

Lebensspuren mariner Krebse

Von

A. Papp, H. Zapfe, F. Bachmayer und A. F. Tauber

(Mit 11 Textabbildungen)

(Vorgelegt in der Sitzung am 19. Dezember 1946)

I. Spuren von Paguriden an rezenten Gastropodengehäusen

A. Papp (Wien)

Durch Dr. H. Zapfe wurde ich auf charakteristische Lebensspuren an Gastropoden aufmerksam gemacht, die sich in größerer Zahl in den tortonen Sanden des Wiener Beckens feststellen ließen. Es handelte sich dabei um Aufbrüche des letzten Umganges, welche in einzelnen Fällen auch auf den folgenden übergreifen können. Die relative Häufigkeit derartiger Gehäusebeschädigungen ließ biologische Faktoren vermuten und legte eine Untersuchung ihrer Entstehung nahe.

Beobachtungen an rezenten Tieren, die zur Deutung fossiler Lebensspuren herangezogen werden können, wurden in den letzten Jahrzehnten systematisch gesammelt. Ein wertvoller Hinweis fand sich bei R. v. Koenigswald¹. Der Autor teilt mit, daß an den Küsten Sumatras und Javas Einsiedlerkrebse stellenweise in solchen Mengen vorkommen, daß man kein Schneckenhaus finden kann, das nicht von ihnen bewohnt wäre. Auf der dort gegebenen Abbildung zeigen einige Gehäuse (besonders deutlich das zweite Exemplar von links in der obersten Reihe) die typischen Beschädigungen, wie sie im Torton des Wiener Beckens auftreten. Dadurch entstand die

¹ R. v. Koenigswald, Wohnungsnot am Tropenstrand. Natur und Museum **62**, Frankfurt a. M. 1932, S. 360.

Vermutung, daß die fossilen Lebensspuren ebenfalls Einsiedlerkrebse als Urheber haben.

An Landschnecken wurden bei durch Ameisen zusammengetragenen Schalen auch solche abgebildet, die in der Art der Beschädigung jenen aus marinen Schichten ähnlich sehen (Natur und Museum 61, Frankfurt a. M. 1931, S. 370), auch von Kessel² Süßwasserschnecken, die vom Gelbrand zerstört wurden. Die Zahl der Beispiele läßt sich vermehren. Ehrenberg³ stellte an von Paguriden bewohnten Gastropodengehäusen Mundrandbeschädigungen fest⁴. Dies und die Mitteilung von Koenigswald veranlaßten mich, in der zoologischen Station von Neapel Beobachtungen an lebenden Krebsen zu machen, um festzustellen, ob und in welcher Weise Krebse als Schneckenfresser auftreten können⁵.

Für die Beobachtungen in Neapel wurden zuerst zwei annähernd gleich starke Paguriden (*Pagurus striatus*) verwendet. In das Aquarium gelegt, begaben sie sich sofort in die entgegengesetzten Ecken, wohin sie nach ihren Beutezügen immer wieder zurückkehrten. Als ein Exemplar von *Nassa mutabilis* vor einen der Paguriden geworfen wurde, nahm er das Beutetier sofort an, das sich bei Berührung durch Beine und Scheren des Paguriden tief in sein Gehäuse zurückzog. Darauf begann ein bewegtes Spiel der Gliedmaßen und Scheren, die versuchten, in die Öffnung des Gehäuses von *Nassa* zu gelangen. Die Schale wurde so lange gedreht und gewendet, bis die beiden Scheren den Außenrand der Schnecke zu fassen bekamen und ein kleines Stück ausbrachen.

² E. Kessel, Der Gelbrand als Schneckenfresser. Natur und Volk 68, Frankfurt a. M. 1938, S. 572.

³ K. Ehrenberg, Über Lebensspuren von Einsiedlerkrebsen. Palaeobiologica 4, Wien 1931.

⁴ Größere Landschnecken sind oft in auffallenden Mengen in Spalten und Erdlöchern auf verschiedenen Inseln der Ägäis zusammengetragen. Die Zerstörung der Schale erfolgte bei den Anfangswindungen, die Mündung ist jedoch unbeschädigt. Als Urheber dieser auffallend gleichartigen Gehäusezerstörungen kommen in erster Linie Mäuse in Frage.

⁵ Ich konnte die zu beschreibenden Aufbrüche an den Umgängen mariner Gastropoden rezent an der Kanalküste bei Boulogne und an der Küste von Lemnos (Ägäis) beobachten.

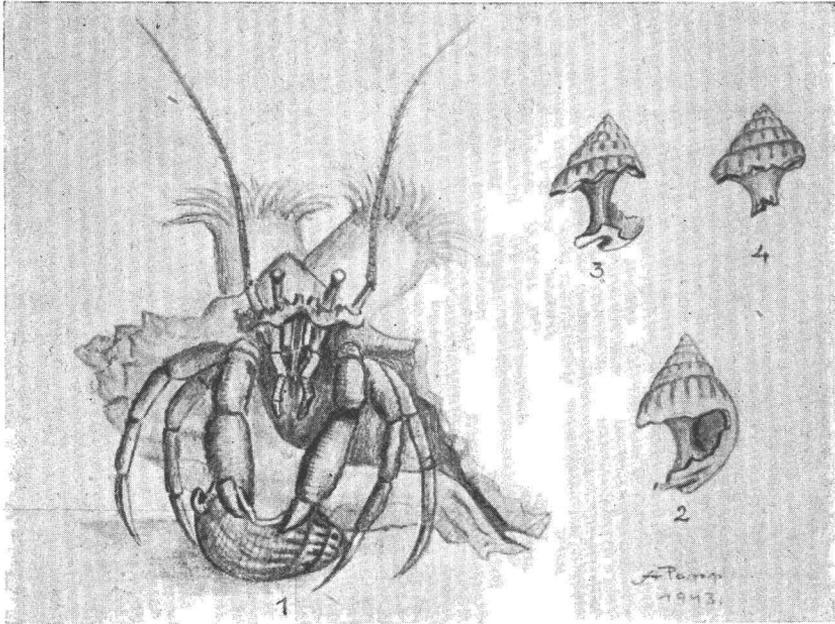


Abb. 1. Pagurid beim Aufbrechen eines Gehäuses von Nassa.

2—4 zeigen verschiedene Stadien der Gehäusezerstörung; 2 teilweise aufgebrochener Umgang; 3 Handschnitt entlang des letzten Umganges; 4 Gehäuse, bei dem der letzte Umgang zum Großteil weggebrochen wurde.

(Nach einer in der zoologischen Station in Neapel angefertigten Skizze.)

Diese Tätigkeit wurde fortgesetzt, aber noch blieb der tief in das Schneckenhaus zurückgezogene Weichkörper des Tieres unbeschädigt. Scheinbar um auszuruhen, wurde das Schneckenhaus liegen gelassen, Scheren und Beine geputzt. Der Weichkörper von Nassa trat aus dem Gehäuse, das Tier begann langsam fortzukriechen. Da wurde es von neuem angefallen und zog sich zurück. Wieder begann der Krebs Schalenstück um Schalenstück aus dem letzten Umgang zu brechen (Abb. 1), wobei diese des öfteren zum Mund geführt, als ungenießbar erkannt und fallen gelassen wurden. Endlich wurde der Weichkörper von Nassa selbst erreicht, aber nur kleine Stücke konnten aus dem muskulösen Fuß herausgerissen werden. Immer von neuem faßten beide Scheren in die nun schon entstandene Einbuchtung, brachen Schalenstücke aus, wobei nach

und nach ein den Umgängen spiral entlang laufendes, unregelmäßiges Band ausgeschnitten wurde, welches die gleichen Merkmale trug, die das fossile Material zeigte und die im folgenden „Band-schnitte“ genannt sein sollen.

Das Ausbrechen einzelner Schalenstücke kann so lange fortgesetzt werden, bis der Durchmesser der Umgänge sich so verengt, daß die beiden Scheren nicht mehr hineinpassen oder bis der innere Haftmuskel des Gastropoden lahmgelegt und das Schneckenhaus leergefressen werden kann (Abb. 1, 3). In einzelnen Fällen wird bei den Versuchen, die letzten Weichteile des Gastropoden zu erreichen, auch der obere Teil der Spindel vom Gehäuse abgebrochen. Es bleibt dann nur vom letzten Umgang ein Spindelbruchstück und ein zackig ausgebrochener Rand an der oberen Naht erhalten (Abb. 1, 4). Derartige Beschädigungen sind die Regel bei hochgewundenen Gehäusen mit zerbrechlicher Spindel, zum Beispiel *Terebra*, *Turritella* (vgl. Koenigswald 1932, Abb. 3, senkrechte Reihe von links).

Wiederholt wurde ein Gehäuse liegen gelassen, nachdem an der Außenlippe Schalenstücke buchtförmig ausgebrochen wurden, es mögen dabei Fuß und Mantel des Gastropoden Beschädigungen erfahren haben, das Tier selbst blieb aber lebensfähig und konnte sein Gehäuse regenerieren. Häufig trat dies bei dickschaligen Gastropoden ein, bei hochgewundenen Arten, wo sich das Tier weit zurückziehen kann (*Turritellidae*), auch bei *Conidae*, die für ein exaktes Eingreifen der Scheren eine zu schmale Mundöffnung haben und überdies ihren Weichkörper weit in ihr Gehäuse zurückziehen können, ist es die Regel. Pleurotomen werden zum Teil vollständig aufgeschnitten, zum Teil nach anfänglichen Versuchen liegen gelassen, je nach der Stärke (und vielleicht auch Laune) des Angreifers.

Arten, die starke kalkige Deckel tragen, sind meist besser gegen Angriffe von Paguriden geschützt. *Natica hebraea* zog sich bei Angriffen regelmäßig in ihr Gehäuse zurück und verschloß es fest mit dem Deckel. Die Paguriden brachen nun von der Außenlippe in der geschilderten Weise kleine Schalenstücke ab, bekamen aber nur so viel mit den Scheren zu fassen, als von der Außenlippe

über den Deckel hervorragte. Die Versuche, das Gehäuse aufzubrechen, wurden so lange fortgesetzt, bis die Scheren an der Außenlippe keine Angriffsmöglichkeiten mehr fanden. Nach einigen vergeblichen weiteren Versuchen wurde das Schneckenhaus liegen gelassen. Es konnte also durch den Paguriden vom Außenrand nur ein schmaler Querstreifen abgesprengt werden, während das Tier selbst völlig unverletzt blieb. Bei Regeneration wird sich eine derartige Schalenbeschädigung nur an einer Wachstumsstörung quer zum Umgang erkennen lassen⁹.

Starke Verdickungen und Wulstbildungen an der Außenlippe der Gastropoden bilden ebenfalls einen Schutz gegen Angriffe von Paguriden, weil die Sprengung einer versteiften Außenlippe oft die Kraft des Angreifers übersteigt. So wurde *Aporrhais pespelecani* niemals von Paguriden angegriffen, auch blieben Muriciden mit starker Außenlippe in der Regel verschont. Arten, deren Gehäusebau den Scheren des Krebses keine Angriffsmöglichkeiten bieten, z. B. *Cypreidae*, werden in der Regel verschont.

Außer den Paguriden wurden noch einige andere Krebse beobachtet:

Dromia vulgaris
Limbrus angulifrons
Eriphia spinifrons
Homarus vulgaris.

Mit Ausnahme von *Homarus*, der Muscheln zerbrach, wobei die Schalen aber zerdrückt wurden, zeigte keine der angeführten Arten eine Neigung, sich mit herumkriechenden Gastropoden zu befassen. Die Paguriden dagegen brauchten in der vierten Beobachtungswoche nur ein Drittel der Zeit, um ein Gastropodengehäuse zu zerbrechen, die sie in den ersten Tagen benötigten. Dies kann darauf hinweisen, daß sich Paguriden, die ich für die lebhaftesten (um nicht zu sagen intelligentesten) der von mir beobachteten Krebse halten muß, an die Molluskennahrung gewöhnen, wenn ihnen keine andere erreichbar ist.

⁹ Alle Individuen von *Natica hebraea* waren mit Ausnahme eines einzigen kleinen Exemplars 14 Tage am Leben geblieben, während alle in das Aquarium gebrachten Exemplare von *Nassa mutabile* in der gleichen Zeit vernichtet wurden.

Die Gastropoden lassen sich auf Grund der von mir gemachten Beobachtungen, je nach ihrer Widerstandsfähigkeit gegen Paguridenangriffe, folgendermaßen gruppieren:

1. Gastropoden, deren Gehäuse den Angriffen von Paguriden stark ausgeliefert sind.

Voraussetzungen: Große Mundöffnung, dünne Außenlippe, z. B. *Ancillaridae*; die Krebse können hier relativ oft durch Schalenzerstörung in Form ausgeprägter Bandschnitte den Tod des Mollusken herbeiführen.

2. Gastropoden, die sich der Angriffe durch Paguriden entziehen können; die am Gehäuse entstandenen Beschädigungen können wieder verheilen.

a) Deckeltragende Arten, z. B. *Naticidae*; es entsteht eine der Anagelinie des Deckels entsprechende Beschädigung, die als zu den Umgängen quer verlaufende Wachstumshemmung kenntlich bleibt⁷.

b) Hochgetürmte Arten, z. B. *Turritellidae*; das Tier kann sich weit zurückziehen und wird vom Angreifer nicht erreicht. Pleurotomen nehmen eine Mittelstellung zwischen 1 u. 2 b ein.

3. Gastropoden, die gut geschützt sind und nur sehr selten von Paguriden befallen werden.

Voraussetzungen: Dicke Schale, kleine Mundöffnung, verstärkte Außenlippe, z. B. *Aporrhais*.

Gehäuse, die den Krebschere keine Angriffsmöglichkeiten bieten, z. B. *Cypreidae*.

Die Abbildungen bei R. v. Koenigswald zeigen eine Anzahl von Gastropodengehäusen, die zweifellos von Paguriden zerstört wurden, aber trotzdem in den erhalten gebliebenen Teilen von kleineren Einsiedlerkrebsen bewohnt sind. Es war nun reizvoll zu versuchen, fossile Beispiele dafür zu finden, wo ein Schneckenhaus von einem Paguriden in Form der Bandschnitte zerstört und der

⁷ Bei Beurteilung dieses Merkmals sind alle jene Gehäuse auszuschneiden, deren Wachstumshemmungen immer an der gleichen Stelle liegen, also gleich alte Tiere betroffen haben. Dies ist auf andere Faktoren zurückzuführen.

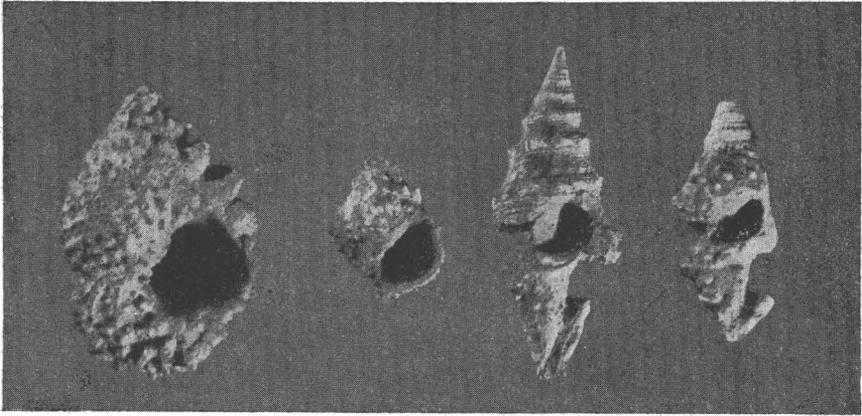


Abb. 2.

Links zwei Gehäuse aus dem Torton von Enzesfeld, mit Hydractinienbewuchs. Die Hydractinien bauen über den Mundrand hinaus, sie sind an der Stelle des Gehäuses, das bei der Bewegung des Paguriden auf der Unterlage aufliegt, abgeschliffen. Rechts zwei Gehäuse, die von Paguriden aufgesprengt wurden, wobei das Tier den Tod fand. Das Gehäuse wurde später von einem kleineren Paguriden besiedelt; der Hydractinienbewuchs zeigt am Beginn des intakt gebliebenen Gehäuseteiles Vorbaue, die den erstgenannten entsprechen.

(Originale der Sammlung H. Zapfe und A. Papp, Wien. Nat. Größe. Phot. H. Mayerhofer, Wien.)

Weichkörper ausgefressen wurde, der unbeschädigt gebliebene Teil aber einem kleineren Artgenossen noch als Wohnung dienen konnte.

Aus Enzesfeld (Torton, Wiener Becken) machte K. Ehrenberg 1931 prachvolle Beispiele von Gastropoden mit Hydractinienbewuchs bekannt, für die eine Besiedelung durch Paguriden als erwiesen gelten kann. Dabei wird festgestellt, daß die Hydractinien über der Mundöffnung des Gastropoden in einigen Fällen einen trompetenartigen Vorbau anlegen⁸ (Abb. 2, links). Bei Pleurotomen aus Enzesfeld ist nun zu sehen, daß die Gehäuse durch transversal den Umgängen entlang laufende Bandschnitte geöffnet wurden, was den Tod der Gastropoden zur Folge hatte. Das leere, halbzerstörte Gehäuse wurde später von einem Paguriden besiedelt.

⁸ Rezente Schneckenschalen, die von Krebsen bewohnt wurden und weite Hydractinienvorbauten aufweisen, sind bei E. Kessel, Natur und Volk 68, Frankfurt a. M. 1938, S. 428, abgebildet.

Am Ende des aufgebrochenen, also in dem noch geschlossenen Teil siedelte der Krebs und hinterließ seine Spuren in dem Hydractinienbewuchs in Form deutlicher Abschleife, wobei die Hydractinien die weggebrochene Schale zum Teil ersetzen. In dem zerstörten Gehäuseabschnitt, welchen sie allseitig umwachsen, scheinen sie besonders gut an der freiliegenden Spindel gediehen zu sein (vgl. Abb. 2, rechts).

Wenn bei den vorliegenden Ausführungen als Urheber charakteristischer Beschädigungen an Gastropödenschalen (Bandschnitte) immer wieder auf Paguriden verwiesen wurde, so aus dem Grund, weil sie als Urheber derartiger Lebensspuren beobachtet werden konnten. Damit soll allerdings nicht gesagt sein, daß Schalenzerstörungen vom Typus der Bandschnitte immer mit Paguriden in Verbindung gebracht werden müssen, wie eingangs angeführte Beispiele zeigen. Sie können vielmehr immer dort auftreten, wo Feinde mit geeigneten Freßwerkzeugen vorhanden sind.

Die aus marinen Schichten des Tertiärs stammenden Gastropodengehäuse mit Bandschnitten werden in den meisten Fällen auf Paguriden zurückgehen. Paguriden stellen in den Meeren der Gegenwart einen wesentlichen biologischen Faktor für die Mollusken dar. An manchen Orten der tropischen Meere, aber auch schon im Mittelmeer ist manchmal kein Schneckenhaus ohne Besiedelung durch Paguriden zu sehen. Koenigswald wies darauf hin, daß an Spülsäumen alle Gastropodengehäuse verschleppt wurden, nur die Bivalvenschalen blieben liegen, ein Umstand, der bei Analyse eines solchen Vorkommens im fossilen Fall leicht außer Betracht bleiben könnte. Ein Gegenstück bildet die Verschleppung von Gastropoden durch Paguriden in Lemnos. Cerithiengehäuse wurden an der Flachküste hunderte Meter meerwärts, über ihren Lebensraum hinaus, in eine ganz andere Faunengemeinschaft verschleppt. Unter den verschleppten Gehäusen waren auch zwei Landschnecken, in welchen Paguriden siedelten und sich anscheinend sehr wohl fühlten.

Die Feststellung, daß Verdickung der Außenlippe bei Gastropoden einen Schutz gegen schneckenfressende Angreifer darstellen

kann, wurde von C. R. Boettger⁹ für Landschnecken gemacht, die von Käfern (Carabiden) bedroht sind. Ähnliches kann auch für die marinen Gastropoden gefolgert werden. Angreifer sind in erster Linie Paguriden, die, oft in großer Zahl vorkommend, eine intensive Auslese unter den Gastropoden treffen und am ehesten solche Arten vernichten, die einem Angriff geringen Widerstand entgegensetzen können. Als Schutz gegen die Angriffstechnik der Paguriden bildet eine verstärkte Außenlippe bei marinen Gastropoden zweifellos eine wesentliche Rolle.

II. Spuren von Paguriden an tertiären Gastropodengehäusen

H. Zapfe

Im Laufe einer vieljährigen Sammeltätigkeit im Jungtertiär des Wiener Beckens sind mir eine Reihe von Gastropoden mit immer wiederkehrenden charakteristischen Beschädigungen aufgefallen. Auch verschiedene Wiener Sammler, vor allem Herr E. Weinfurter, haben derartiges Material aufgesammelt.

Zunächst waren es Pleurotomen und Ancillarien aus dem Torton von Enzesfeld und Gainfarn in Niederösterreich, an denen ich diese Beobachtungen machte. Sie wiesen alle einen vom äußeren Mundrand ausgehenden zackig ausgebrochenen Schlitz auf, der oft einen ganzen Umgang weit das Gehäuse geöffnet hatte, manchmal auch noch in ältere Windungen der Schnecke hinaufreichend. Diese Beschädigungen lassen sich in verschiedenen Stadien verfolgen, wie dies die Reihen der Pleurotomen und Ancillarien auf Abb. 3 zeigen. Ausgehend von einer unregelmäßig zackig ausgebrochenen Einbuchtung des äußeren Mundrandes bis zu extremen Endformen, bei denen das Gehäuse rundum wie mit einer Schere aufgeschnitten erscheint, sind alle Stufen vertreten. Diese Formen der Beschädigung konnten nur durch stückweises langsames Ausbrechen zustande kommen. Jede starke mechanische Einwirkung hätte das Gehäuse samt der Spindel eingedrückt.

⁹ C. R. Boettger, Die Abwehr der Landschnecken gegen Käfer. Natur und Volk 64, Frankfurt a. M. 1934.

Es handelt sich also offenbar um eine Lebensspur, und die weit über hundert Belegstücke, die durch weitere Aufsammlung und Nachsuche in den Sammlungen zusammenkamen, ließen darüber keinen Zweifel mehr zu. Der Verdacht fiel sogleich auf Krustazeen, um so mehr, als besonders aus dem Torton von Enzesfeld deren Spuren schon längere Zeit bekannt sind. Ehrenberg (1931) beschreibt von dort Gastropodengehäuse mit dichten Hydractinienbewüchsen (Cyclactinia), die über den Mundrand hinaus trompetenförmig weit vorbauen (Abb. 2, links), um dem das Gehäuse bewohnenden Einsiedlerkrebs Raum für sein Wachstum zu bieten und ihn zum Verbleiben in dem Gehäuse zu veranlassen. Für die Hydractinien-Kolonie ergibt sich daraus der Vorteil der ständigen Fortbewegung durch den Krebs, eine Art des Zusammenlebens, deren interessantestes Beispiel als Kerunia-Symbiose bekannt ist (Abel 1935) und bei der Bryozoe *Hippoporidra edax* Busk. einen Parallelfall besitzt. Ehrenberg (1931) wies Paguriden durch typische Schleifspuren an ihren Wohngehäusen im Wiener Jungtertiär nach und erwähnt erstmalig Mundrandbeschädigungen an Gehäusen, die von Paguriden bewohnt waren. Sein Material gestattete aber diesbezüglich keine weiteren Schlüsse.

Durch die Beobachtungen meines Freundes A. Papp im Aquarium von Neapel wurde die Entstehung der oben beschriebenen Gehäusebeschädigungen endgültig geklärt. Durch seine Untersuchungen ist nunmehr einwandfrei erwiesen, daß Paguriden Gastropodengehäuse vom äußeren Mundrande her stückweise aufbrechen, um dem sich in das Gehäuse zurückziehenden Weichtier zu folgen, es endlich nach Zerstörung des Haftmuskels herauszuziehen und zu verzehren. Oft werden dann die leeren Gehäuse wieder von Paguriden besiedelt. Wird der Krebs in seiner Tätigkeit gestört oder läßt er von seinem Opfer ab, so kann die Schnecke den Schalendefekt regenerieren. Es bleibt aber eine Stufe in der Außenskulptur der Schale zurück, die wir an vielen miozänen Gehäusen feststellen und nunmehr auch deuten können (Abb. 4). Oft sind zwei bis drei derartige Defekte an einem Gehäuse erkennbar, und viele der bei Gastropoden auftretenden Gehäuseverkrüm-

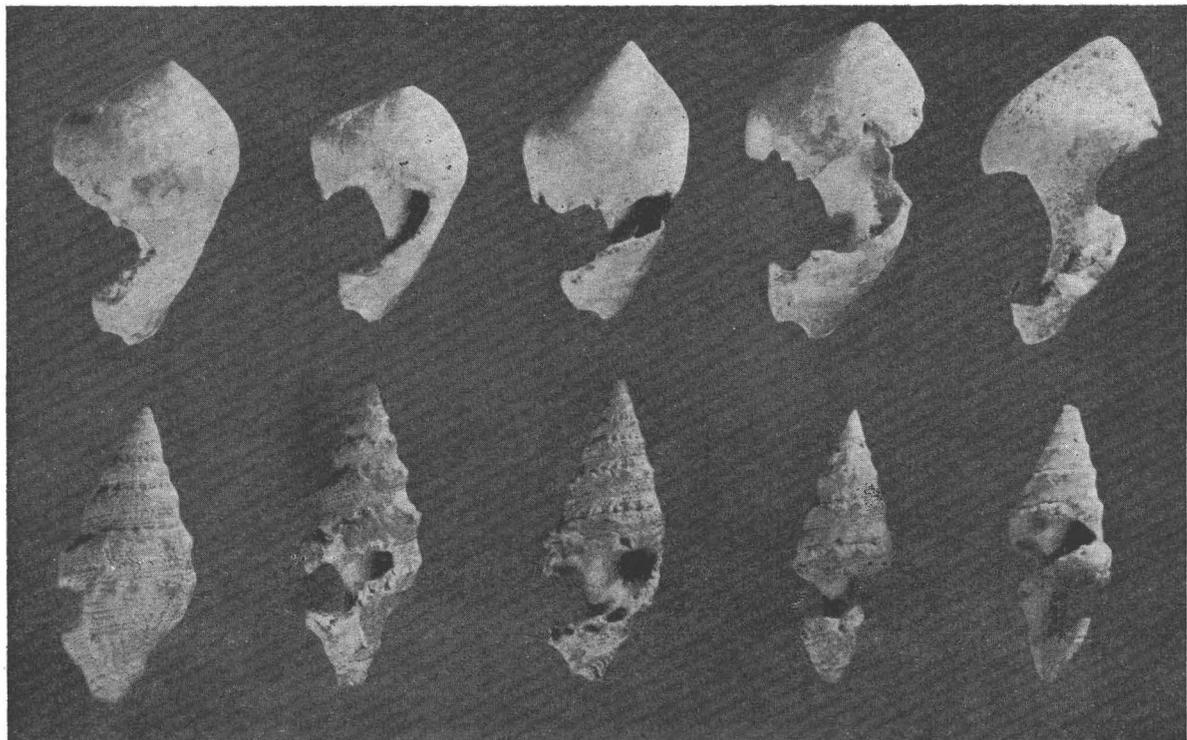


Abb. 3. Verschiedene Stadien der Gehäusebeschädigung durch Paguriden.
 Obere Reihe: *Ancilla (Baryspira) glandiformis* Lam., Miozän (Torton), Mergel von Gainfarn, N.-Ö.
 Untere Reihe: *Clavatula granulato-cincta* Münt., Miozän (Torton), Tegelseand, Vöslau, N.-Ö.
 (Originale im Besitz des Verfassers, Nat. Gr.)

mungen, verheilten „Frakturen“ usw. gehen auf die Tätigkeit der Paguriden zurück¹.

Über die räumliche und zeitliche Verbreitung dieser Lebensspuren ergibt sich folgendes Bild, das sich durch weitere Funde voraussichtlich noch erweitern wird. Im Torton des Wiener Beckens lieferten die Sande, bzw. Mergel von Enzesfeld, Gainfarn und Steina-brunn sowie die Tegelsande von Vöslau ein reiches Material. In der Fazies der Badener Tegel scheinen diese Lebensspuren dagegen vollkommen zu fehlen oder doch sehr selten zu sein, was mit der bathymetrischen Verbreitung des betreffenden Paguriden zusammenhängen muß. Im Einklang damit stehen Beobachtungen von Ehrenberg (1931). Aus tortonen Tegelsanden sammelte ich ferner einige Belegstücke in Kanina bei Valona, Albanien (vgl. Martelli und Nelli 1911). Eine Nachsuche in den Sammlungen förderte einige wenige Stücke aus den Grunder-Schichten (Helvet) des Wiener Beckens zutage. Es scheint aber, daß in den meisten Sammlungen derartige Lebensspuren als „beschädigte Stücke“ ausgeschieden wurden, so daß die geringe Anzahl keineswegs tatsächlich Seltenheit bedeuten muß. Ausgezeichnete Beispiele an *Clavilithes (Clavilithes) parisiensis* Mayer Eymar (Abb. 5) aus dem mitteleozänen Grobkalk von Beauvais fanden sich in der Sammlung des Paläontolog. und Paläobiolog. Institutes der Universität in Wien. — Aus dem Untereozän (Sparnaci) von Biron bildet Douvillé (1929) zwei Exemplare von *Voluta Wateleti* Desh. ab, deren Beschädigungen den hier beschriebenen sehr ähnlich zu sein scheinen. — Die zeitliche Verbreitung dieser Paguridenspuren reicht somit vom Eozän (Lutetien) bis in die Gegenwart. Es ist damit gleichzeitig ein wichtiger Hinweis gegeben auf das konservative Festhalten der Lebensgewohnheiten bei den Paguriden seit dem Eozän. Als Urheber der hier beschriebenen Lebensspuren kommt mit großer Wahrscheinlichkeit die Gattung *Pagurus* selbst oder der nahverwandte *Petrochirus* in Betracht. *Petrochirus* ist seit dem Oligozän bekannt und im Wiener Becken in der Sand- und Leithakalkfazies des Torton mehrfach nachgewiesen (Glaessner 1928).

¹ Papps Beobachtungen in Neapel beziehen sich auf *Pagurus striatus* Latr.

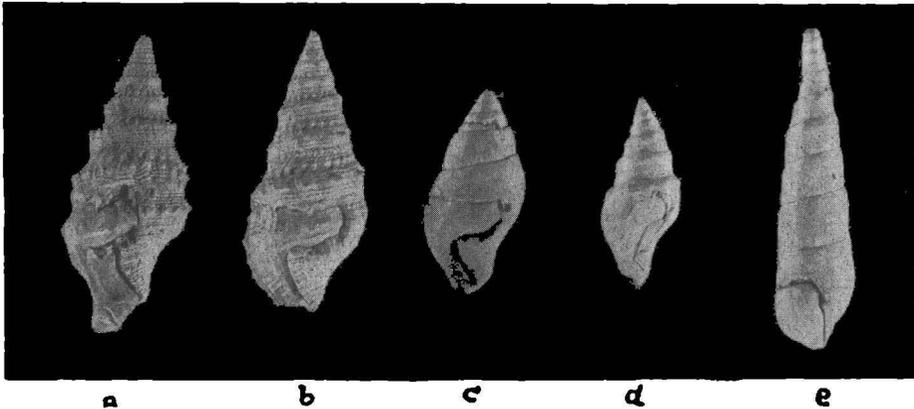


Abb. 4. Ausgeheilte Beschädigungen durch Paguriden.

a—b) *Clavatula granulato-cincta* Münst., Miozän (Torton), Tegelsand, Vöslau, N.-Ö.; c) *Euthria intermedia* Micht., Miozän (Torton), Mergel von Gainfarn, N.-Ö.; d) *Clavatula Jouanneti* Desm., wie c); e) *Terebra* (*Subula*) *fuscata* Brocc., wie c).

(Originale im Besitz des Verfassers. Nat. Gr.)

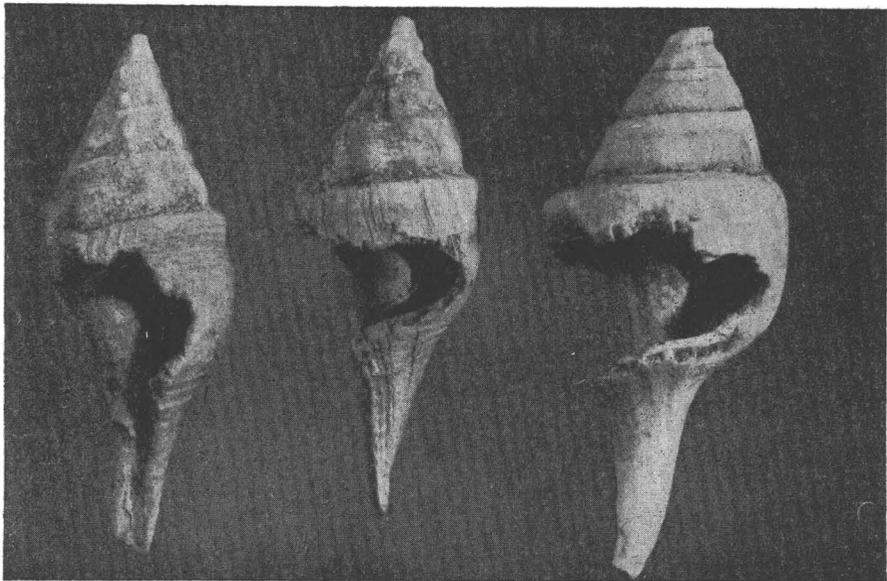


Abb. 5. Gehäusebeschädigung durch Paguriden bei *Clavilithes* (*Clavilithes*) *parisiensis* Mayer-Eymar, Eozän (Lutétien), Grobkalk, Beauvais.

(Originale im Paläontologisch-paläobiologischen Institut der Universität Wien. Nat. Gr.)

Die Deutung dieser Spuren liefert auch einen Gesichtspunkt für die biologische Erklärung gewisser Schalenskulpturen, Stachelbildung, Mundrandverdickungen (Außenlippe), Varizes usw. bei Gastropoden als Schutz gegen den Angriff von Paguriden. Dies gilt vor allem dann, wenn die Fazies keine derartigen Gehäuseverstärkungen erfordert (z. B. Mergel, Feinsand). Vielleicht darf man auch einen Zusammenhang vermuten zwischen dem häufigen Erscheinen derartiger Gehäuseformen — z. B. verdickter, gezählter Außenlippen — am aufblühenden Gastropodenstamm seit dem ausgehenden Mesozoikum und dem Auftreten der Paguriden.

Es lassen sich daher unter den Gastropoden Gehäusetyphen unterscheiden, die der Gefährdung durch Paguriden weniger und solche, die ihr besonders ausgesetzt waren. Papp hat aus einer Tagesaufsammlung im Torton von Enzesfeld das zahlenmäßige Auftreten von Paguridenspuren bei einigen der wichtigsten Gastropodenfamilien festgestellt, woraus die „Anfälligkeit“ der verschiedenen Gehäusetyphen ersichtlich ist (vgl. Tabelle). Rund 25%

Verteilung der Gehäusebeschädigungen durch Paguriden unter den Gastropoden einer Aufsammlung aus dem Torton von Gainfarn und Enzesfeld, N.-Ö.

	Gehäuse- beschädigungen, die in der Mehrzahl zum Tode des Tieres geführt haben		Nach Befall durch Paguriden erfolgte Verheilungen		Unbeschädigte Gehäuse	
	Enzesfeld	Gainfarn	Enzesfeld	Gainfarn	Enzesfeld	Gainfarn
<i>Ancillariidae</i>	42%	30%	—	—	58%	70%
<i>Naticidae</i>	14%	—	43%	23%	43%	77%
<i>Turritellidae</i>	—	—	4%	10%	96%	90%
<i>Pleurotomidae et Fusidae</i>	16%	14%	17%	16%	67%	70%
<i>Cancellariidae</i>	2%	—	5%	—	93%	—
<i>Buccinidae</i>	—	—	4%	11%	96%	89%
<i>Muricidae</i>	—	—	—	—	100%	100%

der gesamten aufgesammelten Gastropodengehäuse zeigen Beschädigungen durch Paguriden. Ergänzt werden diese Werte durch meine Aufsammlung in Gainfarn, welche die geringere Häufigkeit der Paguriden an dieser Lokalität erkennen läßt. Nur 19% der Gastropoden zeigen die typischen Defekte. — Die Ergebnisse dieser Auszählungen zeigen die besondere Häufigkeit der Schalenbeschädigungen bei Ancillarien und Pleurotomen, Formen mit relativ weiter Gehäuseöffnung und dünner Außenlippe ohne Verstärkungen durch Wülste, Zähne usw. Hingegen zeigen Gastropoden mit Operculum sowie dickschalige Formen mit enger Mündung nur selten Beschädigungen, die zum Tod des Tieres geführt haben. Hochgetürmte Schnecken wie Turritella scheinen durch Zurückziehen des Weichkörpers in die oberen Gehäusewindungen dem Angriff des Paguriden meist erfolgreich entgangen zu sein. Die Gehäusedefekte haben hier — wie besonders aus verheilten Beschädigungen erkennbar — eine von der eingangs beschriebenen etwas abweichende Form: der ganze untere Teil der Mündung ist weggebrochen, während an der Naht gegen den vorhergehenden Umgang ein zackiger Kragen stehengeblieben ist (Abb. 4, e).

Z u s a m m e n f a s s u n g

Es werden bei Gastropoden charakteristische Gehäusebeschädigungen beschrieben, die mit Sicherheit von Paguriden herrühren. Diese Lebensspuren werden in großer regionaler Verbreitung im europäischen Tertiär nachgewiesen. Die stratigraphische Verbreitung reicht — soweit aus dem bisher vorliegenden Material ersichtlich — vom Mitteleozän bis in die Gegenwart in Ablagerungen geringer Wassertiefe. Verschiedene Gehäuseformen, Skulpturelemente usw. tertiärer Gastropoden können wahrscheinlich als Schutzeinrichtung gegen Beschädigung durch Paguriden gedeutet werden. Die Lebensspuren beweisen ein relativ häufiges Vorkommen von Paguriden an Lokalitäten, die bisher noch keine oder nur sehr seltene Reste dieser Krebse geliefert haben. Die Paguriden erscheinen als beträchtlicher biologischer Zerstörungsfaktor an Gastropodengehäusen vor der Fossilisation.

Literatur

- Ehrenberg, K., Über Lebensspuren von Einsiedlerkrebsen. *Palaeobiologica* 4, Wien 1931.
- Abel, O., Vorzeitliche Lebensspuren. Jena 1935. (S. 528ff. hier auch Angabe der älteren Literatur.)
- Martelli, A., und B. Nelli, Il Miocene medio e superiore di Valone in Albania. *Boll. della Società Geologica Italiana* 29, Roma 1911.
- Douvillé, H., et G. O. Gorman, L'Éocène du Béarn. *Bull. Soc. géol. de France* 29, Paris 1929 (Taf. XXIX, fig. 12).
- Glaessner, M., Die Dekapodenfauna des österr. Jungtertiärs. *Jahrbuch der Geol. Bundesanstalt* 78, Wien 1928.

III. Die Dekapodenfauna und ihre Beziehung zu Beschädigungen von Gastropodengehäusen aus den tertiären Sanden von Enzesfeld, Niederösterreich

F. Bachmayer (Wien)

Dekapoden wurden bei paläobiologischen Arbeiten stets wenig beachtet. Man rechnete allgemein Krebsreste zu den Seltenheiten. Dies trifft besonders bei Exemplaren mit Cephalothoraxerhaltung zu, während Scherenreste an manchen Fundstellen häufiger anzutreffen sind. Diese Art des Vorkommens ist durch die Erhaltung bedingt. Dr. H. Zapfe konnte in seiner Arbeit vielfältige Lebensspuren von Crustaceen an Gastropodengehäusen nachweisen, woraus zu erkennen ist, daß die Dekapoden im Tertiär ebenso häufig die Meere bevölkerten wie in der Gegenwart. Die Crustaceen sind ein biologischer Faktor, mit dem bei der Behandlung einer Fauna unbedingt gerechnet werden muß.

Dem Sammler K. Oroszy, Wien, dem ich an dieser Stelle für die Zurverfügungstellung des Untersuchungsmaterials besonders danken möchte, gelang es, aus den tertiären Sanden von Enzesfeld durch langjährige intensive Sieb- und Schlämmarbeiten ein umfangreiches Dekapodenmaterial aufzusammeln, dessen genaue systematische Bearbeitung wegen der Reichhaltigkeit an neuen Formen später erfolgen wird.

In weiterer Folge soll nun die Dekapodenfauna untersucht werden, inwieweit die einzelnen Formen aus diesem Lebensraum

die vorher dargelegten Zerstörungen und Spuren an Gastropodenschalen verursacht haben.

Die Fossilien der tertiären Sande von Enzesfeld bestehen fast nur aus Gastropoden- und Bivalvenschalen. Unter einer geringmächtigen Sandlage, in der fast nur *Turritella*-Arten vorkommen, sind wiederum dünn-schichtige Sande aufgeschlossen, die verhältnismäßig reichlich Scherenreste führen. Nach den Angaben des Herrn K. Oroszy konnte dieser aus 1 kg dieses Materials im Durchschnitt 5 bis 30 Scherenfinger herausziehen.

Auffallend ist, daß fast ausschließlich nur die beweglichen Scherenfinger (Pollex) vorkommen. Es dürfte daher die Annahme gerechtfertigt sein, daß wir es hier mit Ablagerungen einer ruhigen Meeresstelle zu tun haben, in der diese Reste gemeinsam mit Molluskenschalen zusammengeschwemmt wurden. Die kleinen, leichten und zarten *Callianassa*-Scherenfinger haben keinerlei Abrollungsspuren, während hingegen die großen Scheren von Paguriden, *Petrochirus priscus* Brocchi, und insbesondere *Cancer*, *Cancer sismondai* v. Meyer, deutliche Abrollungsspuren zeigen.

Wir betrachten nun die vorliegende Dekapodenfauna in der vorher dargelegten Art.

Callianassidae: Diese Familie ist besonders massenhaft vertreten.

Mehr als fünf Arten mit zusammen 739 Scherenfingern waren das Siebergebnis. Alle diese Arten haben zarte, fein gegliederte und kleine Scherenfinger; *Callianassa*-Arten mit solchen Scherenfingern waren außerstande, die kräftigen, widerstandsfähigen Gastropodenschalen auszubrechen. Sie können demnach also nicht die Urheber dieser Schalenverletzungen sein (vgl. Abb. 6, Fig. 1—6).

Paguridae: Sie ist die artenreichste Familie aus dieser Auslese. Allem Anschein nach kommen neun verschiedene Arten, bzw. Unterarten vor. 139 Scherenfinger konnten ausgezählt werden. Die kräftige Scherenform ist zum Ausbrechen der Gastropodenschalen gut geeignet (vgl. Abb. 6, Fig. 7—15). Rezente Beobachtungen von Dr. A. Papp bestätigen dies. Die Familie der Paguriden dürfte auch hier für die Schalenverletzungen an Gastropoden ausschließlich verantwortlich sein.

Cancridae: Zwei *Cancer*-Arten sind vertreten. *Cancer sismondai* v. Meyer hat zu große und plumpe Scheren (vgl. Abb. 6, Fig. 16). Jugendformen von *Cancer sismondai* v. Meyer und andere *Cancer*-Arten könnten ebenfalls mit ihren Scheren die Gastropodenschalen aufbrechen. In diesem Biotop scheinen sie infolge ihres vereinzelt Auftretens kaum maßgeblich daran beteiligt gewesen zu sein.

Portunidae: Mehr als zwei Arten mit über 163 Scherenfingern konnten aufgesammelt werden. Die Scherenfinger sind lang und zierlich und recht wenig zum Aufbrechen von Gastropodenschalen geeignet. Die schmale Scherenhand konnte ohne Ausbrechen der Schalen die begehrten Weichteile der Gastropoden erreichen. Die Portuniden kommen als Urheber für die Zerstörungen der Gastropodenschalen wohl kaum in Frage (Abb. 6, Fig. 17, 18).

Xanthidae: Von den Xanthiden scheint nur *Titanocarcinus vulgaris*. Glaessner — verhältnismäßig häufig (49 Scherenfinger) vorkommend — eine Scherenkonstruktion zu besitzen, die zum Aufbrechen von Gastropodenschalen unter Umständen geeignet ist. Die anderen Xanthiden aus diesem Biotop haben zu schwache Scheren (Abb. 6, Fig. 19, 20).

Zusammenfassendes Untersuchungsergebnis:

(+ sind für die Erbringung des Nachweises positive Faktoren)

(- sind für die Erbringung des Nachweises negative Faktoren)

Familie	Scherenfinger					geeignet
	groß	kurz	breit	kräftig	häufig	
<i>Callianassidae</i>	—	—	—	—	+	nein
<i>Paguridae</i>	+	+	+	+	+	ja
<i>Cancridae</i>	+	+	+	+	—	möglich
<i>Portunidae</i>	+	—	—	—	+	nein
<i>Xanthidae</i>	+	+	—	—	+	möglich

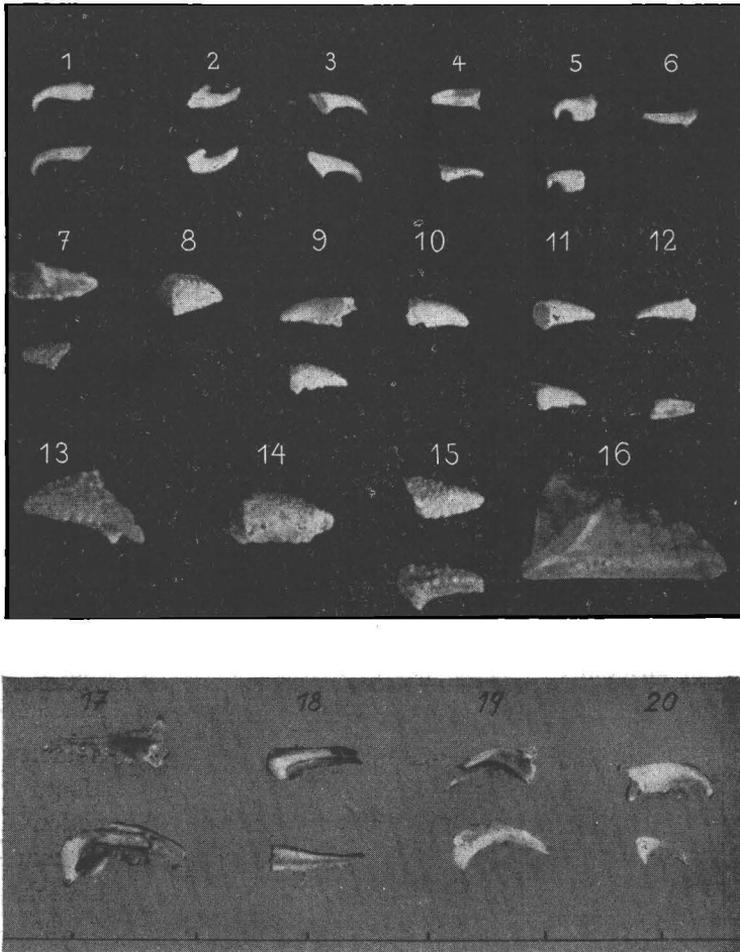


Abb. 6. Krebsscheren aus dem Torton von Enzesfeld.

1—6 *Callianassidae*, 7—15 *Paguridae*, 16 *Canceridae*, 17, 18 *Portunidae*, 19, 20 *Xanthidae*.
 Ein Teilstrich des Maßstabes entspricht einem Zentimeter. Phot. H. Mayerhofer, Wien.
 (Originale der Sammlung K. Oroszy, Wien.)

Für das Aufbrechen der dicken und sehr widerstandsfähigen Gastropodenschalen sind kurze und kräftige, bewegliche Scherenfinger mit breiter Basis, d. h. mit großer Ansatzstelle für die Muskulatur, insbesondere für den Schließmuskel, am besten geeignet.

Die angestellten Untersuchungen ergaben demnach, daß im Torton von Enzesfeld die Beschädigungen der Gastropodenschalen in der Hauptsache auf Paguriden zurückzuführen sind. Die Gastropoden waren Beutetiere dieser Crustaceenfamilie.

IV. Lebensspuren von Krebsen an fossilen Scaphopodenschalen

A. F. Tauber (Wien)

Die Scaphopoden führen ohne Ausnahme eine grabende Lebensweise und sind daher lebensräumlich an die nährstoffreichen marinen Schlick- und Feinsandböden gebunden¹. Um so sonderbarer erscheint es, daß jede größere Aufsammlung fossiler Scaphopoden an zahlreichen Schalen, ja oft an der Mehrzahl der Exemplare, schwere Bruchbeschädigungen in der Oralgegend aufweist (Abb. 7, Fig. 1—10). Daß diese Beschädigungen nicht bei der Bergung aus tonig-mergeligem Gestein entstanden, wird u. a. am besten dadurch klar, daß die meisten dieser Schalenausbrüche regeneriert wurden, also an lebenden Tieren erfolgt sein müssen, welche die verletzten Schalen wieder ausbesserten. Auch lehrt ein Blick in eine Sammlung rezenter Scaphopodenschalen das gleiche. Solche Schalenausbrüche wären an Fels- und Blockstränden oder in den Schotterfeldern der Brandungszone wegen der dort sehr bedeutenden Materialbewegung ohne weiteres zu erwarten; im Lebensraum der Scaphopoden aber, der sich durch schlammig-feinsandige Fazies als zu den marinen Stillwasserböden gehörig ausweist, erscheinen sie befremdlich.

Ich habe, um die Frage, ob diese Schalenausbrüche rein mechanisch durch Schlag oder Druck von seiten wasserbewegter Körper entstehen können, zu lösen, Untersuchungen über die Schalenfestigkeit angestellt. Besonders gut erhaltene 6,5 bis 7,5 cm lange Exemplare von *Dentalium* (*Fissidentalium*) *bouei* Desh. und

¹ Die in gröberkörnigen Strandsedimenten häufigen *Dentalium*-ähnlichen Schalen tubikoler Anneliden (*Ditrupa*), die früher von vielen Autoren irrtümlich als Scaphopoden betrachtet wurden und zu denen u. a. auch das „*Dentalium incurvum*“ aus dem Torton des Wiener Beckens gehört, bleibt hier selbstverständlich außer Betracht.

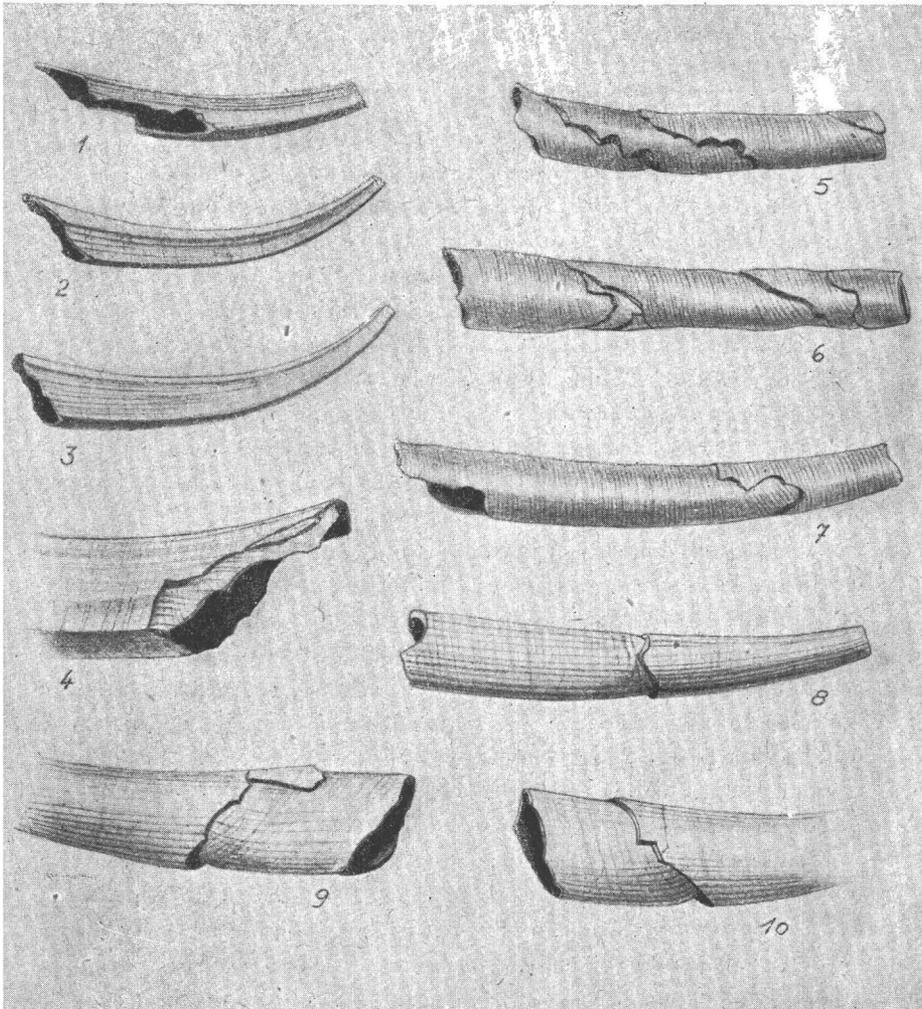


Abb. 7. Verheilte und unverheilte Oralrandausbrüche an Scaphopodenschalen aus dem Torton des Wiener Beckens.

1—3 *Entalina tetragona* Brocc., Baden, Pleurotomenton, 6×; 4 *Entalina tetragona* Brocc., Baden, Pleurotomenton, 12×; 5 *Dentalium (Laevidentalium) jani* Hoern., Lissitz, Mergel, 4,5×; 6 *Dentalium (Laevidentalium) jani* Hoern., Steinabrunn, Mergel, 4,5×; 7 *Dentalium (Laevidentalium) jani* Hoern., Rudelsdorf, Mergel, 4,5×; 8 *Dentalium (Fissidentalium) badense* Partsch, Forchtenau, Mehlsande, nat. Gr.; 9, 10 *Dentalium (Fissidentalium) badense* Partsch, Vöslau, Pleurotomentone, 1,5×.

Dentalium (Fissidentalium) badense Partsch aus den tortonischen Tonen von Vöslau und Baden bei Wien, bei denen die erhalten gebliebene Transparenz der Schale verriet, daß keine diagenetische Strukturänderung stattgefunden hatte, wurden unter Anwendung einer Federwaage bis zum Bruch belastet.

Die Druckfestigkeit der Scaphopodenschalen gegen einen von außen wirkenden Druck erwies sich als sehr erheblich. Der dünne Oralrand der Schale von nur 0,3 mm Dicke brach erst bei Anwendung von 5 bis 5,3 kg von außen her einseitig wirkenden Druckes. Von der Oralöffnung weg nimmt in proximaler Richtung die Schalendicke zunächst rasch zu und beträgt 1 cm vom Oralrand entfernt bereits 0,7 bis 1 mm. Waren die Mundrandausbrüche bereits so weit fortgeschritten, daß diese dickere Schalenregion erreicht worden war, so mußten von außen wirkende, einseitige Drucke zwischen 20 und 25 kg angewandt werden, um einen weiteren Schalenausbruch zu erzeugen.

Wie die Dicke der gebrochenen Schalenränder an rezenten Großformen der Scaphopoden (*Dentalium, Fissidentalium*) zeigt, greifen die Ausbrüche vom Mundrand her vielfach bis zu den 1 mm dicken Schalteilen vor (vgl. Abb. 7, Fig. 8—10). Um solche Schalenausbrüche auf mechanischem Wege zu erklären, müßten wir also kräftige Schläge gegen die Schalen, die einen Druck von mindestens 5 bis 20 kg erzeugten, voraussetzen. Zur Erzeugung solcher Aufpralldrucke sind aber bestimmte Bewegungsgeschwindigkeiten notwendig.

Außer Frage steht zunächst, daß diese Schalenausbrüche, wenn überhaupt auf rein mechanischem Wege, so nur durch Aufprallen der bewegten Schalen an anderen Körpern oder aber passiv durch bewegte aufprallende Körper erzeugt werden können. Experimentell habe ich an zwei Exemplaren von *Dentalium (Fissidentalium) badense* Partsch eine Mindestgeschwindigkeit von 60 und 65 cm/sec. zur Erzeugung von oralrandnahen Ausbrüchen für notwendig befunden². Mindestens gleich große Wassergeschwindig-

² Im Experiment wurde eine Dentaliumschale in nachgiebiger Unterlage (Plastilinkuchen) befestigt und die zweite Schale mit steigender Geschwindigkeit gegen die feste Schale bewegt.

keiten wären also die Voraussetzung für das mechanische Zustandekommen der Schalenausbrüche. Nun werden aber nach Untersuchungen von Pratje, Stiny, Correns u. a. bei Wasserströmungsgeschwindigkeiten von 60 bis 65 cm/sec. bereits Kiese von 1,0 bis 1,5 cm Durchmesser transportiert; wären also die Ausbrüche an Scaphopodenschalen rein mechanischer Entstehung, so müßten wir die beschädigten Exemplare ausschließlich in Grobsanden, Strandkiesen, Schottern und ähnlichen grobkörnigen Sedimenten finden. Tatsächlich treten aber auch die angebrochenen Scaphopodenschalen nur in feinkörnigen Gesteinen, in Tonen, Mergeln und Mehlsanden auf, deren Korngrößenzusammensetzung in statu nascendi eine Wasserströmung von über 0,3 cm/sec. ausschließen läßt. Mit dieser Erkenntnis darf die Möglichkeit einer rein mechanischen, durch die Wirkung von Seegang und Strömung bedingten Entstehung der Ausbrüche an Scaphopodenschalen außerhalb weiterer Diskussion gestellt werden.

Eine eingehende Betrachtung der Schalenausbrüche ergibt indessen neue Gesichtspunkte für die Beurteilung ihrer Herkunft und Entstehung. An allen in der Natur vorgefundenen Schalenausbruchflächen lassen sich Partien zeigen, die in der in Abb. 8, Fig. 3, 4, dargestellten Weise gegen außen stark abgedacht sind. Die Winkel, die die Bruchflächen mit der zur Oro-Analachse senkrechten Fläche einschließen, bewegen sich dabei meist zwischen 0° und 60° (Abb. 8, Fig. 5) und erreichen ausnahmsweise sogar 75° . Jene Brüche aber, die bei den erwähnten Druckfestigkeitsexperimenten (bei denen die Scaphopodenschalen durch einseitigen Druck von außen her bis zum Bruch belastet wurden) entstanden, setzen in allen ihren Teilen senkrecht oder nahezu senkrecht durch die Schale. Die Abdachung dieser künstlichen Bruchflächen nach außen überschritt nie 10° (Abb. 8, Fig. 6—9). Da die Eigenschaften der Bruchfläche vom festigkeitsmechanischen Standpunkt aus als Ausdruck jener Spannungsverhältnisse, die zum Bruche führten, betrachtet werden müssen, war aus dieser Verschiedenheit der Bruchflächen zu schließen, daß die künstlichen Spannungsbedingungen den natürlichen nicht entsprachen.

Den natürlichen Bruchflächen in Lage und Beschaffenheit voll-

kommen gleichende konnten jedoch dadurch erzielt werden, daß ich den bis zum Schalenbruch gesteigerten Druck vom Schaleninnern her gegen außen wirken ließ. Abb. 8 stellt in den Fig. 1 und 2 zwei auf diese Weise künstlich erzeugte Bruchflächen zwei natürlichen und regenerierten in Fig. 3 und 4 zum Vergleich gegenüber. Die Gleichheit der Bruchanlage beweist, daß in Experiment und Natur gleichartige Spannungszustände herrschten. Gleichzeitig war ein weiteres Argument gegen eine rein mechanische Entstehung der Schalenausbrüche gewonnen, weil wohl nicht gut angenommen werden kann, daß an strömungs- und seegangbewegten Scaphopodenschalen eine Schlagwirkung vom Schaleninnern her gegen außen einzutreten vermag.

Da auch diese Versuche unter allmählicher Drucksteigerung mittels einer Federwaage durchgeführt wurden, konnten die für die Druckbelastung notwendigen Drucke bestimmt werden. Es ist bekannt, daß die Zugfestigkeit der Gesteine etwa 10- bis 20mal geringer ist als ihre Druckfestigkeit. Ähnliches gilt auch von den Scaphopodenschalen. Für die dünnen Oralränder der Schale von etwa 0,3 mm Dicke wurden an 6,5 bis 7,5 cm langen Exemplaren von *Dentalium (Fissidentalium) bouei* Desh. und *Dentalium (Fissidentalium) badense* Partsch Drucke von 1,0 bis 2,5 kg benötigt, für die Zerbrechung der 0,7 bis 1 mm dicken Schalenregion solche von 8 bis 9,5 kg; Drucke also, die im Mittel unter der Hälfte der zur Schalenzerbrechung von außen her notwendigen liegen.

Mit diesen Befunden war durch die Ausschließung einer rein mechanischen Entstehung der Schalenausbrüche nicht nur deren Erklärung eindeutig in den biologischen Sektor verwiesen worden, sondern zugleich eine Reihe von Anhaltspunkten zur Ermittlung des Erzeugers der Schalenausbrüche gegeben.

Aus dem Kreise derjenigen Tiere, die Molluskenschalen zum Zwecke des Nahrungserwerbes beschädigen, scheidet zunächst jene mit bohrender und ätzender Tätigkeit aus. Unter den verbleibenden dürfen alle jene, die durch Druckwirkung von außen her die Schalen zu zerbrechen suchen: durophage Fische³, Murex (zwischen Deckel

³ Auch einige andere Raubfische (Kabeljau, Anarrhichas) scheinen kleinere Scaphopoden zu verzehren, doch werden hierbei die Schalen von außen her zerdrückt.

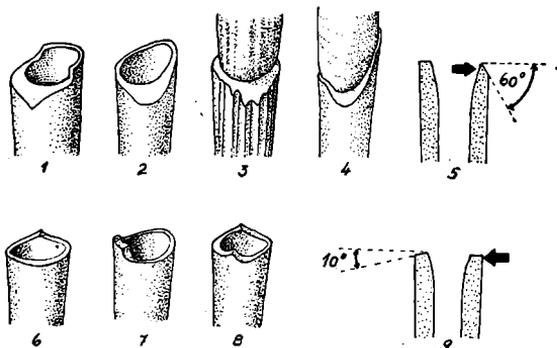


Abb. 8. Bilder von künstlichen und natürlichen Bruchflächen an Scaphopodenschalen (etwas schematisiert).

1, 2 künstlich, durch Druck vom Schaleninnern nach außen erzeugte Schalenausbrüche (starke Abdachung der Bruchfläche!); 3, 4 natürliche, verheilte Schalenausbrüche an Dentalien, 3 *Dentalium (Fissidentalium) badense* Partsch, Badener Pleurotomenton, 4 *Dentalium (Fissidentalium) bouei* Desh., Badener Pleurotomenton (starke Abdachung der Bruchflächen!); 5 Abdachung der Bruchflächen beim Schalenbruch durch Druckwirkung vom Schaleninnern her gegen außen (Schalenlängsschnitt); 6–8 künstlich, durch Druck von außen her erzeugte Schalenausbrüche (geringe oder fehlende Abdachung der Bruchfläche!); 9 schwache oder fehlende Abdachung der Bruchflächen bei Schalenbruch durch Druck von außen her (Schalenlängsschnitt).

und Schalenrand), außer acht bleiben. So bleiben von allen schalenzerbrechenden Organismen nur noch die Krabse in engerem Betracht. Dies wird besonders deutlich, wenn man sich die in Abb. 7, Fig. 5–7, dargestellten Exemplare von *Dentalium (Laevidentalium) jani* Hoern. betrachtet. Die halbrund-kerbenartige Zähnelung der Bruchränder erweckt unbedingt die Vorstellung, daß hier eine Brechzange am Werke war.

Zugleich beobachtet man an den meisten der in Abb. 7 dargestellten Schalen, daß die Ventralränder der Scaphopodenröhren in der Regel viel tiefer aufgebrochen wurden als die Dorsalränder, so daß der Bruchrand der Schale dorsal vorgezogen erscheint (vgl. besonders Abb. 7, Fig. 1, 4, 5, 6, 7). Dies kommt daher, daß bei sehr vielen Scaphopoden die dorsalen (konkaven) Schalenpartien verstärkt sind. In ganz besonderem Maße trifft dies u. a. auch für *Entalina tetragona* Brocc. und *Dentalium (Laevidentalium) jani* Hoern. zu, wie dies die Querschnittsbilder in Abb. 9, Fig. 1 und 2, beweisen. Beim Versuch, die Dentaliumröhre aufzubrechen, findet

daher der Krebs in der Ventralregion der Schale den geringsten Widerstand, woraus sich der schließlich resultierende Verlauf des Bruchrandes ohne weiteres verstehen läßt. Bei Scaphopoden, denen eine derartige Verstärkung der dorsalen Schalenpartien nahezu oder gänzlich fehlt (hier bestehen erhebliche individuelle Verschiedenheiten!), liegen daher die Bruchränder auch mehr oder minder normal zur Oro-Analachse.

Die Frage, welche Krebse für die Angriffe auf die Scaphopoden verantwortlich zu machen sind, kann in allgemeiner Form nur insoweit beantwortet werden, als daß wir zwei Forderungen an ihre Eigenschaften und Ökologie erfüllt sehen müssen: Die Krebse müssen auch im Lebensraum der Scaphopoden, also in der Ton- und Schlick-Fazies, heimisch sein und, soweit es sich um Schalenausbrüche an großen, dickschaligen Scaphopoden handelt, entsprechend starke und für die besondere, oben dargelegte Scherentechnik (Druck vom Schaleninnern her nach außen) mechanisch geeignet konstruierte Knackscheren besitzen. Diese Forderungen werden aber so gut wie an allen Meeren von einer meist größeren Zahl von Krustern erfüllt und eine allgemeine gültige Antwort ist daher in präzisierter Form nicht zu geben.

Aus der mechanischen Analyse der Bruchformen an Scaphopodenschalen haben wir weiter oben (S. 304) erschlossen, daß die Brüche durch Druckwirkung am Schalenrand vom Schaleninnern her nach außen erfolgen. Diese Scherentechnik ist bei den Krebsen nicht allgemein verbreitet. Viele Krebse bewältigen nämlich ihre hartschaligen Beutetiere durch Eindringen der Schalen von außen her. Wir haben also zwei verschiedene auf die Zerschneidung von Hartteilen der Beutetiere berechnete Scherentechniken zu unterscheiden. Je nach der zur Anwendung gelangenden Scherentechnik ist der Druckspannungszustand in der zu zerschneidenden Schale ein anderer. Da diese differenten Spannungszustände mittels der Knackschere hergestellt werden müssen, läßt sich erwarten, daß die Knackscheren dieser Verschiedenheit der funktionellen Anforderung entsprechend verschiedene zweckmäßige Gestaltungen aufweisen, so daß wir aus der Knackscherenform auf die Scheren-

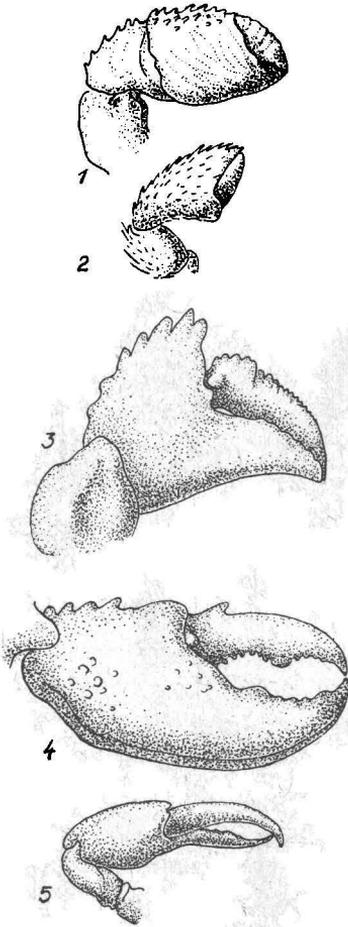


Abb. 10.

Knackscherentypen von Krebsen.
 1 Blitzzangentyp: *Pagurus prideauxi*, Mittelmeer; 2 Blitzzangentyp: *Porcellana platycheles*, Nordsee; 3 intermediärer Typ: *Calappa granulata*, Adria; 4 Beißzangentyp: *Homerus vulgaris*, Mittelmeer; 5 Übergang zum Greifzangentyp: *Gelasimus* sp., Nordsee.

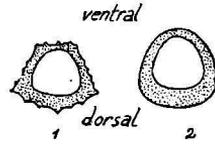


Abb. 9.

Schalenquerschnitte von Scaphopodenschalen mit dorsalen Schalenverdickungen.

1 *Entalina tetragona* Brocc., Baden, Pleurotomon, 4×; 2 *Dentalium (Laevidentalium) jani* Hoern., Baden, Pleurotomon, 4×.

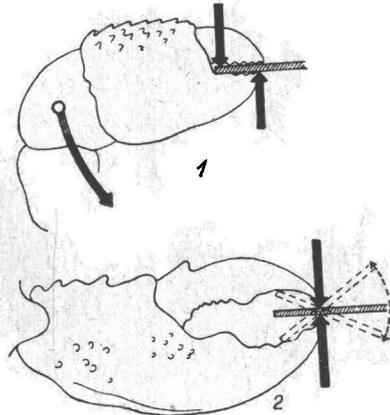


Abb. 11.

Funktion einer Knackschere vom Blitzzangentyp (1) und vom Beißzangentyp (2) beim Versuch, einen Schalenrand auszubrechen. Die Pfeile bedeuten Kräfte- und Bewegungsrichtungen.

technik schließen und damit den Kreis der für die Schalenausbrüche verantwortlich zu machenden Krebse weiter einengen können.

Unter den Knackscheren der Krebse können wir drei verschiedene Typen unterscheiden, die wohl in den einzelnen Krebsfamilien mehr oder weniger häufig sind, aber in allen Familien wiederkehren; dies ist wohl auch der Grund, warum ihnen von seiten der Systematiker bisher wenig Beachtung geschenkt wurde.

Die Abb. 10 führt die drei Typen in den Fig. 1—5 vor. Der eine Typus (Fig. 1, 2) ist durch Plumpheit ausgezeichnet. Einem mächtigen Propodus, der bei manchen hoch spezialisierten Arten nahezu kreislinienförmige Gestalt annehmen kann⁴, steht ein kleiner, plumper und kurzer Dactylus gegenüber. Die Scherenbißfläche beider Scherenteile ist sehr klein und mit minutiösen Zähnen besetzt. Die Bißfläche des Propodus ist eben oder leicht konvex gekrümmt, die des Dactylus artikuliert vollkommen mit der des Propodus, so daß kein Lumen zwischen beiden Scherenteilen frei bleibt; die Bißfläche des Dactylus ist daher ebenfalls gerade oder sogar leicht konvex gekrümmt. Die Öffnungsfähigkeit der Schere ist gering und gestattet nicht, Gegenstände größerer Dicke in die geöffnete Schere einzuführen. Es leuchtet ein, daß trotz der zweifellos großen Muskelkraft, die im mächtigen Propodus vereinigt ist, eine Zerbrechung großer Schalen mittels dieser Schere durch einmaligen Druck nicht erreicht werden kann, da eine größere Schnecke, Muschel oder Scaphopodenschale wegen der geringen Öffnungsfähigkeit der Schere ganz einfach nicht zwischen Propodus und Dactylus eingebracht werden kann.

Der Mechanismus dieser Scherenkonstruktion spricht auch für eine ganz andere Funktionstechnik: die geringe Öffnungsfähigkeit der Schere und ihre Kürze lassen es zunächst als sicher erscheinen, daß nur der Schalenrand der Beutetiere von ihr erfaßt werden kann. Dies hat bei Gastropoden (besonders bei deckellosten) und Scaphopoden keinerlei Schwierigkeiten, dürfte hingegen bei dickgebauchten Muscheln nur an bestimmten Stellen (Byssus-, Siphonalauschnitt)

⁴ Dies ist bei Paguriden (*Pylopagurus alexandri* A. M.-E., *P. erosus* A. M.-E. und *P. boletifer* A. M.-E.) aus dem mexikanischen Golf, die A. Milne-Edwards und Bouvier 1885—1893 beschrieben haben, der Fall.

möglich sein. Nun besitzt das Material der Molluskenschalen eine gewaltige Druckfestigkeit, welche die vieler Gesteine erheblich übertrifft, und an ein Zermahlen der erfaßten Schalenpartien zwischen den Scherenbacken ist daher gar nicht zu denken. Hingegen gelingt es nur mit geringem Kraftaufwand, durch eine Drehbewegung des Endopodit ein mehr oder minder halbrundes Stückchen des Schalenrandes auszubrechen. Die Abb. 11, Fig. 1, zeigt die dabei wirksamen Kräfte. Die ganze Wirkungsweise und die äußere Gestaltung dieses Scherentyps ähnelt in außerordentlich hohem Maße den von den Installateuren verwendeten „Blitzzangen“. Ich bezeichne diese Knackschere daher als Blitzzangentyp. Der Vorgang des Schalenausbrechens gestaltet sich mechanisch günstig, wenn die Drehbewegung so ausgeführt wird, daß das ausbrechende Schalenstückchen an der Gewölbewirkung der Schale nicht teilnehmen kann, also vom Schaleninnern her nach außen hin erfolgt, weil dann, je nach der Krümmung der Schale, der zum Bruch notwendige Druck viel geringer ist, wie die vorstehenden Experimente an Scaphopodenschalen erwiesen haben.

Die dabei entstehende verhältnismäßig geringe Schalenbeschädigung muß durch wiederholtes gleichartiges Ausbrechen der Schale des Beutetieres wettgemacht werden. Dies würde genau jener Scherentechnik entsprechen, die auf Grund der Befunde an den ausgebrochenen Oralrändern der Scaphopodenschalen voraussetzen ist.

Allerdings waren diese Zusammenhänge durch rein mechanische Überlegungen gewonnen; wie aber die Untersuchungen von A. Papp zeigen, geht das Ausbrechen der Gastropodenschalen (mit Scaphopodenschalen wurden keine Versuche vorgenommen) durch Einsiedlerkrebse genau in der von mir theoretisch erschlossenen Weise vor sich. Durch wiederholtes Ansetzen der Knackschere in der gleichen Schalenregion erreicht dabei der Krebs vom Mundrande her ein schlitzenartiges Aufbrechen der Schale, welches so weit fortgesetzt wird, bis das tief ins Gehäuse zurückgezogene Beutetier von ihm gefaßt werden kann (Näheres vgl. A. Papp, dieses Heft, Seite 282 f.).

Funktionsphysiologisch ganz anders verhält sich der zweite

Knackscherentyp der Crustaceen. Es ist jener Typ, der vom Hummer her allgemein bekannt ist; sowohl in der Gestalt als auch funktionell zeigt sich eine erhebliche Ähnlichkeit mit einer Beißzange (Abb. 10, Fig. 4). Ich bezeichne diesen Typ daher als Beißzangentyp. Der Propodus ist ebenfalls mächtig entwickelt, aber sein Scherenfortsatz ist lang und gekrümmt; in kräftigen Angeln sitzt ein langer gekrümmter Dactylus. Die Beißflächen beider Scherenteile sind oft mit großen Zähnen besetzt, konkav gekrümmt und lassen ein großes Lumen zwischen einander frei. Dactylus- und Propodusbeißfläche berühren sich bei geschlossener Schere nur an der äußersten Spitze. Die Öffnungsmöglichkeit dieser Schere ist groß und ermöglicht infolge des weiten Lumens die Aufnahme großer Schnecken und Muscheln, deren Schalen zwischen den Zangenteilen eingedrückt werden können. Dies ist eine ganz andere Scherentechnik, als wir sie beim Blitzzangentyp kennen lernten. Stellen wir uns die Frage, ob nicht etwa auch ein Krebs dieses Scherentyps einen Schalenausbruch von „innen nach außen“, so wie er an den Scaphopodenschalen zur Beobachtung gelangt, herzustellen vermag, so gibt uns die Abb. 11, Fig. 2, die Antwort. Sie zeigt eine Schere vom Beißzangentyp, die den Schalenrand eines Beutetieres — gleich ob Muschel, Schnecke oder Scaphopode — gefaßt hat. Daß ein Zermahlen der Schale am Druckpunkt nicht in Frage kommen kann, haben wir bereits weiter oben festgestellt; aber auch mit einer Drehbewegung des Endopodit ist hier nichts zu erreichen, da die Schere nur in einem Punkte (und nicht flächenhaft wie beim Blitzzangentyp) festgehalten wird und daher die Schere, bzw. die Schale um diesen Punkt im weiten Umfang drehbar bleibt, so daß auch dann kein Schalenausbruch erzeugt werden kann, wenn das erbeutete Tier mit der Zwickschere festgehalten wird. Dem Besitzer des Beißzangentyps bleibt somit gar keine andere Wahl, als das Beutetier in seiner ganzen Größe zwischen seine Knackschere zu nehmen und so die Schale einzudrücken. Krebse mit Knackscheren vom Beißzangentyp kommen also nach diesen Befunden als Scaphopodenjäger nicht in Betracht.

Nun sind natürlich, wie nicht anders zu erwarten, diese zwei Knackscherentypen nicht scharf voneinander getrennt und es gibt

alle denkbaren Übergänge von einem zum andern Typ. In Abb. 10, Fig. 3, ist eine solche Schere von intermediärer Stellung (*Calappa granulata* L.) festgehalten. Der Gesamthabitus ist etwa der einer Beißzangenschere, aber die Scherenteile artikulieren hier fast vollständig miteinander; das sonst so bezeichnende weite Lumen dieses Typs ist daher bis auf einen minimalen Spalt am proximalen Ende des Dactylus reduziert (Abb. 10, Fig. 3). Der Träger dieser Schere ist ohne Zweifel fähig, die Schale eines Beutetieres flächenhaft zu fassen und daher Schalenausbrüche zu bewerkstelligen, die den vom Blitzzangentyp hergestellten vollkommen gleichen. Andererseits ist die Öffnungsfähigkeit der Schere so groß, daß auch mittelgroße Muscheln und Schnecken durch Eindringen der Schale bewältigt werden können.

Vom Beißzangentyp finden sich auf der anderen Seite alle Übergänge zum Greifzangentyp, der in den graziösen Scherenapparaten der Thaumatocheliden seine höchste Vollendung erreicht. Als Beispiel einer Schere, die den Übergang vom Beißzangen- zum Greifzangentyp darstellt, ist in Abb. 10, Fig. 5, die Knackschere einer Winkerkrabbe festgehalten. Sie taugt bestenfalls noch zum Zerdrücken dünnschaliger Mollusken und wird bereits meist die Funktion eines Greifapparates haben.

Es gibt neben einer Reihe von Scherentypen, die sich gut in dieses Schema einfügen, eine Anzahl von selteneren, aberranten und hochspezialisierten Scherenformen, denen, so außerordentlich interessant sie auch sein mögen, hier keine Darstellung gewidmet werden kann, da sie für die vorliegende Untersuchung ohne wesentliche Bedeutung sind⁵. Hingegen muß hier auf die Bedeutung scherenloser Krebse hingewiesen werden. L. Walther hat in Neapel umfassende Untersuchungen mit dem scherenlosen *Palinurus vulgaris* unternommen und erbrachte den Beweis, daß selbst kleine Exemplare dieser Art von nur 12 bis 18 cm Länge ohne Schwierigkeiten Cardien, Donaciden und Mactren von 1 bis 1,5 cm Schalendurchmesser knacken und in Bruchschill verwandeln können

⁵ Eine zusammenfassende Veröffentlichung über die paläobiologische Bedeutung der Krebscherenformen habe ich vorgesehen.

(Walther 1910). Wie sich dieser Vorgang im einzelnen vollzieht, ist jedoch nicht bekannt.

Fassen wir die Ergebnisse dieser Untersuchungen kurz zusammen, so stellen wir fest, daß nur jene Krebse als Scaphopodenjäger in Betracht zu ziehen sind, die entweder Träger einer Knackschere vom Blitzzangentyp oder einer zwischen Blitzzangen- und Beißzangentyp vermittelnden Knackscherenform sind.

Wir wollen uns nun den Decapoden des Wiener Tortons zuwenden und die eben herausgearbeiteten Kriterien auf sie zur Anwendung bringen.

Von den Anomuren kommt nur *Pterochilus priscus* (Brocc.) Glaess., ein Paguride, gelegentlich, wenn auch selten, auf Schlammböden vor (z. B. im sandigen Tegel von Pöls bei Wildon). Er hatte eine kräftige, dicht mit Warzen bedeckte Knackschere vom Blitzzangentyp, die sich zum Aufbrechen von großen Scaphopodenschalen zweifellos eignete.

Von den Brachyuren fällt zunächst die ausschließlich auf Schlickboden lebende, zu den Froschkrabben gehörige *Ranidina rosaliae* Bittn. ins Auge, die im Tortonschlier von Walbersdorf jagte und eine dort sehr häufige Form ist. Aber ebenso wie viele Mollusken von Walbersdorf in den gleichalterigen Ablagerungen des Tortons nicht oder nur selten auftreten, kommt *Ranidina rosaliae* anderwärts nicht vor und kann also für die Zerbrechungen an den Dentalien der Badener Tone nicht verantwortlich gemacht werden.

Wenig faziesgebunden war hingegen *Calappa heberti* Brocc. Ihre Reste finden sich sehr zahlreich in tonig-mergeligen, sandigen und kalkigen Ablagerungen. Sie zählte zweifellos zu den häufigsten Decapodenformen des Wiener Beckens überhaupt. Glaessner (1928) erwähnt 43 sicher bestimmte Reste von ihr. Daß sie auch die Badener Schlickgründe zu ihrem Jagdgebiet machte, geht einwandfrei aus einem aus 63 Scherenresten bestehenden weiteren Material, welches aus Vöslau stammt (Coll. Th. Fuchs, jetzt Samml. d. nat.-hist. Mus. Wien) und zu welchem sich noch 5 Scherenreste aus Sooß (eigene Sammlung) gesellen, einwandfrei hervor. Dieser Befund stimmt gut mit dem Verhalten der heute noch lebenden nächsten Verwandten dieser Kammkrabbe, der *Calappa lophos*

Herbst aus dem Indik und der mediterran-atlantischen *C. granulata* L. (Abb. 10, Fig. 3), die beide sublitorale Formen sind, überein. Auch bei *C. heberti* sind ebenso wie bei den rezenten Vertretern Propodus und Dactylus außerordentlich kräftig und mit mächtig entwickelten Gelenken versehen. Daß diese intermediäre Scherenform für die Zerbrechung von Scaphopoden in Frage kommt, wurde bereits dargelegt. *C. heberti* steht in erwachsenen Exemplaren denen von *C. granulata* L. (Abb. 10, Fig. 3) nicht nach und wird darum für die Zerbrechungen an den großen Scaphopoden des Wiener Beckens [*Dentalium (Fissidentalium) badense*, *Dentalium (Fissidentalium) bouei*, u. a.] in hohem Maße verantwortlich zu machen sein.

Ebensowenig faziesgebunden wie *Calappa* waren die dem heutigen Taschenkrebse verwandten Bogenkrabben *Cancer cf. sismondi* v. Mey. und *C. bittneri* Toulou. Beide haben aus den tortonischen Tegel-, Mergel- und Sandablagerungen des Wiener Beckens zahlreiche Reste geliefert. Von *C. cf. sismondi* liegt u. a. ein prachtvoll erhaltener Propodus von 3,5 cm Länge aus Soob bei Baden in den Sammlungen d. nat.-hist. Mus. Wien, den Glaessner 1924 beschrieben hat, vor. Der mächtige, durch Zähnenreihen gezielte Propodus zeigt klar den Blitzzangentyp. Die Größe der Knackscheren macht es wahrscheinlich, daß ihr Träger als Verfolger auch großer Scaphopodenarten zu betrachten ist. *C. bittneri* besaß viel kleinere Scheren, aber auch sie stehen dem Blitzzangentyp sehr nahe und wir dürfen auch ihn unter die Jäger kleinerer Scaphopodenformen einreihen.

Sichtet man so die Liste der aus dem Torton des Wiener Beckens bisher bekannten Krebse nach dem Bau der Knackscheren und nach ihrer Faziesgebundenheit in gleicher Art weiter, so ergibt sich, daß in erster Linie folgende Arten⁶ als Scaphopodenjäger in Frage kommen:

s *Pterochilus priscus* (Brocc.) Glaess. für Großformen von Scaphopoden

⁶ Die Häufigkeitsangaben in der folgenden Liste beziehen sich auf das Auftreten der Formen auf Schlickböden (Tonen), die Angaben bezüglich der Scaphopodengröße auf erwachsene Exemplare der Krebsarten.

- hh *Calappa heberti* Brocc. für Großformen von Scaphopoden
 s ? *Cancer sismondi* v. Mey. für Großformen von Scaphopoden
 h *Cancer bittneri* Toulou für Kleinformen von Scaphopoden
 s *Pilumnus sp.* für mittelgroße Formen von Scaphopoden

vielleicht auch noch Jugendformen von:

- h *Portunus sp.* für Kleinformen von Scaphopoden
 h *Neptunus granulatus* A. M.-Edw. für Kleinformen von Scaphopoden.

Wie die Untersuchungen von Bachmayer (vgl. dieses Heft) erwiesen haben, wären nunmehr auch Paguriden (als typische Träger des Blitzzangentyps) zu berücksichtigen. Allerdings muß abgewartet werden, ob sie auch in der Scaphopoden-Tegelfazies nachgewiesen werden können. Nach den Beobachtungen an heutigen Paguriden zu schließen, ist dies durchaus möglich.

Von allen Krebsen steht *Calappa heberti* Brocc. schon auf Grund seiner Häufigkeit an erster Stelle, muß doch auch erwogen werden, daß Jugendexemplare dieser Art auch kleine Scaphopoden anfallen und aufbrechen konnten.

Wie sich dieser Vorgang speziell bei den Scaphopoden im einzelnen vollzieht, ist unbekannt. Scheint es doch, daß gegenwärtig die Krebse als Scaphopodenjäger sehr unterschätzt werden. Ich habe in der gesamten mir zugänglichen Scaphopodenliteratur keinen Hinweis auf die Bedeutung der Krebse gefunden. Selbst in einer bei aller Kürze so ausgezeichneten Darstellung der Scaphopodenfauna der Nordsee, wie sie Benthem-Jutting 1926 gab, findet man als Feinde der Scaphopoden wohl Raubschnecken und Raubfische sowie Parasiten genannt — aber keine Krebse.

Welche überragende Bedeutung aber den decapoden Krebsen unter den Feinden der Scaphopoden tatsächlich einzuräumen ist, wird am besten durch einige Zahlen aus dem Torton des Wiener Beckens beleuchtet.

Ich beschränke mich darauf, allein an dem mir von zahlreichen Fundpunkten in großen Mengen vorliegenden *Dentalium (Laevidentalium) jani* Hoern. die Häufigkeit an Exemplaren, die verheilte oder unverheilte Oralrandausbrüche von der oben (S. 305) geschilderten Weise zeigen, in Prozenten aller Exemplare anzugeben.

Vöslau	10,6% Ton	Forchtenau	100% Mehlsand
Sooß	5 % Ton	Jaromerzic	100% Mehlsand
Neudorf	66 % Mergel	Drnowitz	30% Mergel
Lissitz	50 % Mergel	Wiesen	100% Mehlsand
Rudelsdorf	25 % Mergel	Niederleis	75% Mehlsand
Steinabrunn	25 % Mergel		

Diese Zahlen zeigen, daß an zahlreichen Fundorten der Tätigkeit der Krebse eine derartig große Bedeutung zukommt, daß manchmal kaum ein einziges Dentalium aufgefunden werden kann, das nicht einem Krebs früher oder später zum Opfer gefallen wäre. Freilich glückte der Überfall des Räubers nicht immer. Die Scaphopoden können sich tief in ihre Röhre zurückziehen, und wenn der dünne Oralrand durch den Krebs weggebrochen worden war, ohne daß dieser dadurch das Weichtier zu fassen bekam, so ließ er oftmals das angebrochene Gehäuse wieder fahren, sei es, weil er die folgenden dickeren Schalenteile nicht bewältigen konnte oder weil er anderwärts müheloser Nahrung zu erwerben hoffte. Der Röhrenbewohner grub sich dann, als er sich vom Feind befreit fühlte, wieder eiligst in den schützenden dunklen Schlamm des Meeresbodens ein, und während von ihm ein nur wenige Millimeter kurzes Endchen des Apex zu sehen war, regenerierte er den Schalenausbruch und zog weiter seine Bahn durch die nährstoffreichen Schlickböden, bis er nach oft gar nicht langer Zeit wieder von einem Krebs angegriffen wurde und ihm diesmal vielleicht zum Opfer fiel.

Bei der statistischen Bearbeitung der Fundorte sprang die Abhängigkeit der Häufigkeit angebrochener Scaphopodenschalen vom Sediment sofort ins Auge. Man ersieht aus der vorstehenden Tabelle, daß die Zahl der durch Krebse verursachten Schalenausbrüche in rein tonigem Sediment am geringsten (meist unter 10%), in Mehlsanden dagegen am größten (bis 100%) ist. Dieses Verhältnis stimmt genau mit der Häufigkeit der Krebse auf den einzelnen Meeresbodenarten überein. Das Hauptjagdgebiet der weit aus meisten Krebse sind die litoralen Sandgründe, dann folgen die Mergelschlick-Fazies und in großem Abstand die Tonschlammböden. Für die Mehl- und Feinsandfazies ist auch das Mitwirken ausgesprochen litoral Formen nicht auszuschließen. Von ihnen ver-

fügten manche, wie z. B. *Callianassa norica*, über Knackscheren von ausgesprochenem Blitzzangentyp. Diese Häufigkeitsverteilung der Mundrandausbrüche an Scaphopodenschalen darf demnach als Bestätigung dafür angesehen werden, daß die Urheber der Schalenverletzungen tatsächlich Krebse, und zwar in erster Linie Krabben, waren.

Zusammenfassung

Es werden Ausbrüche am Oralrand von Scaphopodenschalen beschrieben. Experimente und Überlegungen erweisen, daß diese Ausbrüche nicht mechanisch durch Meeresströmungen usw. entstanden sein können. Aus der Art der Ausbrüche wird auf Krebse als Urheber geschlossen. Genauere Untersuchung der Brüche erweist eine besondere Scherentechnik, welcher bestimmte Krebscherentypen entsprechen müssen. An Hand dieses Kriteriums und anderer Gesichtspunkte werden aus der Decapodenfauna des Wiener Tortons die als Scaphopodenjäger in Frage kommenden Arten (vorwiegend Krabben) eliminiert. Auf die Frage der Häufigkeit der Schalenausbrüche und der überragenden biologischen Bedeutung der Krebse als Feinde der Scaphopoden wird eingegangen.

Herrn Prof. Dr. F. Trauth und Herrn Dr. O. Kühn von der geologischen Abteilung des naturhistorischen Museums in Wien, welche mir die reichen Sammlungen an Material und Literatur dieser Abteilung zugänglich machten, gehört mein tiefster Dank. Nicht minder bin ich Herrn Professor Dr. R. Strouhal von der zoologischen Abteilung des naturhistorischen Museums in Wien, der mich in Vergleichsmaterial und Literatur seiner Abteilung Einblick nehmen ließ, zu Dank verpflichtet.

Literatur

- Balss, H. 1940. Decapoden in: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Leipzig.
- Bentham-Jutting, T. v. 1926. Scaphopoden in: Grimpe und Wagler, Tierwelt der Nord- und Ostsee, Bd. IX.
- Ehrenberg, K. 1931. Über Lebensspuren von Einsiedlerkrebse. Palaeobiologica, Bd. IV, Wien.

- Glaessner, M. 1924. Über eine miozäne Krabbe und die Brachyurenfauna des Wiener Beckens. Verhandlungen der Geol. B.-Anst. Wien, Nr. VI.
- 1928. Die Decapodenfauna des österreichischen Jungtertiärs. Jahrbuch der Geol. B.-Anst. Wien, Bd. LXXVIII.
- Milne-Edwards et E. L. Bouvier. 1885—1893. Description des Crustacés de la famille des Paguriens, recueillis pendant l'expédition. ("Blake"-reports). Mem. of the museum of comparative zoology at Harvard College, vol. XIV, Cambridge, USA.
- Pesta, O. 1918. Die Decapodenfauna der Adria, Leipzig-Wien.
- Pilsbry and Sharp. 1897/1898. Scaphopoda in: Tyron's manual of Conchology, vol. XVII, Philadelphia.
- Pratje, Stiny. Zusammenstellungen der Untersuchungen beider Autoren über die Abhängigkeit von Korngröße und Wasserströmung. Manuskript, ausgegeben von der Meeresgeol. Forschungsst. Kiel-Kitzeberg als Arbeitsunterlage für die Stationsleiter dieses Institutes (1939).
- Schellenberg, A. 1928. Decapoda, Zehnfüßer in: F. Dahl, Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeressteile, 10. Teil, II, Jena.
- Walther, J. 1910. Die Sedimente der Taubenbank im Golf von Neapel, Anhang zu den Abhandlungen d. k. Preuß. Akad. d. Wiss., Berlin.
-