Zur Kenntnis der Häutung bei fossilen Krebsen.

Von

Martin Glaessner

(Wien).

Mit 1 Textfigur und Tafel VI.

Das Wachstum hat bei den Dekapoden zur Folge, daß die Tiere mehrmals im Verlaufe ihres Lebens Häutungen vornehmen, durch welche sie die zu klein gewordene Schale verlassen. Diese wird dann in kurzer Zeit durch eine größere ersetzt. Die abgeworfenen Schalen, die Exuvien, bleiben fest und zur Fossilisation geeignet, wenn sie es vor der Häutung waren. Die Resorption des Kalkes, die den Häutungsvorgang einleitet, geht offenbar nicht sehr weit. Die Zahl der von einem Tier gelieferten Exuvien ist infolge der großen Unterschiede bei den Arten und Individuen auch nicht annähernd zu bestimmen; jedenfalls hat aber jedes ausgewachsene Tier mehrere Panzer abgeworfen.

Auf Grund dieser Feststellungen kommt man zu der Annahme, daß es sich bei den fossilen Dekapodenschalen zum größeren Teil nicht um Leichenreste, sondern um Exuvien handelt. Das läßt sich aber nicht in vollem Umfange beweisen. Da die Verbindung der einzelnen Glieder des Panzers bei den Exuvien schwächer ist als bei den Leichen, und vor allem der Hinterleib meist völlig losgelöst ist, zerfallen die ersteren zumeist und die einzelnen Teile werden verschwemmt. Unter den isolierten Schalenteilen, die man häufig findet, sind nur die median gespaltenen Kopfbrustschilder als Exuvien erkennbar. Unter den vollständigen fossilen Dekapodenschalen sind die Leichenreste, die schwerer zerfallen, häufiger als es der ursprünglichen Verteilung entspricht. Vollständige Exuvien können sich, da sie meist aus zwei getrennten Teilen bestehen, nur unter besonders günstigen Bedingungen erhalten und sind dann an der veränderten Lage des Carapax zu erkennen.

Fritsch hat schon 1887 (pag. 23, 24) Schalen von *Glyphea*, die in der Mittellinie gespalten waren, als Exuvien gedeutet. Erst van Straelen (1925, pag. 56) hat sein Augenmerk auf die Verlagerung gerichtet, welche die Schalen vor der Einbettung erfahren haben, und hat in der Viertelkreisdrehung des Carapax, die gelegentlich an median gespaltenen Makruren-

schalen aus dem Jura zu beobachten ist, ein Kennzeichen für Exuvien festgestellt. Die gleiche Erscheinung habe ich in einer eben erschienenen Arbeit (1928, pag. 210) zum Erkennen von Häutungsresten jungtertiärer Makruren (*Callianassa jahringensis* Glaessner) benützt. Ich werde nun hier zeigen, daß fossile Exuvien von Dekapoden viel häufiger und weiter verbreitet sind, als man nach den bisher recht spärlichen Angaben in der Literatur erwarten konnte. In den Sammlungen und unter den Abbildungen von Dekapoden in der älteren Literatur konnte ich durch Beachtung der Lagerung eine Anzahl von Häutungsresten feststellen, die uns mit Berücksichtigung der früher veröffentlichten die Kenntnis des Häutungsvorganges bei verschiedenen Gruppen der Makruren vom Muschelkalk bis ins Miozän vermitteln.

Um die fossilen Exuvien erkennen und beurteilen zu können, wollen wir uns die wichtigsten Beschreibungen des Häutungsvorganges in der zoologischen Literatur vor Augen halten, wobei wir zunächst nur die Verhältnisse bei den Makruren betrachten.

In der Arbeit von Appellöf (1901, pag. 12) über den Hummer heißt es: „Der Prozeß beginnt mit einer Auflösung des Kalks in gewissen Teilen der Schale, die sich besonders an den Seitenrändern des Rückenschildes und in der schmalen Längsfurche bemerkbar macht, die sich an der Mitte des Rückenschildes entlangzieht. In einem späteren Stadium sind beide Hälften an größeren oder kleineren Stellen der Furche vollständig getrennt, d. h. die Furche ist hier durchbrochen Der Prozeß fängt damit an, daß das Tier sich auf die eine Seite legt, scheinbar ganz unfreiwillig wegen der Schwäche, der es während kurzer Zeit unterworfen ist. Der Körper schwillt unverhältnismäßig an. Wegen dieses Anschwellens des Körpers platzt die dünne Haut, die die Spalte zwischen dem hinteren Rande des Rückenschildes und dem Hinterleibe schließt und durch die hiedurch gebildete Öffnung schlüpft schließlich das Tier aus der Schale heraus. (Das Ausschlüpfen) wird auch dadurch erleichtert, daß die beiden Hälften des Rückenschildes jetzt infolge der Auflösung des Kalkes in der Mittelfurche auseinanderplatzen, entweder vollständig oder so, daß sie durch eine dünne, nicht verkalkte und darum etwas dehnbare Haut verbunden sind. Die Scheren werden hervorgezogen, ohne daß eine besondere Öffnung gebildet worden wäre."

Ähnlich schreibt Ortmann (1901, pag. 906) „Der Prozeß beginnt mit dem Zerreißen der den Cephalothorax mit dem Hinterleib verbindenden Gelenkhaut. Der Krebs ... wirft sich auf die Seite. Unter fortdauernden, von zusammenziehenden Bewegungen der Gliedmaßen begleiteten Krümmungen des Rumpfes wird der alte Cephalothorax nach aufwärts und vorne gehoben und der neue tritt. aus demselben hervor."

Ich beschreibe hier zunächst ein sehr bezeichnendes Exemplar von *Hoploparia Belli* M'Coy aus dem Londonton von Sheppey, das alle Merkmale

der Exuvien deutlich erkennen läßt (Taf. VI, Fig. 1—3). Es befindet sich in der Sammlung des Wiener Naturhistorischen Museums (Nr. 1902, III, 118) und wurde mir von Herrn Hofrat Prof. Dr. F X. SCHAFFER freundlicherweise zur Untersuchung überlassen, wofür ich auch an dieser Stelle meinen ergebensten Dank zum Ausdruck bringe.

Der Carapax ist in der ganzen Länge der Mittellinie gespalten, die linke Hälfte überdeckt ein wenig den Rand der rechten. Vom Hinterleib fehlt nur die rechte Hälfte des ersten Segments. Sie ist offenbar bei der Präparation zerstört worden. Die Extremitäten sind größtenteils erhalten. Das Stück ist zweifellos eine Exuvie, das beweist schon der Längsriß. Außerdem ist der Carapax vom Hinterleib getrennt und so gedreht, daß seine Längsachse mit der Achse der beiden ersten Abdominalsegmente einen rechten Winkel bildet. So entstand zwischen den beiden Teilen des alten Panzers die Öffnung, durch welche der Krebs die alte Hülle verließ, was durch die Spaltung des Carapax erleichtert wurde. Bei dem Vorgang lag der Krebs auf der Seite, und zwar wahrscheinlich auf der linken, denn diese ist in der ursprünglichen Stellung und in der gleichen Ebene mit den Abdominalpleuren und den Extremitäten erhalten, während die rechte ein wenig eingesunken ist. Die Häutung muß in vollkommen stillem Wasser vorgenommen worden sein, denn die voneinander getrennten Teile des Panzers haben, nachdem sie von dem Tiere verlassen wurden, ihre Lage zueinander nicht im geringsten geändert.

In der Literatur fand ich Abbildungen fossiler Makruren, die in der gleichen auffälligen Stellung erhalten sind wie die hier beschriebene *Hoploparia Belli*. Ich habe vier Exemplare in vereinfachter Form abgebildet (Textfig. 1), die einander und der beschriebenen Exuvie sehr ähnlich sind. Alle zeigen deutlich die Abbiegung des Carapax gegen das Abdomen und den großen Abstand, der in der Mittellinie zwischen den beiden Teilen des Panzers entsteht. Zur Veranschaulichung des Bewegungsvorganges habe ich auch den Umriß des Carapax in der normalen Lage eingezeichnet. Die vier Stücke stammen von verschiedenen Fundorten, aus verschieden alten Schichten (Dogger, Cenoman, Turon, Senon) und aus zwei verschiedenen Gruppen der Reptantia. *Hoploparia* gehört zu den *Astacura*, *Callianassa* zu den *Anomura*. Die Figuren sind als Beispiele aus der großen Zahl der bis jetzt unerkannt publizierten wohlerhaltenen Exuvien ausgewählt. Bei der Durchsicht der großen Tafelwerke über fossile Dekapoden bemerkt man häufig ähnlich gelagerte Exemplare, ich verweise hier nur auf die Abbildungen von *Glyphea Regleyana* (Desm.) aus dem Malm bei H. v. MEYER (1840, t. 3, f. 19, 20) und weitere Abbildungen von *Hoploparia* in den Arbeiten von Th. BELL und C. SCHLÜTER.

Das Bild, das wir uns nach den vorliegenden Exuvien fossiler Krebse von der Häutung bei diesen machen können, stimmt vollkommen mit den Be-

schreibungen des Vorganges bei rezenten Formen überein. Schon aus diesem Grund ist die Natur der hier besprochenen Fossilreste nicht zweifelhaft. Eine weitere Stütze erhält die Deutung durch die weite Verbreitung dieser Reste und die Ähnlichkeit ihrer Lagerung, die so weit geht, daß die in den Textfiguren 1 C und 1 D dargestellten Formen nahezu kongruente Umrisse aufweisen. Daß es sich um zufällige Verlagerungen handelt, ist nach den hier geschilderten Verhältnissen ganz ausgeschlossen. Es wäre unverständlich,

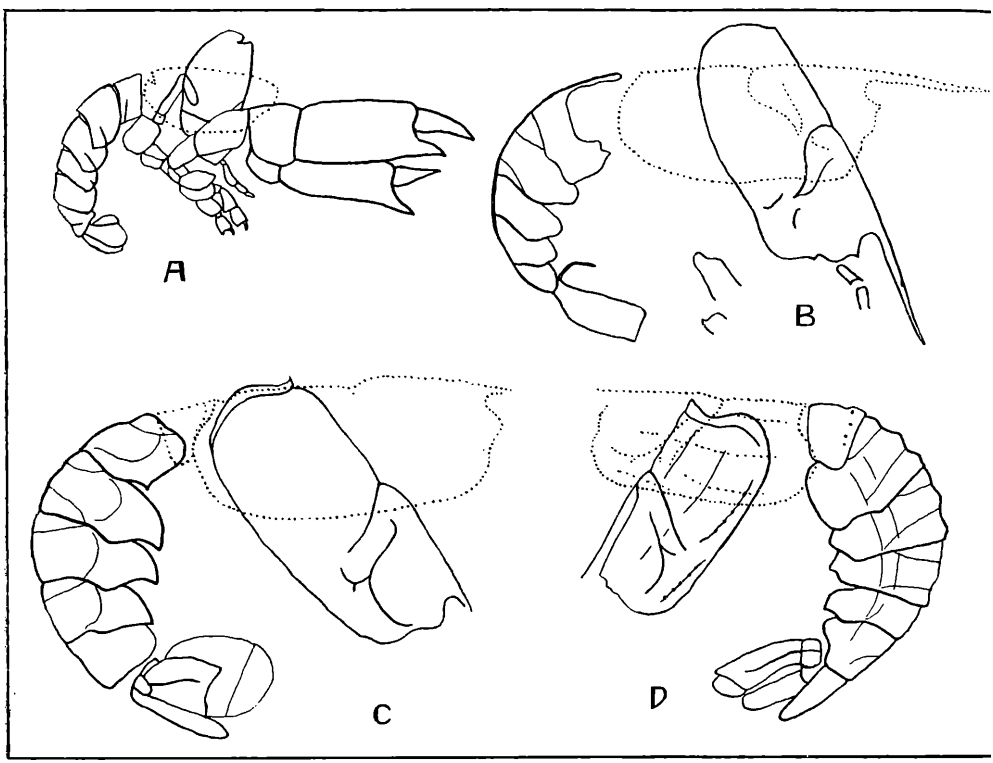


Fig. 1. Exuvien fossiler Makruren. (2/3 nat. Gr.) — A *Callianassa isochela* Woodw. Dogger, England. (Nach H. Woodward, 1876, t 6, f. 1.) — B *Hoploparia longimana* (Sow.). Cenoman, England. (Nach Th. Bell, 1863, t. 6, f 1.) — C *Hoploparia biserialis* Fritsch. Turon, Böhmen. (Nach A. Fritsch und J. Kafka, 1887, Textfig. 56.) — D *Hoploparia nephropiformis* Schlüter. Senon, Deutschland. (Nach C. Schlüter, 1879, t. 16, f. 2.)

daß der Carapax so häufig und immer in der gleichen Weise verschoben wird, während beim Abdomen sämtliche Glieder im Zusammenhang und unverändert erhalten bleiben.

Es gibt nun noch eine zweite Gruppe von Exuvien, die im Aussehen mit der zuerst beschriebenen nicht vollkommen übereinstimmt und die bisher noch sehr wenig Beachtung fand.

Aus dem Muschelkalk hat kürzlich Assmann (1927, pag. 350, t. 11, f. 6, 7) Häutungsreste von *Litogaster* beschrieben. Als Begründung für seine

Deutung führt er an, daß meist nur der Carapax vorliegt, gelegentlich auch das dazugehörige Abdomen, während die Extremitäten fehlen. Diese Feststellung allein wäre noch kein genügender Grund dafür, einen Makrurenrest als Exuvie zu betrachten, wenn nicht auch der Hinterleib vom übrigen Panzer getrennt wäre, was an den Abbildungen gut erkennbar ist. Bei den zahlreichen Krebsresten aus der Trias, bei denen sich diese Teilung findet, ist stets eine eigenartig veränderte Lage der beiden Stücke des Panzers zu erkennen. Die Schalen sind von der Dorsalseite sichtbar, Rückenschild und Hinterleib liegen zwar fast in der gleichen Ebene, ihre Längsachsen schließen aber einen stumpfen Winkel ein. Außerdem ist das Abdomen um seine Längsachse gedreht, so daß die Abdominalpleuren nur von einer Seite sichtbar sind. In dieser Lage sind die beiden Exemplare von *Litogaster tiefenbachensis* erhalten, die ASSMANN abbildet; dasselbe Bild zeigen zwei Stücke von *Pemphix Sueurii*, die H. v. MEYER (1840, t. 2, f. 7, 10) zeichnete. Bei diesen Abbildungen, die nebeneinander stehen, fällt die vollkommen übereinstimmende Lage besonders auf. Der Verfasser bemerkt a. a. O., pag. 8, daß das Abdomen „gewöhnlich davon (vom Carapax) getrennt und zur rechten oder linken Seite geneigt" ist. Schließlich habe ich hier noch ein Stück von *Pemphix Sueurii* (Desm.) aus der Sammlung des Wiener Naturhistorischen Museums (Nr. 1844, III. 52) abbilden lassen (Taf. VI, Fig. 6), welches die gleiche Lagerung und dazu noch einen deutlichen Längsriß am Carapax erkennen läßt. Die beiden Hälften sind vertikal nahezu einen Millimeter weit gegeneinander verschoben.

Ohne Zweifel handelt es sich auch bei diesen Resten um Exuvien. Die Unterschiede zwischen diesem und dem vorher beschriebenen Typus gehen darauf zurück, daß bei *Pemphix* und *Litogaster* die Häutung nicht in Seitenlage, sondern in der normalen Bauchlage vorgenommen wurde. Der Krebs zog zuerst den Cephalothorax, dann den Hinterleib aus der alten Hülle. Die Verschiebung des Abdomens ist damit zu erklären, daß das Tier beim Verlassen dieses Panzerteiles nicht auf dem alten Carapax, sondern daneben auf dem Boden stand. Daß *Pemphix* sich nicht in Seitenlage häutete wie etwa der Hummer, ist ohneweiteres verständlich, denn die breite, flache, nahezu depressiforme Gestalt der Schale macht ein Liegen auf der Seite ganz unmöglich. Diese Erklärung trifft aber für *Litogaster* nicht zu, der Panzer dieser Gattung ist nicht breiter als der von *Homarus* oder *Hoploparia*. Merkwürdigerweise entsprechen die Exuvien der mit *Litogaster* nahe verwandten Gattung *Glyphaea* aus dem Malm (H. v. MEYER, t. 3, f. 19, 20) dem ersten Typus, die Häutung ging hier in Seitenlage vor sich. Das Verhalten von *Litogaster* kann vielleicht durch die Verwandtschaft dieser Gattung mit dem flachgebauten Genus *Pemphix* erklärt werden.

Nun kommen wir zu der Besprechung der Häutung bei den fossilen Brachyuren. Der Vorgang beginnt — anders als bei den Makruren — mit der Sprengung der Naht zwischen dem Notum (dem umgeschlagenen Rand des Carapax) und den Pleuren an der Vorder- und Unterseite des Körpers. Dieser Riß erfolgt schon einige Tage vor der Häutung. Bei dieser tritt dann zuerst der Hinterleib zwischen seiner alten Hülle und dem Hinterrand des Carapax heraus, dann folgen der Cephalothorax, die Beine und schließlich die Scheren (ORTMANN, 1901, pag. 906). Da sich das Tier bei der Häutung nicht auf die Seite legt, sondern auf dem Boden steht und den Carapax senkrecht in die Luft hebt, kann dieser normalerweise nicht in der aufgerichteten Stellung erhalten bleiben, die er beim Auskriechen des Tieres einnimmt. Er fällt entweder wieder auf die Unterseite des Panzers zurück oder er wird vollkommen losgelöst und verschwemmt. Daher sind vollständige Exuvien, wie wir sie bei den Makruren kennengelernt haben, bei den Brachyuren bisher völlig unbekannt geblieben.

In meiner eingangs erwähnten Arbeit (1928, pag. 210) hatte ich schon Gelegenheit, auf Brachyurenreste hinzuweisen, bei denen die Pleuren vom Notum getrennt waren. Daraus schloß ich, daß es sich um Häutungsreste handelt. Bei den Leichenresten bleiben nämlich in der Regel — wenn die Einbettung nicht sehr verzögert wird — die Pleuren auch dann am Carapax hängen, wenn die Panzerteile der Unterseite abgetrennt werden.

Seither erhielt ich eine recht vollständig erhaltene fossile Krabbe, welche die einzelnen Panzerteile in der typischen Häutungsstellung zeigt und dadurch leicht als Exuvie erkennbar ist. Es handelt sich um ein Exemplar von *Potamon Quenstedti* Zittel, das sich in der Württembergischen Naturaliensammlung in Stuttgart befindet (Taf. VI, Fig. 4, 5). Ich verdanke die Kenntnis dieses überaus interessanten Fossils der Freundlichkeit des Herrn Kustos Dr. F. BERCKHEMER, der es mir bereitwilligst zur Untersuchung überließ. Das Stück stammt aus dem obermiozänen Süßwasserkalk von Engelswies bei Sigmaringen. Der Carapax ist am linken Rand beschädigt, die Füße fehlen, alle übrigen Teile liegen in guter Erhaltung vor. Der vollständig erhaltene Hinterleib liegt in der normalen Lage in der Vertiefung des Sternums, ferner erkennt man die Basisglieder der Füße, die äußeren Maxillipeden und die beiden Pleuren. Die Ebene des Carapax steht annähernd senkrecht auf der des Sternums. Die Stirn berührt den Distalrand der Maxillipeden; die Mittellinie des Carapax ist gegen die der Unterseite um etwa 3 mm nach links verschoben. Das Notum ist rechts erhalten, links sieht man nur einen kleinen Teil davon, das übrige ist abgebrochen. Die Exuvie ist hier in der Lage erhalten geblieben, die sie einnimmt, wenn das Tier die Extremitäten aus ihren Hüllen zieht, nachdem der Hinterleib und ein Teil des Cephalothorax schon frei geworden sind. Die Stellung kann nur dadurch

festgehalten worden sein, daß die Krabbe die Häutung auf sehr frischem, weichem Kalkschlamm vornahm. Dabei sank sie so tief in den Schlamm ein, daß der Carapax senkrecht aufgerichtet darin stecken blieb. Dann wurde er von dem erhärtenden Gestein völlig eingeschlossen und festgehalten. — Während bei den Exuvien der Makruren eine derartige Erhaltung in der ursprünglichen Lage häufig vorkommt, ist sie bei den Brachyuren als äußerst seltener Ausnahmsfall zu bezeichnen. (Siehe Nachtrag.)

Der vorliegende Beitrag zur Paläobiologie der Dekapoden soll kein abschließendes Bild des Häutungsvorganges bei dieser Gruppe geben. Sein Zweck war es vielmehr, darauf hinzuweisen, daß das Vorkommen der leicht erkennbaren und weit verbreiteten Exuvien fossiler Krebse eingehendere Beachtung verdient. Es läßt zunächst darauf schließen, daß die betreffende Form dort gelebt hat, wo die Reste gefunden wurden, denn die Krebse häuten sich in ihrem gewöhnlichen Lebensraum und ein Transport vollständiger Exuvien ist nicht möglich, da sie aus mehreren Stücken bestehen. Ferner kann man aus dem Auftreten von Häutungsresten in den hier beschriebenen Stellungen das Fehlen jeder Wasserbewegung erkennen. Diese Feststellung kann für die Betrachtung der gesamten Fauna der betreffenden Schichten von Bedeutung sein. Hauptsächlich sind aber diese Funde dadurch interessant, daß man an ihnen einen physiologischen Vorgang bei fossilen Tieren in Einzelheiten untersuchen kann.

Literatur.

APPELLÖF, A., 1901. Untersuchungen über den Hummer. Bergens Museums Skrifter, N. R. v. 1, Nr. 1.

ASSMANN, P., 1927. Die Dekapodenkrebse des deutschen Muschelkalks. Jahrb. d. Preuß. Geol. Landesanstalt Berlin, v. 48, pag. 332.

BELL, Th., 1863. A Monograph of the malacostracous Crustacea of Great Britain. Part II, Palaeontograph. Soc. London.

FRITSCH, A., und KAFKA, J., 1887. Die Crustaceen der böhmischen Kreideformation. Prag.

GLAESSNER, M., 1928. Die Dekapodenfauna des österreichischen Jungtertiärs. Jahrb. d. Geol. Bundesanstalt Wien, v. 78, Heft 1, 2.

v. MEYER, H., 1840. Neue Gattungen fossiler Krebse.

ORTMANN, A. E., 1901, in: BRONN, Die Klassen und Ordnungen des Tierreiches, v. 5, Abt. 2, 2. Hälfte.

SCHLÜTER, C., 1879. Neue und weniger gekannte Kreide- und Tertiärkrebse des nördlichen Deutschland. Zeitschr. d. deutschen Geol. Ges., v. 31, pag. 586.

VAN STRAELEN, V., 1925. Contribution a l'étude des Crustacés décapodes de la periode jurassique. Mem. Classe des Sci. Acad. roy. de Belgique, 4°, 2e sér., v. 7, fasc. 1, No. 1341.

WOODWARD, H., 1876. On some new macrurous Crustacea from the Kimmeridge Clay of the Sub-Wealden boring and from Boulogne-sur-mer. Quart. Journ. Geol. Soc. London, v. 32.

Tafelerklärung. Tafel (VI):

Fig. 1. *Hoploparia Belli* M'Coy. Eozän, Londonton, Sheppey. Exuvie. Von rechts.

Fig. 2. *Hoploparia Belli* M'Coy. Dasselbe Exemplar von links.

Fig. 3. *Hoploparia Belli* M'Coy. Dasselbe Exemplar von oben.

Fig. 4. *Potamon Quenstedti* Zittel. Obermiozän, Süßwasserkalk, Engelswies bei Sigmaringen.

Fig. 5. *Potamon Quenstedti* Zittel. Dasselbe Exemplar von links vorne. P und P_1: Pleuralnaht. Der Pfeil bezeichnet die Bewegung der Schalenteile bei der Häutung.

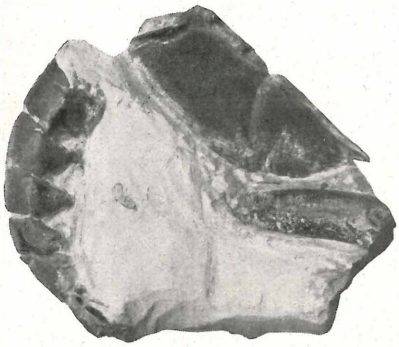
Fig. 6. *Pemphix Sueurii* (Desm.). Muschelkalk, Württemberg.

Alle Figuren in natürlicher Größe. Die Originale von Fig. 1—3 und 6 befinden sich in der Sammlung des Wiener Naturhistorischen Museums, das Original von Fig. 4 und 5 der Württembergischen Naturaliensammlung Stuttgart (Nr. 4782).

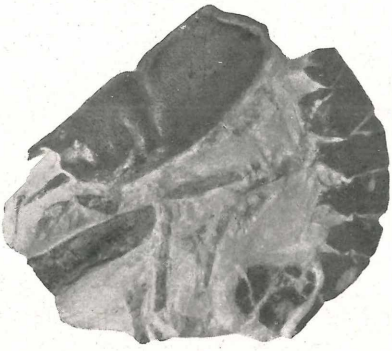
Nachtrag.

Während der Drucklegung dieser Arbeit sah ich im Pariser Museum ein ebenso erhaltenes Stück von *Coeloma vigil A. M.-Edw.* (den Holotyp!) und im Sedgwick-Museum in Cambridge eine ähnliche Exuvie von *Palaeocorystes ? glaber Woodward.*

M. Glaessner, Häutung bei fossilen Krebsen.



1



2

4

3

5

6

Photo Vereby, Wien.

Verlag von **Emil Haim & Co.**, Wien und Leipzig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Palaeobiologica

Jahr/Year: 1929

Band/Volume: 2

Autor(en)/Author(s): Glaessner [Glässner] Martin Fritz

Artikel/Article: Zur Kenntnis der Häutung bei fossilen Krebsen. 49-56