median), die dem Carapax anliegende hintere Fortsetzung ist abgeschnitten. Die Lage der Ansatzfläche des *Musc. attractor epimeralis* am Carapax ist schwarz bezeichnet. Von ihrem axial gerichteten Mittelteil ziehen die Fasern schräg nach unten hinten zu den vier mit × bezeichneten Fortsätzen des Innenskeletts, von den Seitenteilen nach unten zur Umbiegung des Kiemendaches. Innenskelett nach H. MILNE EDWARDS, Ann. Sci. Nat. Zool. (3.) 16. 1851, vereinfacht. Nat. Größe.

mit dem Carapax. Die seitliche Cardialbegrenzung der höheren Brachyuren, die BEURLEN mit Recht als „durch den Epimeralmuskel bedingt“ bezeichnet, ist dem bei den Dromiaceen auftretenden Längsfurchenpaar homolog.

Die hier auf Grund von anatomischen Untersuchungen an rezentem Material vertretene Auffassung spricht auch gegen die weitgehenden Schlüsse, die BEURLEN kürzlich (1932) aus dem Fund einer „gegenüber den Dromiaceen“, den primitivsten lebenden Brachyuren, vergleichsweise hoch spezialisierten Krabbe im Mittleren

Lias von Bornholm gezogen hat. Während alle spezialisierten Merkmale dieser Form aus einer Quelle, aus der breiteren, den Macruren unähnlicheren Körperform stammen, handelt es sich bei der Reduktion der letzten Pereiopoden, die nach BEURLEN die Dromiaceen aus der Stammreihe der höheren Brachyuren ausschließt, nicht um eine Spezialisierung. Es handelt sich vielmehr um ein Stadium, das zwangsläufig bei der Reduktion des Abdomens der Dekapoden durchlaufen werden muß, wobei es auch adaptiv verwertet werden kann. Bei der eben kurz geschilderten Drehung des Innenskeletts und des Sternums gegen den Carapax-Hinterrand kommt es nämlich zu einer Verkleinerung jener Sternalkammern, die den Muskeln der letzten Pereiopoden als Ansatz dienen, sowie zur Verkleinerung und Verschiebung ihrer Gelenksöffnung. Diese Reduktion kann erst wieder ausgeglichen werden, wenn eine Verbreiterung und ein Umbau des hinteren Carapaxabschnittes dem Innenskelett neuen Raum gewährt.

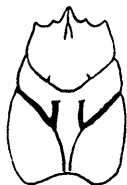


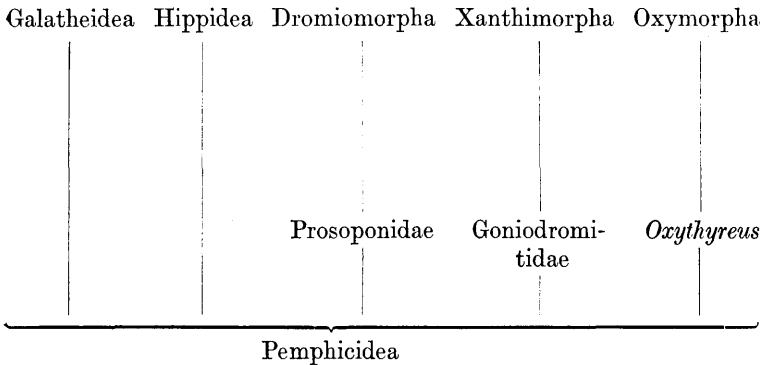
Fig. 4. *Eocarcinus praecursor* WITHERS. Carapax, nach WITHERS 1932. Die Ansatzfläche des Musc. attractor epimeralis ist schwarz bezeichnet. $\frac{2}{3}$ nat. Größe.

Dem DOLLO'schen Gesetz widerspricht diese Auffassung ebensowenig — es geht nichts verloren, sondern es liegt nur eine vorübergehende Entwicklungshemmung vor — wie den beobachteten morphologischen Verhältnissen. Gegen die Auffassung, daß die Reduktion der letzten Pereiopoden auf Anpassung beruht, spricht auch die Beobachtung, daß bei den „anomuroiden“ Gattungen *Galathea*, *Porcellana*, *Lithodes*, *Dynomene* und *Ranina* die letzten Pereiopoden auch hochgestellt und reduziert sind, aber nicht zum Tragen von Fremdkörpern dienen. Dagegen bedecken sich Oxyrhynecha mit Fremdkörpern, ohne daß eine Reduktion der Beine eintritt.

Nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse spricht nichts gegen die Annahme, daß *Goniodromites* aus primitiven *Pithonoton*-Formen (solche sind schon aus dem tieferen Dogger bekannt) entstanden ist.

BEURLEN unterscheidet dagegen zwei Gruppen von Jurabrachyuren, eine dromioid-anomure und eine brachyuride, „die sich beide unabhängig voneinander gebildet haben“. Die *Goniodromitiden* (die „brachyuride Gruppe von Jurabrachyuren“) sind als

Stammgruppe den späteren und rezenten Xanthimorphen zuzuordnen, ebenso wie *Pithonoton* und die Prosoponiden die jurassischen Stammformen der Dromiaceen sind. Die Goniidromitiden sind daher das „Dromioidstadium der Xanthimorphen“. (Da an diese die Ocypodiden angeschlossen werden, ist die Gruppe synonym mit *Brachyrhyncha* BORRADAILE!) Nun fehlt noch ein Dromioidstadium der übrigen Brachyuren, nämlich der Oxystemata, Oxyrhyncha, Gymnopleura und Cancriformia, die sehr zweckmäßig als „Oxymorpha“ zusammengeschlossen werden. Als jurassischer Vertreter der Oxymorpha auf dromioider Entwicklungsstufe wird mit Wahrscheinlichkeit *Oxythyreus* angesehen, woraus sich folgendes Bild ergibt:



„Da diese Gruppe einander ebenso selbständig gegenüberstehen, wie z. B. die Galatheidea den Dromiomorpha, ist es überflüssig und irreführend, sie zu einer Einheit Brachyura — bzw. (Tribus) Brachyuridea GLAESSNER — zusammenzufassen, die den Galatheidea gegenübergestellt wird. Die systematische Einheit Brachyura bzw. Brachyuridea ist demnach zu streichen“ (BEURLEN 1932, S. 65).

Wir wissen — und BEURLEN bestreitet das nicht —, daß alle bekannten jurassischen Brachyuren durch gemeinsame „dromioide Züge“ verknüpft sind. Diese zeigen sich im Bau der Augenregion und in der Furchengliederung des Carapax, die durch ihren Zusammenhang mit dem inneren Bau des Tieres ein gutes Bild von seiner Organisation gibt. Es ist einer der wichtigsten Grundsätze der Systematik, alle Formen oder Formengruppen mit dem gleichen Namen zu bezeichnen, die sich nicht durch wesentliche, von der Lebensweise weniger abhängige Merkmale unterscheiden. Wodurch unterscheiden sich nun die Dromioidstadien (Prosoponiden — Goniidromitiden — *Oxythyreus*) der drei Stämme?

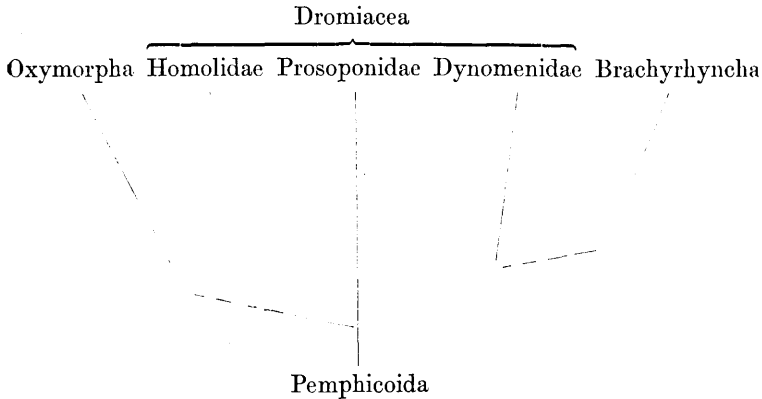
1. Die „Goniidromitiden“ (nach BEURLEN die Gattungen *Goniidromites*, *Cyclothyreus* und *Cycloproson*, aber die letztere

Gattung läßt sich auf *Goniodromites* und *Cyclothyreus* aufteilen und *Cyclothyreus* ist ein echter Dynomenide!) unterscheiden sich nach BEURLEN von den Prosoponiden (a) durch die brachyurenähnlichere Gestalt und (b) durch die nicht reduzierten letzten Pereiopoden. (a) Die Körperform ist nur graduell, nicht wesentlich, von der des typischen *Pithonoton*, *P. marginatum*, verschieden, dessen Zugehörigkeit zu den Prosoponiden unbestritten ist. Noch in der tithonen Stramberger Fauna ist die Unterscheidung von *Goniodromites* und *Pithonoton* schwierig. Der „xanthoide Habitus“, d. h. die Körperform, beweist als reines Anpassungsmerkmal nichts. Ein ähnlicher Umriß des Carapax kann von den verschiedensten Dekapoden erworben werden (vgl. *Lithodes-Mithrax*, *Latreillia-Stenorhynchus* usw.), ein verschiedener bei nahe verwandten Formen auftreten (*Hepatus-Calappa*, *Atelecyclus-Cancer pagurus*, *Portumnus-Neptunus*). (b) Der Grad der Verschiebung der letzten Pereiopoden bei den Prosoponiden ist unbekannt und kann schon deshalb nicht zur Unterscheidung herangezogen werden. Außerdem widerspricht es, wie wir gesehen haben, nicht dem DOLLO'schen Gesetz, sondern ist aus morphologischen Gründen nötig, Formen mit normalen aus solchen mit hochgestellten 4. und 5. Pereiopoden abzuleiten.

2. *Oxythyreus* ist von *Cyphonotus* nur graduell, nur durch die schmale Form und das entsprechend schmalere Rostrum unterschieden. *Cyphonotus* wiederum ist einerseits *Cyclothyreus* und *Dromiopsis*, den mesozoischen Dynomeniden, sehr ähnlich und andererseits schwer von breiten *Goniodromites*-Formen zu unterscheiden. Alle diese Gattungen haben nichts mit *Oxymorpha* zu tun.

So sehen wir, daß wesentlichen Ähnlichkeiten der Organisation der Dromioidstadien der drei Stämme nur graduelle Unterschiede gegenüberstehen. Den Beweis dafür, daß die Gleichheit der primitiven Stadien der verschiedenen Stämme nur durch konvergente oder parallele Entwicklung vorgetäuscht wird, hat BEURLEN m. E. nicht erbracht. Der Grund für die Auffassung BEURLEN's scheint in der Theorie der sprunghaften explosiven Entwicklung zu liegen. Sie verleitete ihn dazu, verschiedene und nur durch den gemeinsamen (noch einem anderen Organisationstypus angehörenden) Vorläufer verbundene Stämme zu sehen, wo die rein morphologische Betrachtung nur eine generalisierte Stammgruppe (jurassische Dromiaceen) erkennen läßt. An einen Zweig dieser Gruppe, der von primitiven *Pithonoton*-Formen stammt und als *Goniodromites* der Wurzel der Dynomeniden nahesteht, gehen die Brachyrhyncha zurück. Auf einen anderen, auf die Homoliden, habe ich 1930⁴ die *Oxymorpha* zurückgeführt.

⁴ Beiträge zur Stammesgeschichte der Dekapoden. — Pal. Zs. 12. S. 25—42. 1930.



Dieses vereinfachte Schema deutet an, daß nach meiner Meinung alle Brachyuren aus echten Dromiaceen entstanden sind. Die Dromiaceen entstanden monophyletisch aus *Pemphix*-ähnlichen Macruren⁵.

Nicht einzelne Brachyurenstämme, sondern die Brachyuren als Ganzes sind den Galatheiden (mit den aus ihnen entstandenen Hippiden) gegenüberzustellen. Diese Auffassung wird durch die morphologische Untersuchung der rezenten Formen gestützt, die zeigt, daß sich alle Brachyuren durch zahlreiche gemeinsame Merkmale von Galatheiden unterscheiden.

⁵ Nachdem ich jetzt den Gegensatz der Ansichten besonders betont habe, möchte ich doch mit Befriedigung feststellen, daß sich die neue Auffassung BEURLEN's in wesentlichen Zügen der Darstellung nähert, die ich 1930 veröffentlicht habe, und sich ebenso von seiner früheren Auffassung entfernt, die BEURLEN ebenfalls 1930 (Vergleichende Stammesgesch., Fortschr. d. Geol. 8. H. 26. Fig. 54) dargestellt hat. BEURLEN nimmt jetzt, so wie ich es erstmalig vorgeschlagen habe, einerseits eine nähere Verwandtschaft von Cancriformia, Oxyrhyncha, Oxytomata und Gymno-pleura (als Oxymorpha) an, andererseits folgt auch er jetzt den früheren Autoren in der Vereinigung der restlichen Brachyrhyncha, nämlich Xanthiden, Portuniden, Ocypodiden usw. („Xanthimorpha“). 1930 hatte BEURLEN dagegen „Ocypodoida“, Oxyrhyncha und Cancriformia mit den Dromiaceen als „Dromiomorpha“ zusammengefaßt. Der Unterschied der Ansichten beschränkt sich jetzt in der Hauptsache auf die Teilung der Dromiacea in verschiedene Stämme. Ich sehe darin einen erfreulichen Beweis dafür, daß nach jahrelanger Diskussion eine einheitliche Auffassung über die tatsächlichen Verwandtschaftsverhältnisse der Brachyuren erzielt wurde und nur die Deutungen in einem Punkt — entsprechend den theoretischen Grundlagen — wesentlich verschieden sind.

Die Entwicklung der Brachyuren aus langschwänzigen Dekapodenkrebsen ist ein besonders anschauliches und wichtiges Beispiel eines Entwicklungsvorgangs, das eingehend theoretisch verwertet werden kann (bedeutende, leicht feststellbare Umwandlungen; erhaltungsfähiges Material; geologisch junge Zeit; gut bekannte rezente Vertreter). Soweit dieses Beispiel derzeit bekannt ist, spricht es gegen die Theorie der sprunghaften Typenneubildung, wie sie BEURLEN heute vertritt. Wir müssen daran festhalten, daß eine einmalige Entwicklung an der Wende von Trias und Jura aus einer Macrurengruppe allmählich einen Brachyurenstamm hervorgehen ließ. Eine solche Umwandlung durch Reduktion des Abdomens wurde gleichzeitig in anderer, weniger erfolgreicher Weise bei anderen Macrurengruppen (Anomocarida, Galatheida) angebahnt. Der Brachyurenstamm spaltete sich bald in verschiedene Zweige, aber die zahlreichen Möglichkeiten einer Veränderung der Lebensweise (und Körperform), die der Verlust des Abdomens und der äußeren Segmentierung bietet und die wir an rezenten Krabben mannigfaltig beobachten können, wurden während des ganzen Jura nicht ausgenützt. Wir sehen — trotz der bald erfolgenden „explosiven“ Aufspaltung — eine auffallende einheitliche Primitivität, in der der neue Typus während der ganzen langen Dauer der Jurazeit verharret. Dann erst kommt es zu einer raschen erfolgreichen Überwindung des Dromiaceenstadiums. Wir werden dabei an die lange „Inkubationszeit“ eines primitiven Säugetiertypus während des Mesozoicum erinnert.

Man kann diese Entwicklung zwar als „explosiv“ bezeichnen, insofern als wir die Stammformen höherer Gruppen auf primitiver Stufe in den niederen Gruppen schon bald nach deren Entstehung unterscheiden können. HENNIG spricht von einem „Stammstrauch“, der infolge von „wurzelnaher Abknospung neuer Richtungen“ unsere Erfahrungen besser wiedergibt, als ein Stammbaum. Aber die Entwicklung ist nicht sprunghaft, Übergänge fehlen nicht, gemeinsame Stammformen mehrerer systematischer Einheiten sind bekannt. Den besten positiven Beweis für das Bestehen von Übergangsformen erbringt die neue Arbeit von T. H. WITHERS (A Liassic Crab, and the Origin of the Brachyura. — *Ann. Mag. Nat. Hist.* (10), **9**, p. 313, 1932), in der eine zwischen Macruren und Brachyuren ganz klar vermittelnde Form aus dem Unteren Lias beschrieben wird.

Der vorliegende Beitrag zur Systematik und Stammesgeschichte der Jurakrabben hat den Zweck, zu weiteren möglichst voraussetzungslosen Forschungen auf einem Gebiet anzuregen und einen sicheren Grund zu legen, auf dem wir uns nach den Fortschritten, die in den letzten Jahren erzielt wurden, von einer neuen Seite einem Grundproblem der Stammesgeschichte nähern.

Naturhistorisches Museum in Wien, im Herbst 1932.

Literatur.

- TH. BELL, 1863: A Monograph of the Fossil Malacostracous Crustacea of Great Britain II. Pal. Soc. London.
- K. BEURLEN, 1929: Untersuchungen über Prosoponiden. Dies. CBl. S. 125.
- 1932: Brachyurenreste aus dem Lias von Bornholm mit Beiträgen zur Phylogenie und Systematik der Brachyuren Dekapoden. Paläont. Zs. 14. S. 52.
- M. GLAESSNER, 1929: Dekapodenstudien. N. Jb. Min. Beil.-Bd. 63. S. 137.
- 1929 a: Crustacea Decapoda in: Fossilium Catalogus, pars 41. (Hier die gesamte Literatur bis 1928.)
- 1931: Geologische Studien in der äußeren Klippenzone. Jb. Geol. Bundesanst. Wien. 81. S. 1.
- E. LÖRENTHEY und K. BEURLEN, 1929: Die fossilen Dekapoden der Länder der ungarischen Krone. Geol. Hungar. Ser. Pal. Fasc. 3.
- H. v. MEYER, 1860: Die Prosoponiden. Palaeontogr. 7. S. 183.
- T. H. WITHERS, 1932: A Liassic Crab, and the Origin of the Brachyura. Ann. Mag. Nat. Hist. (10.) 9. S. 313.

Bei der Redaktion eingegangen am 31. Oktober 1932.