

SENCKENBERGIANA LETHAEA

*Wissenschaftliche Mitteilungen
der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*

Herausgegeben von Dr. WOLFGANG STRUVE

Band 46a

CRUSTACEA LIBRARY
SMITHSONIAN INST.
RETURN TO W-119

WILHELM WEILER-FESTSCHRIFT

Mit 37 Tafeln, 74 Abbildungen und 14 Tabellen.

Frankfurt am Main 1965

Senck. leth.	46a	1—498	Frankfurt a. M., 1965
--------------	-----	-------	-----------------------

3 Vorkommen fossiler Dekapoden (Crustacea) in Fisch-Schiefen.

MARTIN F. GLAESSNER,
University of Adelaide, South Australia.

Abbildung 1-10.

Übersicht.

Fisch-Schiefer aus Trias, Jura, Kreide und Tertiär enthalten auch Dekapoden, unter denen sich Vertreter des Anpassungstypus der Natantia, depressiformen Reptantia und astaciformen Reptantia feststellen lassen. In jüngeren Ablagerungen der gleichen Fazies sind sie oft nicht durch direkte Nachkommen, sondern durch mehr oder weniger konvergente Formen anderen Ursprungs vertreten. Das entspricht der von SIMPSON besprochenen „relay expansion“.

Der präokkupierte Name *Cyclocaris* BEURLEN & GLAESSNER 1930 wird ersetzt durch *Cycleryon* nom. nov.

Einleitung.

Die folgende Mitteilung soll auf ein Problem hinweisen, das Paläökologie, Evolution, Anpassungsforschung und Taphonomie gemeinsam betrifft. Eine klare Lösung des Problems ist nur nach weiteren gründlichen Studien an verschiedenen Fundorten und in vielen Museen möglich. Ich hoffe daß diese kurze Mitteilung zu solchen Studien anregen wird.

Schon SCHLOSSER hat (in ZITTEL 1918: 148 bzw. 1923: 151) darauf hingewiesen, daß vollständige Skelette von Fischen „oft in großer Menge in tonigen, mergeligen und kalkigen Schiefergesteinen, die als feiner Schlamm in marinen, brackischen oder limnischen Gewässern zum Absatz gelangten“, gefunden werden. In vielen dieser Gesteine ist die Ichthyofauna so reich, daß sie einfach als Fisch-Schiefer bezeichnet werden. Eine beträchtliche Anzahl dieser Fisch-Schiefer enthält auch gut erhaltene Dekapoden. Die Fischfaunen sind meist monographisch bearbeitet und gut bekannt, aber die Krebsfaunen der gleichen Fundstellen sind meist nur unvollständig beschrieben. Es sollen daher hier nur die bisher wenig beachteten Probleme dieses Zusammenkommens angedeutet werden. Zugleich soll auf die Möglichkeiten der Lösung wichtiger Fragen hingewiesen werden, die sich aus einem gründlichen paläökologischen und biohistorischen Studium, am besten in Zusammenarbeit von Spezialisten auf dem Gebiet der fossilen Fische und Crustaceen, ergeben können. Weder die Fischfaunen noch die Einzelheiten der Vorkommen sollen hier besprochen werden. Es werden nur Hinweise auf die Zusammensetzung wichtiger Dekapodenfaunen gegeben, die mit reichen Vorkommen von Fischen in geschichteten tonig-kalkigen Gesteinen vergesellschaftet sind.

Dekapoden sind (mit Ausnahme von zweifelhaften Funden aus der „Permo-Trias“ von Madagaskar und Kasachstan) nicht vor dem Mesozoikum bekannt. Immerhin soll

hier darauf hingewiesen werden, daß ähnliche Vergesellschaftungen von paläozoischen Fischen und Eumalacostraca, die den ausgestorbenen Ordnungen Eocaridacea und Pygocephalomorpha angehören, auch im Karbon und Perm vorkommen. Das allgemeine Fehlen von Dekapoden im Paläozoikum ist ein wichtiger Hinweis darauf, daß diese Ordnung, wie auch aus anderen Gründen angenommen wird, erst im späten Paläozoikum entstanden ist. Die Erhaltungsbedingungen für die Dekapoden waren wohl die gleichen wie für ihre Vorfahren.

Trias.

In der alpinen Obertrias finden wir die ersten Vorkommen von Krebsen in Fisch-Schiefen. Das sind die Fundstellen in den Raibler Schichten von Raibl in den Karnischen Alpen und in den etwa altersgleichen Lunzer Schichten der Niederösterreichischen Kalkalpen (GLAESSNER 1929, 1931). Die folgende Tabelle zeigt die Fauna:

Raibl	Lunz
<i>Aeger straeleni</i> GLAESSNER	<i>Aeger straeleni</i> GLAESSNER
<i>Antrimpos crassipes</i> (BRONN)	<i>Antrimpos crassipes</i> (BRONN)
<i>Bombur aonis</i> BRONN	—
<i>Platybela kableri</i> GLAESSNER	<i>Platybela traubii</i> GLAESSNER
—	<i>Clytiella spinifera</i> GLAESSNER
<i>Tetrachela raiblana</i> (BRONN)	<i>Tetrachela raiblana</i> (BRONN)

Aeger, *Antrimpos* und *Bombur* sind Natantia (Penaeiden), *Platybela* und *Clytiella* sind Reptantia (Erymiden), wobei die erstgenannte Gattung auffällig depressiform (dorsoventral abgeflacht) ist; *Tetrachela* ist der älteste Eryonide. Ich habe anlässlich der Beschreibung der Lunzer Fauna dementsprechend einen „Natantiertypus“ von dem „Eryonidentypus“ und dem „Reptantiertypus“ unterschieden; dabei war mit dem ersten Ausdruck die Garneelenform („Caridoid facies“), mit dem zweiten die depressiform-benthonische Anpassungsform bei Eryoniden und wohl auch bei der unter den Erymiden in dieser Hinsicht alleinstehenden Gattung *Platybela* gemeint. Der dritte Anpassungstypus ist der in dem heutigen Flußkrebis *Astacus* persistierende vermutliche Primitivtyp der Reptantia. Ich wies darauf hin, daß man diese drei Typen seit der Trias — stets in Gesellschaft von Fischen — „in den meisten Kalkschieferablagerungen aller Formationen, z. B. im englischen Lias, Dogger von La-Voulte-sur-Rhône, oberen Malm von Solenhofen, Cenoman und Senon des Libanon, ähnlich noch in den eoazänen Bolcaschichten und den oligozänen Menilitschiefern“ findet (GLAESSNER 1931: 485). Diese Beobachtungen sollen hier weiter verfolgt werden.

Zunächst ist darauf hinzuweisen, daß trotz der Ähnlichkeiten der Faunen verschiedene taphonomische Umstände erkennbar sind. Die Raibler Fauna wurde als benthonisch bzw. epibenthonisch¹⁾ in der Umgebung des Fundortes lebend angesehen; nur *Bombur* zeigt Anpassungen an nektonische Lebensweise. Die Lunzer Fauna hingegen scheint in dem mit Faulschlamm bedeckten Boden

¹⁾ Ich habe 1931 den Ausdruck „limnobenthonisch“ verwendet, der nach VAN STRAELEN (1925) auf DOLLO zurückgeht und den Biotop des Schlammgrundes bezeichnet, im Gegensatz zu litho- und psammobenthonisch für Fels- und Sandboden. Wegen der Verwechslungsmöglichkeit mit limnisch verweide ich diesen Ausdruck nicht mehr.

einer lebensfeindlichen euxinischen Meeresbucht eingebettet zu sein. Es ist deshalb darauf zu achten, daß weder das Zusammenvorkommen von Fischen und Dekapoden als solches noch das Vorkommen gleicher Anpassungstypen von Dekapoden zwingend auf gleiche örtliche Verhältnisse auf dem Meeresboden schließen läßt.

Lias.

HAUFF (1960) hat die Verbreitung der seltenen Dekapoden im Posidonien-schiefer von Holzmaden angegeben. Es kommen fünf Arten von *Proeryon* mit der anscheinend caridoiden, aber systematisch allein stehenden Gattung *Uncina* und einer noch unbestimmten *Eryma* (Reptantia vom *Astacus*-Habitus, HAUFF 1962: Taf. 62 Fig. c) vor. *Uncina* ist von BEURLEN (1928, 1930a) ausführlich besprochen worden; jedoch mahnt HAUFF's Abbildung eines neuen, größeren und besser erhaltenen Stückes zur Vorsicht bezüglich BEURLEN's Deutung der Morphologie dieser eigenartigen Gattung. Sie weist, wie BEURLEN bemerkt hat, „am meisten Beziehungen zu den Stenopidea“ [recte Stenopodidea] auf. Das neue Stück läßt es nicht unwahrscheinlich erscheinen, daß das große Scherenpaar eben doch, wie bei den Stenopodidea, das dritte ist und daß sich auch die Abdominalpleuren ähnlich zueinander verhalten. Jedenfalls scheint *Uncina* eine Form der Natantia zu sein.

Auch in den Kalkschiefern des Lias von England sind die drei genannten Anpassungstypen vertreten, durch (1) *Antrimpos* und *Aeger* (Penaeidea) und unbestimmte Caridea und (2) *Proeryon* und *Coleia* und (3) Glypheidea und Erymidae.

Dogger.

In Kalkschiefern des Callovien im Rhonebecken findet man nach VAN STRAELLEN (1925): (1) *Antrimpos*, *Aeger*, *Rhodanicaris* (Penaeidea) und *Udora* (Caridea); (2) *Eryon*, *Coleia*, *Hellerocaris* und *Willemoesiocaris*; (3) *Glyphea* und *Eryma*.

Malm.

Hier kann nur kurz auf die Fauna von Solnhofen hingewiesen werden: (1) Natantia: *Antrimpos*, *Aeger*, *Acanthochirana*, *Bombur* und andere Penaeidea, mit *Udora*, *Udorella*, *Hefriga*, *Blaculla* (Caridea); (2) Eryonidea: *Eryon*, *Coleia* und andere Eryonidea; (3) *Eryma*, *Glyphea* und andere Reptantia.

Kreide.

In den bekannten Fisch-Schichten der Oberkreide des Libanon (Cenoman von Hakei und Hadjula, Senon von Sahel Alma) treten reiche Dekapodenfaunen auf (GLAESSNER 1945; ROGER 1946). Die Bearbeitungen dieser Faunen wurden unabhängig voneinander an verschiedenem Material und zu verschiedenen Zeiten ausgeführt, aber etwa gleichzeitig veröffentlicht. Die Ergebnisse der beiden Autoren stimmen in einer Anzahl von Einzelheiten nicht überein. Diese Einzelfragen können ohne Neuuntersuchung des gesamten Materials nicht ent-

schieden werden; jedoch steht es fest, daß sowohl die Cenoman-Fauna wie auch die Senon-Fauna die gleichen Gruppen enthalten, die auch in der Fauna von Solnhofen vorkommen. Die Liste der Gattungen ist für beide Kreide-Faunen verschieden von denjenigen des Malm, und die Arten sind im Cenoman und Senon verschieden. Im Cenoman findet man: (1) Natantia: *Acanthochirana*, *Carpopenaeus*, *Penaeus*, *Aeger?* (Panaeidea), *Notostomus* (Caridea); (2) Palinura: *Parribacus?*; (3) Astacidea: *Eryma?*, *Homarus*. Aus dem Senon wurden bekannt: (1) *Benthesicymus*, *Penaeus* (Panaeidea), *Oplophorus* (Caridea); (2) Palinuridae indet. Andere *Macrura Reptantia* sind aus diesen Schichten nicht sicher bekannt. „*Ibacus cottreui*“ ROGER ist nach den Abbildungen wohl eher als Isopode aufzufassen. Bemerkenswert ist, daß sowohl im Cenoman als auch im Senon des Libanon Krabben vorkommen; jedoch sind ROGER's Gattungsbestimmungen als *Geryon* und *Portunus* kaum ausreichend belegt. Schon VAN STRAELLEN hat darauf hingewiesen, daß im Jura die Krabben im wesentlichen auf die Riff-Fazies beschränkt waren, so daß in der Kreide des Libanon die ersten Krabbenvorkommen in Fisch-Schiefern vorliegen.

Auch in der Oberkreide von Westfalen kommen Fische und Dekapoden (Natantia und Reptantia) zusammen vor; jedoch ist eine Neubearbeitung des im vorigen Jahrhundert beschriebenen Materials als Grundlage vergleichender Studien erforderlich.

Eozän.

Fische, Panaeiden, möglicherweise Caridea (unbestimmt) und Krabben (*Goniocyopoda*) kommen zusammen im Alttertiär (Ober-Paleozän oder Unter-eozän) von Rajasthan (NW-Indien) in feingeschichteten Tonen vor (GLAESSNER & RAO 1960; TIWARI 1963). Dekapoden wurden auch mit der reichen Ichthyofauna des Unterluterien von Monte Bolca im Vicentin (Norditalien) gefunden; sie sind jedoch leider nicht beschrieben. Hinweise auf das Vorkommen eines Natantiens (*Penaeus?*) und eines großen Palinuriden sind in der älteren Literatur enthalten, und unbeschriebenes Material in unvollkommenem Erhaltungszustand liegt in verschiedenen Museen, einschließlich des British Museum (Natural History) in London.

Oligozän.

Die Menilitische²⁾ der Karpathen und ähnliche Fisch-Schiefer des N-Kaukasus enthalten vereinzelt Krabben. Diese sind aus Ungarn und den E-Karpathen (TASNADI-KUBACSKA 1936; GORBATSCH 1956), Rumänien (PAUGA 1929) und dem Gebiet der Stadt Wladikawkas (Ordzhonikidse) bekannt; aus diesem Gebiet beschrieb SMIRNOV (1929) eine reiche Dekapoden-Fauna die ich später (1935) im Paläontologischen Institut der Akademie der Wissenschaften der U.S.S.R. in Moskau untersuchen konnte. Diese Fauna enthält außer den Krabben *Inachus*, *Macropipus* [„*Portunus*“] und *Planes* [„*Nautilograpsus*“] auch zwei Caridea, die von SMIRNOV in die rezenten Gattungen *Pasiphaea* und

²⁾ Die Menilitische werden heute vielfach als Obereozän angesehen. Die Erörterung dieses stratigraphischen Problems geht aber über den Rahmen vorliegender Arbeit hinaus.

Palaemon [*Leander*?] gestellt wurden. Im Jahre 1932 fand ich in alten Sammlungen des Geologischen Instituts der Universität Wien (No. 1872. III. 127) einen der Gattung *Ibacus* sehr ähnlichen Reptantier aus dem oligozänen „Amphisylenschiefer“ von Bad Iwonicz in Galizien. Die neue Art ist wohl in die rezente indopazifische Gattung *Parribacus* DANA einzureihen, denn die Augenböhlen sind ebenso weit von der Mittellinie wie von den Seitenrändern entfernt (soweit sich das an dem unvollständig erhaltenen Stück beurteilen läßt), wohingegen sie bei *Ibacus* näher an der Mittellinie liegen. Dieser Fund ist wichtig, weil sich nun auch in oligozänen Fisch-Schiefern das Zusammenvorkommen von *Natantia* mit *Reptantia* vom depressiformen Eryoniden-artigen Typus nachweisen läßt. Dazu kommen aber darin zum ersten Mal auch Krabben in großer Anzahl.

Mit den Ablagerungsbedingungen der Fisch-Schiefer in den Maikop-Schichten des N-Kaukasus haben sich nach SMIRNOV noch HECKER & MERKLIN (1946) eingehend beschäftigt. Sie kamen dabei zu Schlüssen, die denen sehr ähnlich sind, die ich 1935 als wahrscheinlich betrachtete (unveröffentlicht). Ich habe damals an Professor H. BALSS in München die Frage gerichtet ob die Vergesellschaftung der Dekapodengattungen von Wladikawkas aus einem an *Sargassum*-Algen reichen Lebensraum stammen können, wobei das Bodenwasser durch H_2S -Vergiftung lebensfeindlich gewesen sein könnte. Darauf hat Professor BALSS geantwortet (2. 5. 1935): „Was den Lebensraum . . . betrifft so würde ich nach Ihren Angaben auf eine Algenvegetation schließen. Die Zusammenstellung von einer Portunide, *Nautilograpsus* und einem *Leander* ist . . . für das Sargassumkraut in Westindien sehr charakteristisch. . . . Ob die Tiere allerdings planktonisch an flottierenden Algen oder an am Boden festgehafteten Algen gelebt haben, wird sich wohl kaum entscheiden lassen.“ Die ähnlichen Auffassungen von HECKER & MERKLIN (1946) lassen sich, soweit sie die Frage des Lebensraums der an Krabben und Fischen reichen Oligozänschichten betreffen, wie folgt zusammenfassen:

Die Dekapoden lebten an und in Algen, die nahe der Oberfläche des Meeres flottierten. Reste von zwei Arten von *Cystoseira* und ein *Sargassum* sind aus denselben Schichten bestimmt worden. Die Fauna und Flora sank nach ihrem Absterben auf den Meeresboden, wo das Wasser durch H_2S vergiftet war. Benthonische Fische kommen in diesen Schichten nicht vor. Die Autoren bemerken weiter, daß in diesen Schichten keine Kalkschalen erhalten sind. Die Crustaceenpanzer sind entkalkt und bestehen nur noch aus Chitin. Sie sind dementsprechend durch den Gesteinsdruck zerknittert und bruchlos deformiert. HECKER & MERKLIN weisen darauf hin, daß diese Verhältnisse für die vollständige Erhaltung der aus Kalziumphosphat mit viel organischer Substanz bestehenden Fischreste günstig sind.

Die Bedeutung dieser Fundstelle für den hier erörterten Fragenkomplex liegt darin, daß dieses jüngste Zusammenvorkommen von Fischen und Dekapoden genügend Elemente der rezenten Fauna enthält, um darauf eine ökologische Interpretation zu begründen. Der Lebensraum der Fische und Dekapoden kann aus dem Lebensraum der lebenden Vertreter derselben Gattungen direkt erschlossen werden. Dazu kommt noch das Vorkommen gattungsmäßig bestimmbarer Algen. Die palökologische Methodik ist in diesem Falle wesentlich einfacher und sicherer als in den anderen hier besprochenen Fällen.

Erörterungen.

Die besprochene Folge von Dekapodenfaunen hat gemeinsam das Zusammenvorkommen mit wohlherhaltenen Fischen sowie die Einbettung in feinkörnige und mehr oder weniger feingeschichtete kalkig-tonige Gesteine. Unter diesen Umständen finden wir,

1. daß von der Obertrias bis zum Oberjura primitive Eryoniden von höher entwickelten Eryoniden ersetzt werden, deren Platz in der Oberkreide und im Tertiär von Palinuriden eingenommen wird;

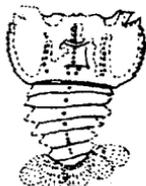
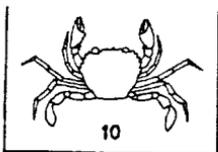
2. daß die Natantia in der Trias von Penaeiden vertreten werden, zu denen im Unteren Jura wenige und im Mittleren und Oberen Jura mehr Caridea kommen; in der Gegenwart sind die Caridea wesentlich häufiger und differenzierter als die Penaeidea;

3. daß die astaciformen Reptantia in der Trias sehr selten sind, im Jura durch Glypheidea und Erymidae vertreten, zu denen im Oberjura Nephropsidae kommen; in der Kreide sind diese gut bekannt, wohingegen *Eryma* nur in fraglichen Resten vorliegt; im Tertiär sind sie aus der hier besprochenen Tiergemeinschaft verschwunden;

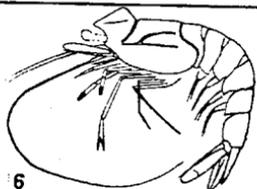
Abb. 1-10. Anpassungstypen der dekapoden Krebse. Linke Reihe: Natantia. Rechte Reihe: depressiforme Reptantia. 1, 4 und 6 gehören zu den Penaeidea, 2 und 5 zu den Eryonidea, 7 und 9 zu den Palinuridea (Scyllaridae), 10 zu den Brachyura.

1. *Antrimpos crassipes* (BRONN). — Raibler Schichten; Raibl, Karnische Alpen. — Rekonstruktion nach GLAESSNER 1929; $\times 0.4$.
2. *Tetrachela raiblana* (BRONN). — Raibler Schichten; Raibl, Karnische Alpen. — Rekonstruktion nach GLAESSNER 1929; $\times 0.75$.
3. *Uncina posidoniae* QUENSTEDT. — Lias ϵ ; Holzmaden. — Umgezeichnet nach einer Photographie in HAUFF 1960; $\times 0.12$.
4. *Aeger tipularius* (SCHLOTHEIM). — Oberer Malm; Solnhofen. — Rekonstruktion nach BALSS 1929; $\times 0.5$.
5. *Cycleryon propinquus* (SCHLOTHEIM)³⁾. — Oberer Malm; Solnhofen. — Nach OPPEL 1862; $\times 0.5$.
6. *Benthesicymus libanensis* (BROCCHI). — Senon; Libanon. — Rekonstruktion nach GLAESSNER 1945; $\times 0.5$.
7. Scyllaridae g. et sp. indet. — Cenoman; Libanon. — Nach der Photographie eines Stückes im Brit. Mus. (natur. Hist.), Nr. I 5018; $\times 1$.
8. *Palaemon* ? *mortuus* SMIRNOV. — Oligozän; Kaukasus. — Kopie aus SMIRNOV 1929; $\times 0.5$.
9. *Parribacus* sp. — Oligozän, Menilitschiefer; Galizien. — Rekonstruktion nach einem Stück im Geol. Inst. Univ. Wien, No. 1872. III. 127; $\times 1.25$.
10. *Macropipus oligocaenicus* (PAUCA). — Oligozän; Kaukasus und Rumänien. — Rekonstruktion nach verschiedenen Autoren und nach eigenen Untersuchungen; $\times 0.5$.

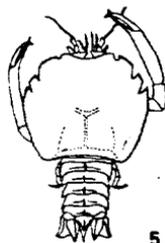
³⁾ *Cycleryon* nom. nov., pro *Cyclocaris* BEURLEN & GLAESSNER 1930 [non *Cyclocaris* STEBBING 1888]. Typus-Art: *Eryon propinquus* SCHLOTHEIM 1822.



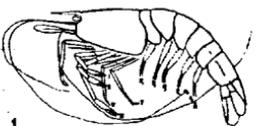
Tertiär



Kreide



Jura



Trias



4. daß Krabben in den Faunen der Oberkreide erscheinen und auch im Alttertiär vorkommen.

Es liegt also eine im wesentlichen konstante Serie von Fossilgemeinschaften vor, in denen in bestimmten adaptiven Kategorien die Plätze primitiver Gruppen von höher entwickelten besetzt werden. Eine Modellvorstellung des Vorganges, der diesen Beobachtungen zugrunde liegt und zugleich der modernen Evolutionstheorie entspricht, könnte wie folgt formuliert werden:

Im Verlaufe von aufeinanderfolgenden, divergenten Entwicklungsphasen („adaptive radiations“) verschiedener Dekapodenstämme erscheinen zu verschiedenen Zeiten neue Formen, die Lebensräume besetzen, welche von vorausgehenden, ähnlich angepaßten Formen durch Aussterben oder Abwanderung freigegeben wurden.

Mit dieser Erscheinung hat sich ROGER (1946: 73) bei seiner Bearbeitung der Dekapoden aus der Kreide des Libanon befaßt. Er erinnert daran, daß schon VAN STRAELEN (1928: 16) die Fauna von Raibl ähnlich denen von La-Voulte-sur-Rhône und von Solnhofen gefunden hat insofern, als in allen *Natantia* und *Eryonidea* zusammen („auf Schlammgrund“) vorkommen. ROGER weist auf die ähnliche Zusammensetzung der Fauna des Libanon hin und bespricht die verschiedenen Begriffe, die für „Faunen, die in größeren oder kleineren Zeitintervallen mit allgemeinen Ähnlichkeiten auftreten“, geschaffen wurden. Er erwähnt DIENER's (1925: 149) Superstitenfaunen; jedoch entspricht die hier besprochene Erscheinung in keiner Weise der Auffassung von DIENER. ROGER nimmt an, daß die zur Zeit paläogeographischer Veränderungen an einem gegebenen Orte lebenden Arten von dort auswandern und in der folgende Epoche in einem ähnlichen Lebensraum, aber in einem anderen Gebiet, Zuflucht finden. Dagegen ist einzuwenden, daß — soweit es sich um Arten (oder um taxonomische Einheiten überhaupt) handelt — kein spezielles Problem vorliegt, sondern daß einfach die Ähnlichkeit der Faunen ähnlicher Biotopen verschiedener Gebiete festgestellt wird. ROGER erwähnt weiterhin die Begriffe des Vikariierens und der Iteration; er findet sie aber kaum passend.

Die auf andere Beobachtungen, besonders an Wirbeltierfaunen, begründete Auffassung von SIMPSON (1960: 162) von „relay expansion“ kommt unserem Beispiel wesentlich näher: Der Gebrauch des englischen Wortes relay kommt in diesem Zusammenhang wohl von „relay race“, dem Stafettenlauf, wo in einem bestimmten kontinuierlichen Vorgang der Platz eines Mitglieds der Gruppe von Zeit zu Zeit von einem anderen eingenommen wird; eine Ablösung findet statt. Dementsprechend definiert SIMPSON die relay expansion als „a reoccupation [of ecological situations], frequently or even typically, by a group that is not closely related to the one replaced“ und weist dabei auf die folgenden Beispiele hin: die Invasion S-Amerikas durch N-amerikanische Säugetiere im Plio-Pleistozän; die Ausbreitung vom Menschen eingeführter Plazentalier in Australien (die zum Aussterben der einheimischen Beuteltiere beitragen, aber noch nicht zu adaptiven Veränderungen Zeit hatten); die „Ablösung“ mesozoischer Reptilien durch känozoische Säugetiere. Dieses letzte Beispiel zeigt, daß vielfach die Neubesetzung des gegebenen Platzes nicht die Folge der Konkurrenz und Verdrängung ist, sondern daß das Freiwerden der ökologischen Nische eine Vorbedingung des Erscheinens der ablösenden Form ist, die oft erst nach einer längeren Zeitspanne eintrifft.

Wie lassen sich diese Gedankengänge auf die hier angeführten Einzelbeispiele anwenden? Die folgenden Fälle der „Ablösung“ sind die Klarsten:

1. Der Ersatz der Eryoniden durch extrem depressiforme Palinuridea (Fam. Scyllaridae, Gattungen *Ibacus* und *Parribacus*), die mit dem Eryoniden nicht direkt verwandt sind. Das Verhältnis der beiden Gruppen bezüglich der Carapax-Form ist eine heterochrone Konvergenz. Die depressiforme Gestalt entwickelt sich unabhängig und progressiv in jeder der beiden Gruppen.

2. Der Ersatz der Erymidae durch Nephropsidae. Hier ist die Carapax-Form konservativ. Die Reduktion der Carapax-Querfurchen in der jüngeren Gruppe weist auf eine höhere Organisation des Cephalothorax durch weitergehende Verschmelzung hin, so daß die ausgestorbene primitivere durch eine mehr „fortschrittliche“ Gruppe abgelöst wird, die aber nicht direkt aus ihr entstanden ist.

3. Die Ablösungsvorgänge innerhalb des Natantia-„Typus“ sind komplizierter und noch nicht genügend erforscht. Anscheinend sind die Penaeidea der Trias und des Jura den primitiven unter den (viel zahlreicheren) rezenten Formen ähnlich; erst in der Kreide und im Tertiär sind rezente Gattungen erkennbar. Die Caridea sind nach der Auffassung von BEURLEN (1930b, BEURLEN & GLAESSNER 1930) unabhängig von den Penaeidea entstanden und in Körperform und Anpassungen an das Schwimmen zu ihnen konvergent. Daß die Caridea in den hier betrachteten Faunen später auftreten als die Penaeidea, ist deutlich erkennbar und mit BEURLEN's Auffassung der Entwicklung von Caridea aus Thalassinidea-Glypheidea gut vereinbar. Die große Häufigkeit und Differenzierung, welche die Caridea in der rezenten Fauna erreicht haben (22 Familien mit 178 Gattungen von Caridea, 2 Familien mit 33 Gattungen von Penaeidea; CHACE 1951), kommt in dem Fossilmaterial nicht zum Ausdruck. Das beruht darauf, daß die meisten dieser schwimmenden Formen ein sehr dünnes und wenig verkalktes Integument haben, das zur Fossilisation auch unter den vorteilhaften Bedingungen der Fisch-Schiefer kaum geeignet ist. Es ist möglich, daß die relative Häufigkeit der Caridea in der Fauna von Solnhofen im Vergleich mit der des Libanon auf eine fortschrittliche Evolution in dieser Hinsicht seit dem Oberjura hinweist; jedoch ist das ganz hypothetisch und unbeweisbar.

Das späte Erscheinen der heute in allen Lebensräumen und Gebieten des Meeresgrundes verbreiteten Brachyuren erklärt sich daraus, daß sie erst spät aus Macruren entstanden sind und ihre ursprüngliche Differenzierung anscheinend im Litoralgebiet erreicht haben. Die älteste und noch sehr primitive Krabbe stammt aus dem Lias. Fast alle späteren Jura-Krabben wurden in Riffkalken gefunden. Eine der Krabben aus dem Cenoman des Libanon (*Lophoraniella*) war anscheinend an benthonisch-grabende Lebensweise angepaßt, wie auch die späteren Raniniden (GLAESSNER 1945); die anderen Krabbenfunde sind noch wenig bekannt.

Es ist bemerkenswert, daß die von erdgeschichtlich jüngeren Arten „abgelösten“ Bestandteile der hier besprochenen Faunen zum Teil in der heutigen Fauna durch Tiefseeformen vertreten sind. Das ist besonders auffällig und schon lange bekannt im Falle der Eryoniden; aber auch einige der fossilen Natantia haben, soweit Einzelheiten ihrer Morphologie bekannt sind, Ähnlichkeiten mit in der Tiefsee lebenden Gattungen. Mit der Abwanderung fossiler

Dekapoden in die Tiefsee hat sich BEURLEN (1931) beschäftigt. Er ist zu dem Schluß gekommen, daß ihre Verdrängung durch weitreichende Regressionen der Schelfmeere in bestimmten Perioden der Erdgeschichte verursacht wurde.

Allgemeine Ergebnisse.

Bei dem Vergleich einer Anzahl von Dekapodenfaunen aus Schichten von verschiedenem Alter — von der Trias bis zum Oligozän — lassen sich adaptive Kategorien feststellen, die immer wieder von verschiedenen systematischen Gruppen von Dekapoden durch "relay expansion" repräsentiert werden. Die "relaying forms" sind nicht Konkurrenten, sondern füllen vorher frei gewordene ökologische Plätze. Sie sind in mancher Hinsicht konvergent zu ihren Vorgängern. Es kommen auch neue Gruppen zu älteren hinzu, ohne diese gänzlich zu verdrängen oder zu ersetzen, — z. B. die Caridea, die als *Natantia* additiv und teilweise konvergent zu den früher entstanden *Penaeidae* sind und sie heute in ihrer Differenzierung und wohl auch zahlenmäßig überholt, aber nicht ersetzt haben. Das späte Auftreten der *Brachyura*, einer durch funktionellen Verlust des Abdomens grundsätzlich neuen, mehr mobilen und sehr adaptiven Gruppe, mag wohl mit dem gleichzeitigen Zurücktreten des *Astaciden*-typus in den hier besprochenen Faunen zusammenhängen.

Es ist grundsätzlich wichtig, daß die hier in historischer Abfolge verglichenen Faunen nicht nur die gleiche Lithofazies der einschließenden Gesteine gemeinsam haben, sondern auch gleiche oder ähnliche Biofazies der Begleitfauna (Fisch-Schiefer). Das ist allerdings nur eine grobe Kennzeichnung; eine präzise Definition dieser Fazies würde ein persönliches Studium aller Fundorte und ihrer gesamten Fauna erfordern und weit über den Rahmen dieser Studie hinausgehen, die nur auf ein Problem hinweisen und neue Wege zu seiner Lösung zeigen will. Die fazielle Ähnlichkeit der Fundstellen bei Raibl, Lunz, Holzmaden, im Libanon (zumindest im Cenoman, siehe ROGER 1946), am Mte. Bolca und in den Menilitzschiefern wird wohl kaum bezweifelt werden. Solnhofen fällt allerdings aus dieser Liste von Faunen mehr oder weniger bituminöser, mehr oder weniger kalkreicher feingeschichteter Sedimente heraus. Daß dieser Fundort doch in die Abfolge paßt, beruht wohl darauf, daß Solnhofen eine einzigartige Fundstelle ist, die uns unter anderen auch die Dekapoden überliefert hat, die normalerweise in bituminösen Kalkschiefern abgelagert worden wären.

Es handelt sich nicht um die Entscheidung zwischen Biozönose und Thanatozönose, sondern um den Vergleich von Fossilassoziationen, für welche die Einbettungs- und Erhaltungsbedingungen durch große Zeiträume hindurch ähnlich und vergleichbar waren. Wir haben hier ein Beispiel für das, was ich als „Pseudoexperiment auf dem Gebiet der Geschichte der Erde und des Lebens“ bezeichnet habe. Metaphorisch läßt sich das wie folgt darstellen: Wir verwenden eine bestimmte Art von Tierfalle dazu, um vergleichbare Proben der Meeresfauna zu verschiedenen, weit auseinanderliegenden Zeitpunkten zu sammeln. Möglichst viele der zahllosen Faktoren, welche die Zusammensetzung mariner Faunen bestimmen, werden dabei konstant gehalten und somit weitgehend aus dem historischen Prozeß ausgeschaltet: Salinität, Strömung, Sauerstoffgehalt, Bodenbeschaffenheit und wohl auch Nahrungsreichtum waren ver-

mutlich in allen Fällen gleich; andere — z. B. Wassertiefe, Temperatur und pH — sind nicht so gut kontrolliert, aber wahrscheinlich in den meisten Fällen nicht wesentlich verschieden. Die Wahl von Faunenvergesellschaftungen in historischer Folge, auf deren Zusammensetzung konstante oder wenig veränderliche Faktoren eingewirkt haben, die vernachlässigt werden können, ermöglicht eine Untersuchung von Evolutionsvorgängen, die von einer geringeren und deshalb übersichtlicheren Anzahl von Faktoren gesteuert werden. Ich bin mir darüber klar, daß die hier gegebenen Beispiele keineswegs eindeutig genug und gut genug bekannt sind, um diesen Anspruch zu erfüllen. Die hier angewandte Methode der vergleichend palökologischen und stammesgeschichtlichen Forschung dürfte jedoch eine gewisse Bedeutung für die Zukunft haben. Sie wird unter anderem unsere Aufmerksamkeit lenken auf physiologische und verhaltensmäßige (ethologische) Faktoren, die für die Evolution bedeutsam sind. Die Paläontologie der Invertebraten beschäftigt sich naturgemäß viel mit den mechanischen Beziehungen von Umwelt und Fossil, wie Bewegung und Schutzfunktionen. Ich halte es für möglich, Fortschritte in der Evolution in Richtung auf größere Wirksamkeit von Respiration (Kiemenkammer), Nahrungsaufnahme (Mundwerkzeuge) und Fortpflanzung (Abdomen) aus der Organisation des Dekapodenpanzers abzulesen, wenn wir die Faunenfolge in einer Serie mit möglicher Konstanz der abiologischen Umgebung betrachten. Das würde eine wesentliche Ergänzung jener palökologischen Studien sein, die auf Grund von Vergleichen mit der rezenten Fauna und funktionell-morphologischer Interpretation von Körperformen nur auf eine Rekonstruktion der Umwelt zu einem gegebenen Zeitpunkt hinzielen.

Abstract.

Shales and thin-bedded calcareous rocks of Triassic, Jurassic, Cretaceous and Tertiary age which are rich in fish skeletons contain decapod Crustacea among which representatives of the adaptive types of Natantia, depressiform Reptantia and astaci-form Reptantia can be recognized. In younger deposits of the same facies these types are not generally represented by direct descendants of those occurring in similar older strata but by more or less convergent forms of different origin. This corresponds with the „relay expansion“ discussed by SIMPSON.

The preoccupied name *Cyclocaris* BEURLIN & GLAESSNER 1930 is replaced by *Cycleryon* nom. nov.

Schriften.

- BEURLIN, K. (1928): Die Decapoden des Schwäbischen Jura mit Ausnahme der aus den oberjurassischen Plattenkalken stammenden. — *Palaeontographica*, 70: 115-278. Stuttgart.
- — — (1930): Nachträge zur Decapodenfauna des Schwäbischen Jura. — *Neues Jb. Mineral. Geol. Paläontol., Beil.-Bd.*, (B) 64: 219-234. Stuttgart. [1930a]
- — — (1930): Vergleichende Stammesgeschichte. — *Fortschr. Geol.*, 8: 317-586. Berlin. [1930b]
- — — (1931): Die Besiedlung der Tiefsee. — *Natur und Museum*, 61: 269-279. Frankfurt am Main.
- BEURLIN, K. & GLAESSNER, M. F. (1930): Systematik der Crustacea Decapoda auf stammesgeschichtlicher Grundlage. — *Zool. Jb.*, 60: 49-84. Jena.

- CHACE, F. A. (1951): The number of species of decapod and stomatopod crustacea. — J. Washington Acad. Sci., 41: 370-372. Washington.
- DIENER, C. (1925): Grundzüge der Biostratigraphie. — 304 S. Leipzig u. Wien.
- GLAESSNER, M. F. (1929): Dekapodenstudien. — Neues Jb. Mineral. Geol. Paläontol., Beil.-Bd., (B) 63: 137-176. Stuttgart.
- — — (1931): Eine Crustaceenfauna aus den Lunzer Schichten Niederösterreichs. — Jb. Geol. Bundesanstalt, 81: 467-486. Wien.
- — — (1945): Cretaceous Crustacea from Mount Lebanon, Syria. — Ann. Mag. natur. Hist., 12 (11): 694-707. London.
- GLAESSNER, M. F. & RAGHAVENDRA RAO, V. (1960): A new species of crab from the early Tertiary Fuller's Earth Deposits of Kapurdi, Rajasthan, Western India. — Rec. geol. Surv. India, 86 (4): 675-682. Calcutta.
- GORBATSCH, L. P. (1956): Über Funde von Krabben in Menilitenschiefern der Ost-Karpathen. — Geol. Sammel-Bd. Lvov geol. Ges., 2-3: 307-312. Lvov. [Russ.]
- HAUFF, B. (1960): Das Holzmadenbuch. — 2. Aufl., 80 S. Uhringen.
- HECKER, R. T. & MERKLIN, R. L. (1946): On the character of the embedding of fossil fishes in the Maikop shales of North Ossetia (N. Caucasus). — Izv. Akad. Nauk SSSR (Ser. biol.), 6: 647-671 [Russ.]; 672-674 [Engl.]. Leningrad.
- PAUCA, M. (1929): Zwei neue fossile Decapoden aus den oligozänen „*Clupea crenata*“-Schiefern von Suslanesti-Muscel und über die Bildung der Menilitenschiefer. — Acad. roumaine Bull. (Sect. Sci), 12 (4-5): 15-20. Bucarest.
- ROGER, I. (1946): Les invertébrés des couches à poissons du Crétacé Supérieur du Liban. Erude paléobiologique des gisements. — Mém. Soc. géol. France (n. S.), 23 (1-2): 1-92. Paris.
- SMIRNOV, W. P. (1929): Decapoda der Fisch-Schichten am Schwarzen Fluß in der Nähe von Wladikawkas. — Arb. N.-kaukas. Assoz. wiss. Inst., 29: 48 S. Rostow Don.
- STRAELEN, V. VAN (1925): Contribution à l'étude des crustacés décapodes de la période jurassique. — Mém. Cl. Sci. Acad. roy. Belg., (2) 7: 462 S. Brüssel.
- — — (1928): Sur les crustacés décapodes triasiques et sur l'origine d'un phylum de brachyours. — Bull. Cl. Sci. Acad. roy. Belg., (5) 14 (10-11): 496-516. Brüssel.
- TASNADI-KUBACSKA, A. (1936): *Portunus oligocaenicus* PAUCA aus Ungarn. — Ann. hist.-natur. Mus. hung., 30: 116-117. Budapest.
- TIWARI, K. K. (1963): Lower Tertiary Penaeid shrimps from Kapurdi (Barmer District, Rajasthan, India). — Crustaceana, 5 (3): 205-212. Leiden 1963.
- ZITTEL, K. A. v. (1923): Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). — 2 (Vertebrata), 4. Aufl., bearbeitet von F. BROILI & M. SCHLOSSER, 706 S. München und Berlin.