Speziation der mediterranen Süßwasserkrabben

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Von GERHARD PRETZMANN

Mit 1 Abbildung

(Vorgelegt in der Sitzung der math.-nat. Klasse am 23. Juni 1989 durch das w. M. FRIEDRICH BACHMAYER)

Einleitung

Ein Hauptproblem der Systematik und Taxonomie der Süßwasserkrabben ist die Frage nach der Ranghöhe der unterscheidbaren Gruppen. Insbesondere der Bereich der Art, der Gattung und der infraspezifischen Unterscheidungen sind für die Nomenklatur und damit für die gesamte Praxis von hoher Bedeutung.

Es ist daher wichtig, die Frage nach den Maximen zu stellen, nach denen heute die Beurteilung der Kriterien für die Art erfolgt. Das Problem stellt sich für die Süßwasser- und terrestrischen Decapoden deshalb in besonderer Weise, weil nur ein vergleichsweise sehr kleiner Teil im Süßwasser lebt, die überwiegende Anzahl ist marin. Das ist deshalb wichtig, weil die Evolutionsgeschwindigkeit, und damit der Artbildungsprozeß stark unterschiedlich abläuft.

Es soll daher zunächst kurz eine Zusammenfassung der Leitlinien zur Bestimmung der Charakteristika für Arten gegeben werden, die sich im Wesentlichen an den Arbeiten von E. MAYR und KRAUS orientiert.

Der Artbegriff

Nachdem Einhelligkeit darüber bestand, daß der Artbegriff nicht eine willkürliche Festlegung ist, sondern eine objektive Funktionseinheit umschreibt (biologischer Artbegriff): Neben der Anpassung an eine bestimmte ökologische Situation (oder ein Bündel ökologischer Situationen) ist es vor allem die Fortpflanzungsgemeinschaft, des Bestehen eines balanzierten Genpools, das die Art als solche konstituiert.

So klar diese Feststellung für die theoretische Biologie ist, so kompliziert ist die Anwendung in der Taxonomie. Einerseits ist wohl eine objektive Richtlinie gegeben; andererseits sind die geforderten Kriterien zu überprüfen, da es sich dabei ja nicht unmittelbar um morphologische Faktoren handelt. Eine weitere Schwierigkeit ist der Umstand, daß hier auch die Zeitdimension mitspielt; das heißt, daß Arten in einem langsamen Prozeß herausgebildet werden, der unterscheidbare Etappen umfaßt. Der Beginn liegt in einer Unterbrechung der epigenetischen Einheit der Art durch Unterbrechung des Genaustausches. In der Regel ist eine geographische Isolierung dafür verantwortlich. Nach Beendigung der epigenetischen Regulation beginnen sich die Genpools auseinander zu entwickeln und damit zunehmend unverträglich zu werden; zunächst in geringerer Eignung der Hybriden, später in immer höheren Infertilitäts-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

raten bis zur völligen Unfruchtbarkeit. Bei Wegfall der Barrieren tritt in einem frühen Stadium der Auseinanderentwicklung eine Wiederverschmelzung ein, in späteren Stadien bilden sich schmale Hybridgürtel. In dieser Situation beginnt die Ausbildung von Hybridisierungsbarrieren. Die neuen Arten haben zunächst noch gleiche ökologische Ansprüche, sind daher Konkurrenten, was allopatrisches Vorkommen bedeutet. Erst im letzten Stadium können sich ökologische Differenzierungen herausbilden, und es kann zur geographischen Überschiebung kommen. Dieser Prozeß erstreckt sich insgesamt mindestens über zehntausende von Generationen. Die ganze Entwicklung verläuft natürlich kontinuierlich, und es gibt nirgends eine scharfe Grenze zwischen frischem Isolat einer Art und geographischer Rasse (Subspecies), zwischen Subspezies und allopatrischer Art, zwischen beginnender und vollständiger Infertilität von Hybriden.

Ebensowenig ist eine geographische Rasse in einem frühen Entwicklungstadium als sicherer Beginn einer neuen Art anzusehen, da sie auch wieder mit der Ursprungsform verschmelzen kann.

Bedeutung für die Taxonomie

Die positive Seite dieser Verhältnisse liegt darin, daß die Fundierung der basalen taxonomischen Einheit, der Art, eine objektive Grundlage hat. Die Schwierigkeit liegt in der Kontinuität der Artentstehung, wozu noch der Umstand kommt, daß diese Entwicklung nicht bei allen Arten synchron erfolgt, sodaß wir gleichzeitig die verschiedensten Stadien von Differenzierung im gleichen Zeithorizont finden. Daher ist die Situation so, daß wir wohl einen objektiven Rahmen haben, innerhalb dessen aber dann letztlich willkürliche Festlegungen erfolgen.

Eine weitere Schwierigkeit liegt darin, daß die Frage der Kreuzbarkeit und die Fertilitätsrate von Hybriden nur in sehr wenigen Fällen untersucht ist, in der Regel nur morphologische und chorologische Daten vorliegen. Im günstigen Falle lassen sich aus der Struktur der Kopulationsorgane Indizien für Bastardierungsbarrieren ableiten.

Immerhin läßt sich feststellen, daß Formengruppen, die sympatrisch leben und sich morphologisch eindeutig und ohne Übergänge unterscheiden lassen, eindeutig mindestens im Artrang zu unterscheiden sind. Ebenso sind Formen, die allopatrisch leben, geographisch in Kontakt stehen und in der Kontaktzone keinerlei Übergangsformen haben, als sichere Arten zu bezeichnen.

Formen, die, durch Übergänge verbunden, Hybridzonen aufweisen und sich unbegrenzt fruchtbar kreuzen lassen, sind als geographische Rassen anzusehen. Kreuzbarkeit an sich, nach Meinung vieler Systematiker, ist noch kein Widerspruch zum Artstatus.

Schwieriger ist die Beurteilung von geographisch weit getrennten Gruppen, wie etwa Inselformen. Hier können nur Abschätzungen des relativen morphologischen Differenzierungsgrades im Vergleich zu den

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Unterschieden zwischen sicheren Arten der näheren Verwandtschaft Indizien für die Rangung geben.

Situation bei den Süßwasserkrabben

Methodisch ist die Systematik der Potamiden auf die klassischen Methoden der vergleichenden Morphologie und der Chorologie angewiesen, da es weder Chromosomenuntersuchungen, noch Kreuzungsexperimente bisher gibt.

Das mediterran- vorderasiatische Gebiet zeigt eine Reihe von Formen, die fast durchwegs allopatrisch auftreten. Sie bewohnen Flüsse, Bäche, Teiche und Seen und leben, insbesondere nächtlicherweise, amphibisch. Dabei entfernen sie sich normalerweise nur wenige Meter vom Gewässer. Als Barrieren sind Meeres- und Brackwasser anzusehen, Trockengebiete und Gebirgshöhen über, je nach geographischer Breite, 1500–2000 m. Ferner dürften bestimmte geologische Verhältnisse, die sehr harte Uferwände bedingen, ebenfalls eine Besiedelung verhindern.

Da alle Formen des hier zu besprechenden Gebiets einer einzigen Gattung, *Potamon,* zugerechnet werden, ergibt sich aus dem allopatrischen Verbreitungsmuster kein Problem.

Die Gattung *Potamon* erstreckt sich von Marokko bis ins mittlere Himalayagebiet.

Da sich im Bereich dieser Gattung ein hierarchisch gegliedertes Merkmalsmuster ergab, war es das Bestreben, alle verfügbaren Kategorien zu nutzen, um diese Hierarchie darzustellen. Als Untergattungen wurden zunächst alle Formen mit gleichartigem Grundschema des Gonopodenbaues aufgefaßt, deren es im mediterranen Raum vier gibt: *Potamon, Thelphusa, Pontipotamon* und *Centropotamon.* Diese Formen sind auch habituell mehr oder weniger gut unterscheidbar.

Innerhalb dieser Untergattungen sind wiederum Einheiten unterscheidbar, die also sinngemäß als Spezies aufzufassen sind.

Das ist bei *Potamon* s. str. *potamios* und *setiger,* bei *Centropotamon hüceste, armenicum* und *vangölium* (im Mediterranbereich, ferner weitere Arten in Persien und Mesopotamien).

Telphusa und *Pontipotamon* sind monotypisch. Dies entspricht auch der nach Osten zunehmenden Formenvielfalt.

Die innerhalb dieser Arten beobachtbaren Gruppen einheitlicher morphologischer Differenzierung sind zumeist, aber nicht ausschließlich, Inselformen sowie durch große Lücken getrennte Vorkommen. In der erwähnten hierarchischen Merkmalsanordnung sind sie, insbesondere nach der Gonopodenstruktur, den erwähnten Arten eindeutig zuzuordnen. Die Geschlossenheit des Vorkommens sowie die innere Uniformität in den bezeichneten Merkmalen lassen die Kategorie Subspezies gerechtfertigt erscheinen.

Als solche wurden innerhalb der Art *fluviatilis* 4, innerhalb der Art *ibericum* 4, innerhalb der Art *potamios* 10, bei *hueceste* 2 unterschieden.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Damit wären die offiziellen Kategorien, die den Regeln der zoologischen Nomenklatur unterliegen, erschöpft. Nach der Meinung der meisten zeitgenössischen Taxonomen wären innerhalb einer Subspecies nur mehr Populationen vorhanden, die sich meist nur durch statistische Merkmalshäufungen, wenn überhaupt, phänotypisch unterscheiden lassen.

Dennoch finden sich hier innerhalb der als subspecies ausgewiesenen Gruppen untergeordnete Einheiten, die, zumeist Inselformen, oder geographisch getrennt, mehrere bis viele Populationen umfassen, geschlossen (nicht vikariierend!) auftreten und durchgehend bestimmte Merkmale zeigen. Formal würden sie also die Anforderungen einer Subspezies erfüllen, stehen aber solchen bereits bestehenden Einheiten nicht nur hierarchisch untergeordnet gegenüber, sondern sind auch in der Ausprägung der unterscheidenden Merkmale um eine Kategorie schwächer, sozusagen morphologisch gerade noch feststellbar, ausgewiesen.

Im Sinne der oben erwähnten Schwierigkeit der Errichtung absoluter Grenzziehungen wären diese Strukturen als Übergang von Populationsgruppen zu Subspezies bzw. Isolate mit der Potenz, Subspezies zu werden, anzusehen.

Vor gleichartigen Problemen standen Taxonomen mehrfach, und einige haben zur Verwendung des infrasubspezifischen Begriffes Natio ihre Zuflucht genommen. Mir ist das von terrestrischen Isopoden und bestimmten Laufkäfergruppen bekannt.

Diese Situation besteht vielleicht nur bei wenigen Tiergruppen, die sich einerseits in starker evolutionärer Entwicklung befinden, aber sehr ortsgebunden und leicht isolierbar sind. Ökologisch sind die Süßwasserkrabben sicherlich eine derartige Kategorie.

Außer den vergleichend-morphologischen Kriterien und der Tatsache der überwiegenden Allopatrie sind noch einige weitere chorologische Befunde in dieser Fragestellung interessant.

Nach den allgemein- theoretischen Überlegungen ist der Prozeß der Artbildung dann abgeschlossen, wenn es, infolge ökologischer „Nischenfindung" zu geographischer Überschiebung kommt. Nun sind solche Befunde für die Süßwasserkrabbenfamilie Pseudothelphusidae mehrfach erfolgt. In den Anden konnte vielfach beobachtet werden, daß die großen Flüsse und großen Nebenflüsse von großen, weitverbreiteten Arten bewohnt werden, während in den höhergelegenen kleinen Bächen kleine Arten mit wesentlich kleinerem Verbreitungsgebiet auftreten.

In der Familie Potamidae liegt eine ähnliche Situation vielleicht in der Beziehung zwischen *Potamon* und *Potamiscus* vor, wo analoge Größendifferenz besteht. Im mediterran-vorderasiatischen Bereich ist *Potamon ibericum tauricum* eine deutlich kleinere Form, und es liegt eine ähnliche Beziehung im Auftreten zu den Arten der Untergattung *Centropotamon* vor: Letztere besiedelt in der Zentraltürkei und in Nordpersien die großen Flußtäler, *ibericum tauricum* kommt in den höher gelegenen Seitenbächen des gleichen Flußsystems vor. Also beginnende geographische Überlappung infolge ökologischer Differenzierung. Möglicherweise

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

ein Zustand, der der Verteilung von Nachtigell und Sprosser ähnelt: Die stärkere Form drängt die schwächere in (von beiden) weniger bevorzugte Gebiete ab, an die sich aber die schwächere Form adaptiert hat.

Eine ähnliche Relation besteht ja auch zwischen Krabben und Krebsen. Wahrscheinlich gibt es grundsätzlich Konkurrenz in der Ökologie des Typs „Bodenbewohnender Süßwasserdecapode" und die ökologische Differenzierung beruht auf größerer Kälteresistenz der Astaciden bzw. Akzeptanz kleinerer Gewässer durch kleinere Arten.

Jedenfalls ist die beginnende ökologische Differenzierung ein Beweis für die schon lange abgeschlossene Artbildung.

Eine Bastardierungsbarriere wäre ein weiteres Indiz für einen völlig abgeschlossenen Artbildungsprozeß. Nun sind, wie erwähnt, noch keine Kreuzungsversuche durchgeführt worden. Aber es gibt einige Hinweise durch Verbreitungsgrenzen, an denen Arten aneinanderstoßen ohne daß Hybridformen und morphologische Übergänge auftreten.

Als eine derartige Grenze ist insbesondere die Grenze zwischen *Potamon edule* und *Potamon ibericum* anzusehen, die in Nordgriechenland östlich Edessa verläuft, wo im westlichen Tal *P. fluviatilis,* und im östlich benachbarten Tal *P. ibericum* vorkommt, beide Täler mit starken Populationen, ohne daß klinale Änderungen oder Hybridformen im Grenzbereich oder in seiner Nähe festgestellt werden konnten. Ebensowenig konnten im Überlappungsbereich von Potamon ibericum und Potamon hueceste Hybridformen gefunden werden. Das Gleiche gilt auch für Potamon potamios und *Potamon ibericum* im Taurusgebirge. Auch an der türkischen Westküste leben diese beiden Arten in benachbarten Flußsystemen.

Allerdings gibt es in der Westtürkei (nahe Izmir) die Unterart meandris, die in zwei Merkmalen, nämlich Carapaxlänge und Mahlschere an *Potamon potamios* erinnern. Nach dem Gonopodenbau ist jedoch eine eindeutige Zuordnung zu ibericum gegeben. Möglicherweise handelt es sich hier um eine sogenannte „Kontaktrasse", die durch Genintrogression entstanden ist. Derartige Genintrogressionen sind auch von anderen Tiergruppen bekannt. Möglicherweise trifft das auch für die östlichsten Unterarten von *potamios* zu, deren Gonopoden-Endstücke etwas an die östliche Art *hueceste* erinnern. Zwischen *Potamon fluviatilis* und *Potamon potamios* gibt es keine Kontaktzonen, die Grenze wird durch das Meer gebildet. Hier finden wir bei einigen Inselformen eine intermediäre Ausbildung eines Carapaxmerkmals, nämlich etwas stärker vorragende Epigastricalloben bei *P. potamios rhodium,* sowie ein Gonopodenmerkmal, und zwar etwas stärkere Behaarung des inneren Basalrandes bei *P. potamios karpathos.* Die Zuordnung nach der Gonopodengestalt ist jedoch eindeutig. Auch in diesen Fällen könnte man an Genintrogression denken.

Gelegentliche Zusammenbrüche von Isolationsmechanismen werden von den meisten Zoologen nicht als Hindernis für Trennung von Arten angesehen, ebensowenig wie potentielle Hybridisierbarkeit

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

(MAYR-KRAUS 1975, S. 37). Im Hinblick auf die Gesamtsituation wäre auch der Nachweis von Genintrogression in den angeführten Fällen kein zwingendes Argument gegen die vorgeschlagene taxonomische Kategorie.

Nach der Tabelle 8–1 (S. 135) müßten die als Unterarten ausgewiesenen Inselformen (Morphologisch verschieden/reproduktive Isolation gegeben) sogar als Arten bezeichnet werden.

Wenn man aber von der Vorstellung ausgeht, daß Artifferenzierung erst dann voll besteht, wenn eine Wiederverschmelzung nach Wegfall der geographischen Barriere eintreten würde, ist hier eher Vorsicht am Platze.

Immerhin wurde bis 1962 noch alles zwischen Aegaeis und Himalaya als eine einzige Art betrachtet.

Jedenfalls hat die Überprüfung der ursprünglich rein morphologisch durchgeführten Einteilung und taxonomischen Kategorienzuweisung durch intensive Aufsammlung eine chorologische Bestätigung gebracht. Weitere Untersuchungen, insbesondere Chromosomenvergleich, Ethologie und Kreuzungsversuche wären allerdings noch wünschenswert.

Die chorologischen Befunde haben weiterhin einen Ansatz für eine historische Analyse der Evolution und Verbreitungsgeschichte der Süßwasserdekapoden ermöglicht, über den bei der vorigen Tagung schon referiert wurde.

Allgemeine Schlußfolgerungen

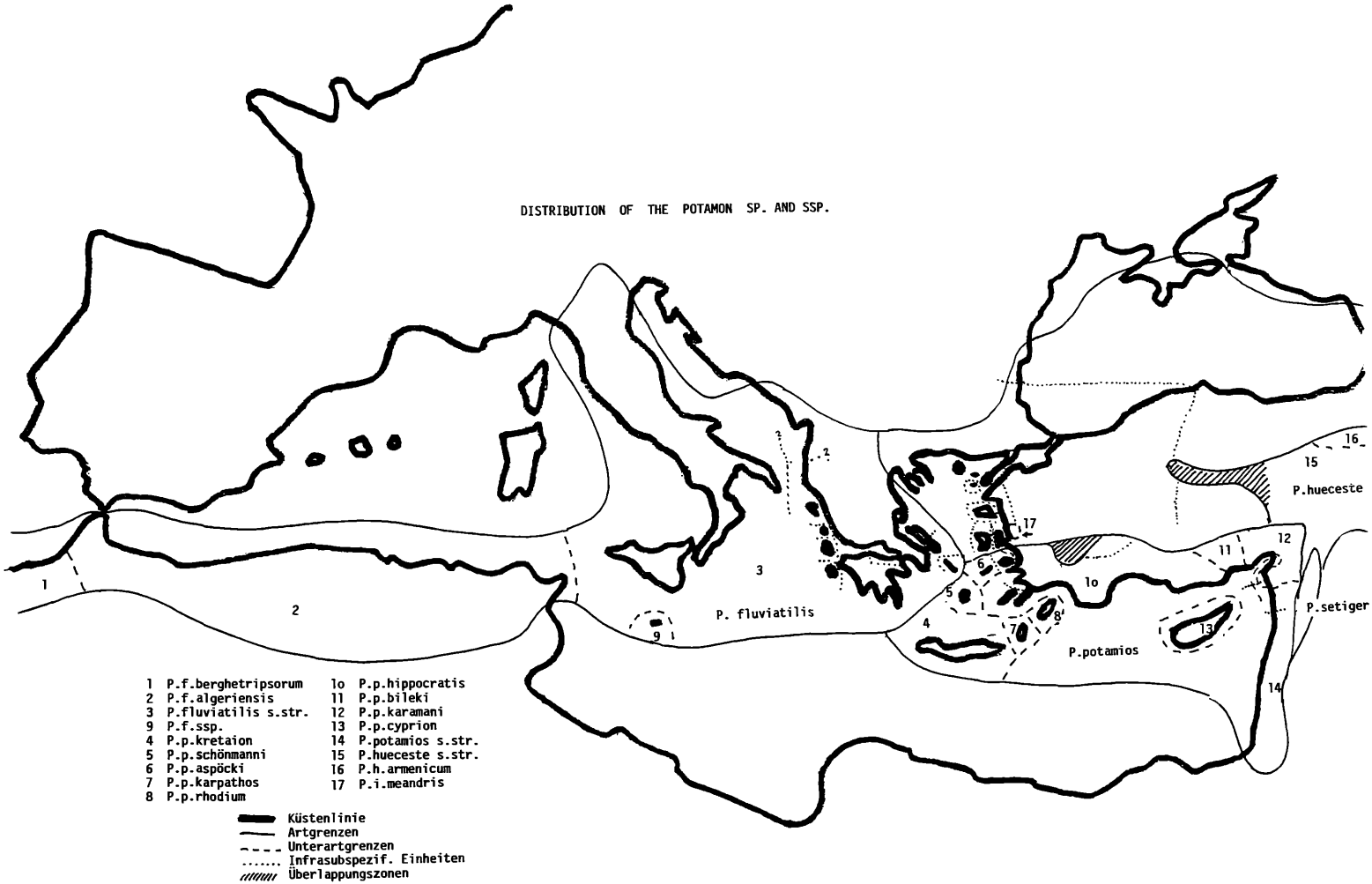
Die Süßwasserkrabben sind als relativ junge, in voller Entfaltung stehende Tiergruppe anzusehen. Der Begriff Süßwasserkrabbe ist dabei als Bezeichnung für einen ökologischen Typus, nicht als systematische Einheit (in weltweiter Betrachtung) zu verstehen.

Das vorliegende Muster geographischer Verteilung von Merkmalen zeigt eine große Formenfülle in hierarchischer Anordnung bis in feinste gerade noch feststellbare Unterschiede, die in voller Übereinstimmung mit dem Verbreitungsbild steht. Aus diesen Befunden ergibt sich das Bild einer stetigen evolutiven Veränderung einerseits, und die vorwiegende Bedeutung der geographischen Isolierung für die Speziation anderseits.

Die große Bedeutung der Gonopodenmorphologie für die Systematik ist ebenfalls zu betonen. Bei allen taxonomischen Kategorien ist die Untersuchung der Gonopoden wesentlich zielführender und signifikanter als andere morphologische Strukturen. Dabei ist aber zu bemerken, daß im Bereich der vorliegenden Gattung diese Gestaltsunterschiede der Gonopoden kaum schon eine Bastardierungsbarriere darstellen (was bei den Pseudothelphusiden eher der Fall sein könnte). Man hat den Eindruck einer „Vorauseilenden Differenzierung der Gonopodenmorphologie", da sich die feinsten Unterschiede, etwa von Nationes, praktisch nur an den Gonopoden zeigen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

DISTRIBUTION OF THE POTAMON SP. AND SSP.



©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Diese „vorauseilende Differenzierung" könnte als epigenetische Festlegung in stammesgeschichtlicher Vergangenheit im Hinblick auf die potentielle Bedeutung als Kreuzungsbarriere erfolgt sein.

Ergänzung

Anläßlich der Teilnahme am 4. Colloquium über Mediterrane Decapoden in Saloniki im April 1989 ergab sich die Möglichkeit, dank der freundlichen Hilfe von Dr. Nestoras GARVIS den südlichen Bereich des Grenzgebiets zwischen *P. fluviatilis* und *P. ibericum* zu untersuchen. Es handelt sich dabei um eine breite Tiefebene, vormals Sumpfgebiet, das vom Loudias, sowie von mehreren Kanälen durchzogen ist. Hier wurde an mehreren Stellen vergeblich nach Süßwasserkrabben gesucht. Befragte Einwohner, darunter auch Fischer, gaben an, daß hier früher zahlreiche große Krabben vorgekommen seien, nach den Regulierungen und Verunreinigungen durch Industrieabwässer und Insektizide jedoch kaum noch Krabben vorkämen (die früher die Fischer in den Netzen hatten). Nach den Größenangaben dürfte es sich bei diesem Vorkommen (südl. Gianitsa) eher um *P. fluviatilis* gehandelt haben. Dank der Führung eines Einheimischen konnte nördlich von Gianitsa, nahe Asvestario, im Hügelland ein sehr reduziertes Vorkommen von *P. ibericum tauricum* festgestellt werden (1 ♂ 1 ♀). Der Unterlauf dieses Baches ist trocken. Die Tiere wurden wieder freigesetzt.

Vergeblich wurde auch in einem Bach unterhalb Veria gesucht. Im Oberlauf dieses Gewässers wurde (etwa 6 km s. Veria, in kaltem Wasser) *Austropotamobius torrentium macedonicum* an zwei Stellen gefunden. Es handelt sich dabei wahrscheinlich um den südlichsten bisher bekannten Nachweis. Die Gonopodenausbildung, sowie die Gestalt der Epigastricalloben und alle weiteren Carapaxmerkmale lassen die nördlich Gianitsa gefundenen Exemplare eindeutig *P. ibericum* zuordnen. Sollte sich südlich Gianitsa doch noch *P. edule* nachweisen lassen, wäre das ein weiterer Nachweis einer ökologischen Differenzierung von *P. ibericum*.

Literatur

BOTT, R. (1967): Potamonidae aus Afghanistan, Westasien und dem Mittelmeerraum. – Vid. Med. Dansk. Nat. For., **130**: 7–43.

– (1970): Die Süßwasserkrabben von Europa, Asien, Australien und ihre Stammesgeschichte. – Abh. Senckenberg, **526**: 1.

COLOSI, G. (1920): I Potamonidi del R. Museo Zoologico di Torino. – Boll Mus. Zool. Anat. Comp., **35** *(734): 1–39.*

– (1919): I Potamonidi conservati nel R. Museo Zoologoco di Firenze. – Boll. Soc. Ent. Ital., 50: 39–62.

COIFMANN, I. (1938): Nota sul *Potamon edule* dell'Anatolia. – Boll. Zool. d. Union Zool. Ital., **17/5**: 223–225.

GHIAVARINI, I. (1934): Ricerche sui *Potamon edule* di alcune isole d'Egeo. – Arch. Zool. Ital., **20**: 67.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

GHIGHI, A. (1912): Ricerche Faunistische nelle isole italiane del Egeo, Potamonidi. – Arch. Zool. Ital., **13:** 243.
KARAMAN, M. (1976): Decapoda. – In: Fauna Makedonija. – Skopje.
MATTEOTTI, A. (1919): Nota sulle variabilita di *Potamon edule.* – Boll. Soc. Ent. Ital. Firenze, **5:** 12.
MAYR, E. (1942): Systematics and the Origin of species. New York (1963): Animal species and evolution. Cambridge.
MAYR, E. und KRAUS, O. (1975): Grundlagen der Zoologischen Systematik. Hamburg (P. Parey).
PARISI, B. (1913): Excursioni zoologiche del Dr. Enrico FESTA nell Isola di Rhodi. Decapodi. – Bull. Zool. Anat. Comp. Torino, **28:**677.
PESTA, O. (1926): Carcinologische Mitteilungen. – Arch. Hydrobiol. **16,** 605.
– (1930): Decapoda und Süßwasserproben. – In: BEIER, M.: Zoolog. Forschungsreisen nach den Ionischen Inseln und dem Peloponnes. – Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, (1) **139/** 4: 146.
– (1937): Süßwasserkrabben (Potamoniden) des südlichen Griechenland. – Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, (1) **146/**5: 237.
– (1937): Vergleichende Untersuchungen zur Kenntnis der geographischen und verwandtschaftlichen Grenzen zwischen den Süßwasserkrabben *Potamon fluviatilis* und *Potamon potamios.* – Zool. Jb. Syst., **69:** 93.
– (1943): Süßwasserkrabben von der Insel Kreta. – Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, (1) **152/**1–5: 1.
– (1946): Notiz über *Potamon potamios* und *Potamon fluviatile* aus der Museumssammlung in Stockholm. – Arkiv for Zoologi, **37/**4: 1.
PRETZMANN, G. (1962): Die mediterranen und vorderasiatischen Süßwasserkrabben (Potamoniden). – Ann. Naturhist. Mus. Wien, **65:** 205–240.
– (1965): Die Süßwasserkrabben des Mittelmeers und Vorderasiens des British Museum of Natural History. – Ann. Naturhist. Mus. Wien, **68:** 519.
Die mediterranen und vorderasiatischen Potamoniden der Naturhistorischen Museen in Paris, Turin, Kopenhagen und Washington. – Ann. Naturhistor. Mus. Wien, **70:** 217.
– (1971): Scheren und Scherenbezahnung bei *Potamon.* Ann. Nat. Mus. Wien **75,** 489–502.
– (1971): Werden die Flußkrabben in der Türkei durch die Süßwasserkrabben verdrängt? Vivarium Wien **1** (1), 9–10.
– (1972): Some fossile Chelae of river crabs and the distribution of Potamon. Thalassia Jugoslavica **8** (1), 71–74.
– (1973): Grundlagen und Ergebnisse der Systematik der Pseudothelphusidae. – Z. zoo. Syst. u. Evol. **11** (3), 196.
– (1977): Notizen zur Biologie der Süßwasserkrabben. – Anz. Österr. Akad. Wiss. 1977 (7), 87–89.
– (1979): Zur Systematik, Chorologie und Taxonomie der Potamiden Griechenlands und der Türkei. – 12 Sympos. Intern. Zoogeogr. Ecol. Grece et Reg. Avois., Athen 1978.
– (1980): Potamiden aus Griechenland (leg. MALICKY, leg. PRETZMANN) Ann. Naturhist. Mus. Wien **83,** 667.
– (1983): Die Süßwasserkrabben der Mittelmeerinseln und der westmediterranen Länder. – Ann. Naturhist. Mus. Wien **84B,** 369.
– (1983B): Die Süßwasserkrabben der Türkei. – Ann. Naturhist. Mus. Wien **84B,** 281.
– (1984): Zwei neue Unterarten von *Potamon* (*Potamon*) *potamios* OLIVIER. – Ann. Naturhistor. Mus. 87B, 255–260.
– (1988): Potamon (Pontipotamon) *ibericum* auf Chios. Ann. Naturhistor. Mus. Wien **90** B, 179–182.
– (1987): A Contribution to a historic Analysis of Mediterranean Freshwater Decapods Chorology. – Symposion on Decapoda Mediterranea, Barcelona 1985. In v. Pesqu. 51 (Suppl. 1) 17–25.
– (1987): Versuch einer historischen Deutung des Verbreitungsbildes der mediterranen und europäischen Süßwasserdecapoden S. ber. Österr. Akad. Wiss. I, **196,** 1, 4, 1–9.
RATHBUN, M. (1904): Les Crabs D'Eau Douce. – Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris, (4) **6.**

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

RÖGL, F., und STEININGER, F. F., (1983): Vom Zerfall der Thethys zu Mediterran und Parathethys. Ann. Nat. Mus. Wien **85**/A, 135–163.

SARDINI, A. (s. VANNINI, M.).

STAROBOGATOV, J. und VASSILENKO, S. (1979): Zur Systematik der Süßwasserkrabben der Familie Potamidae (Crustacea Decapoda, Brachgura) des Mittelmeergebietes und Vorderasiens. – Zool. I. Leningrad **58,** 12, 1790–1801.

SZOMBATHY, K. (1916): Tertiäre Formen der Gattung *Potamon*. – Ann. hist. Nat. Mus. Hist. nat. Hungarici **14,** 405.

VANNINI, M., et SARDINI, A. (1971): Aggressivity and Dominance in River Crab *Potamon fluviatile* (HERBST).

Ältere Arbeiten (vor 1904): s. RATHBUN, 1904, oder PRETZMANN, 1962.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: 198

Autor(en)/Author(s): Pretzmann Gerhard

Artikel/Article: Speziation der mediterranen Süßwasserkrabben. 13-22