

# **Fossiele Decapoda:** over garnalen, kreeften en krabben deel I: garnalen en kreeften

door G. Zuidema



Afb. 1. Krab uit de **Familie Portunidae**: *Portunus viai* (Secretan 1971). Ouderdom: Burdigalien (Mioceen, Tertiair); herkomst: Altafulla, Tamarit (Spanje). Ware grootte 8 cm. Collectie B. van Bakel. Tekening: Tobias Prins.

geëvenaard, wordt deze inleiding hier opnieuw gedrukt, uiteraard met toestemming van de schrijver.

## **Systematische plaatsing in het Dierenrijk**

### **Phylum Arthropoda**

De Annelida of Wormen worden beschouwd als de voorouders van de Arthropoda. Annelida zijn al bekend uit het Precambrium.

Op afb. 3 zijn twee primitieve vertegenwoordigers van de Arthropoda weergegeven.

Hier zullen verder de **Crustacea** worden behandeld.

### **Subphylum Crustacea (Cambrium tot recent)**

De Crustacea zijn voornamelijk aquatische, in het water levende dieren. Ze bezitten twee paar antennes en drie paar extremiteiten achter de mond, die gebruikt worden als kaken. Het uitwendige

De Arthropoden of Geleedpotigen zijn de meest succesvolle diergroep op aarde. Alleen al van de klasse Malacostraca, waartoe de krabben, kreeften en garnalen behoren, leven meer dan 18.000 soorten. Waarom een artikel over deze diergroepen, zult u zich wellicht afvragen. Omdat hierover in *Gea* nog nooit een speciaal artikel gepubliceerd is en deze dieren toch tot de verbeelding van velen onder ons spreken. Wie heeft niet eens, tijdens een wandeling langs het strand, het schild van een krab gevonden, of als kind met een schepnet garnalen gevangen? Het schild van deze dieren, hun uitwendig skelet, heeft door zijn stevigheid een goede kans om te fossiliseren. Afb. 1.

Wij denken dat er vooral in oudere collecties vrij veel fossiele overblijfselen van krabben, kreeften en misschien ook garnalen voorkomen en ook nu nog zijn er voldoende mogelijkheden om deze interessante fossielen te vinden. In dit artikel proberen we u te helpen bij de determinatie, alhoewel dit, vooral bij de krabben, niet altijd gemakkelijk is. Verder gaan we in op de systematiek, bouw en levenswijze van deze dieren. We kunnen slechts een kleine greep doen uit het grote aantal soorten dat fossiel wordt gevonden en voor meer informatie verwijzen we u dan ook naar de literatuurlijst, achterin.

Omdat de algemene beschrijving van de Arthropoda, gegeven in "Paleontologie van de Ongewervelden" door dr. P.H. de Buissonjé (*Gea* 1993, nr. 1), niet kan worden

Tabel I. Systematiek van de Arthropoda, voor zover van belang voor krabben, kreeften en garnalen

Phylum	Subphylum	Klasse	Orde	Suborde	Infra-orde
	Trilobitomorpha				
	Chelicerata				
		Branchiopoda			
		Cephalocarida			
		Ostracoda			
		Copepoda			
		Cirripedia			
Arthropoda	Crustacea	Malacostraca	Decapoda (tienpotigen)	Natantia (garnalen) Reptantia	Anomura (o.a. heremietkreeften) Macrura (kreeften) Brachyura (krabben)
	Myriapoda				
	Hexapoda				

## Arthropoda

De gelededpotigen vormen de biologisch meest succesvolle diergroep die we kennen. Ze bezitten het grootste aantal soorten en ook het grootste aantal exemplaren per soort. Ze leven over enorme oppervlakten verspreid, in de meest uiteenlopende milieus, nemen meer voedsel tot zich dan alle andere diersoorten tezamen en hebben door hun **uitwendige skelet** de beste verdediging van alle dieren! Van alle beschreven diersoorten behoort meer dan driekwart tot de Arthropoda.

De lichaamsbouw van de Arthropoda kan ruwweg omschreven worden als een verbetering en specialisatie van de gesegmenteerde, bilateraal symmetrische bouw van de Annelida (gesegmenteerde wormen).

Primitieve Arthropoda bestaan uit een serie gelijkvormige segmenten die ieder weer gelijkvormige aanhangsels dragen. Bij de hoger ontwikkelde Arthropoda is echter vrijwel elk segment iets anders gebouwd dan het voorgaande en heeft dan ook meestal een andere structuur en functie.

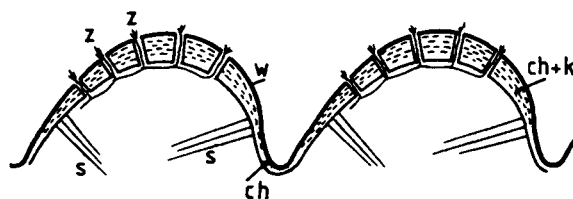
De *cuticula* (opperhuid), die bij de Annelida nog een dun vliesje vormde, is bij de Arthropoda tot een dikke laag ontwikkeld, die een beschermende functie heeft. De buitenoppervlakte van de *cuticula* bestaat uit een dunne, wasachtige laag die de huid "water-proof" maakt. Daaronder bevindt zich een dikkere laag die bestaat uit proteïnen en *chitine*, een buigzame, hoornachtige stof, die aan het uitwendige skelet een grote elasticiteit verleent. Deze flexibele, chitineuze laag is op sommige plaatsen geïmpregneerd met kalkzouten, zoals calciumcarbonaat of calciumfosfaat. Op die plaatsen is het skelet niet meer flexibel, maar juist uitermate stevig.

Aan de binnenzijde van deze verstevigde plaatsen grijpen de spieren aan, waardoor de verstevigde gedeelten, via de niet verstevigde tussenliggende gedeelten, ten opzichte van elkaar kunnen scharnieren, zie afb. 2.

Dit chitineuze uitwendige skelet met de wasachtige buitenste laag beschermt niet alleen tegen water en regen, maar vooral tegen uitdrogen van de inwendig gelegen weke delen. Daarom zijn de Arthropoda zo succesvol als groep, niet alleen in de zee, maar vooral ook op het land en in de lucht.

De *cuticula* vormt niet alleen het verstevigde skelet, maar tevens de kaken, de kauwvlakken, de boor- en tastorganen, de ooglenzen, de looppoten, de klauwen, de zwemorganen, de voortplantingsorganen, de vleugels en talrijke andere organen bij de hooggespecialiseerde insecten.

Bij vele Arthropoda kan het lichaam ruwweg in drie gedeelten



Afb. 2. Schematische doorsnede van de cuticula van twee segmenten van een Arthropode.

ch = chitine, buigzame laag door aanwezigheid van hoornachtige vezels; ch + k = chitine, geïmpregneerd met kalkzouten. Niet buigzaam, hard en stevig; s = spierbundels, die aangrijpen aan de binnenzijde van de niet-buigzame, harde delen; w = wasachtige, dunne buitenlaag, die beschermt tegen invloeden van buitenaf; z = zenuwuiteinden. Deze steken door de harde cuticula vrij naar buiten.

worden onderverdeeld: een kopgedeelte (het *cephalon*), een rompgedeelte (de *thorax*) en een staartgedeelte of achterlichaam (het *abdomen*), dit laatste al of niet met een gespecialiseerd achterste segment, het zgn. *telson*.

Vele Arthropoda vervellen of ondergaan in de loop van hun leven een metamorfose (het kokerjuffertje wordt een libel en de rups een vlinder). Vooral bij de uitgestorven groep van de trilobieten hebben de vervellingsstadia vrijwel dezelfde kansen om te fossiliseren als een dode trilobiet, ze zijn alleen steeds kleiner dan een volwassen exemplaar, omdat de groei, met steeds opnieuw een versteviging van het uitwendige skelet, in trappen plaatsvindt.

Het Phylum Arthropoda kan onderverdeeld worden in een vijftal subphyla:

**Trilobitomorpha:** Een uitgestorven groep van trilobieten en trilobietachtige vormen. Ze bezitten een enkel paar antennes.

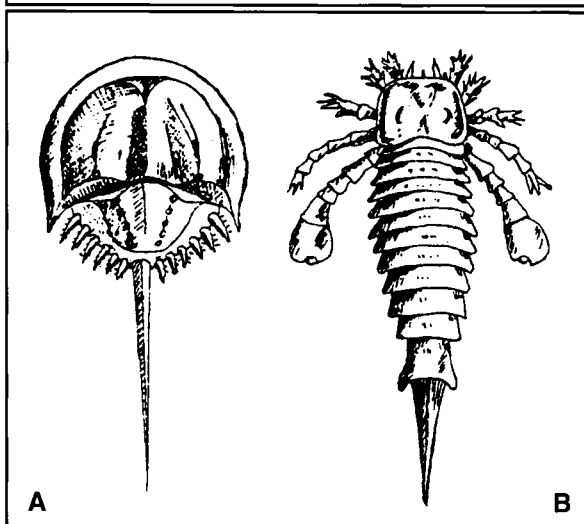
**Chelicerata:** Deze bezitten geen antennes. Ze hebben een enkel paar extremiteiten in de vorm van klauwen vóór de mond.

**Crustacea:** Meestal in het water levende Arthropoda die twee paar antennes bezitten en bij de mond drie paar klauwen, die als kaken dienen.

**Myriapoda:** Deze Arthropoda hebben een langgerekt, wormachtig lichaam, met vele vrijwel identieke segmenten.

**Hexapoda** (insecten): Meestal terrestrische, op het land levende Arthropoda, die veelal vleugels bezitten en drie paar poten hebben.

Dr. P.H. de Buissonjé



Afb. 3. Enkele fossiele Arthropoda: A. *Mesolimulus sp.*; afm. ca. 40 cm. Boven-Jura. Deze is verwant aan de recente *Limulus* of degenkrab. B. *Eurypterus sp.*; afm. ca. 70 cm. Boven-Siluur. Beide voorbeelden behoren tot het subphylum *Chelicerata*

skelet bestaat uit chitine en is soms weer versterkt met calciumcarbonaat of calciumfosfaat. Het lichaam bestaat uit ongeveer 20 segmenten, waarvan sommige samengegroeid zijn tot een kopgedeelte, het *cephalon*, of zelfs tot een *cephalothorax*, waarbij rompsegmenten met het kopgedeelte vergroeid zijn.

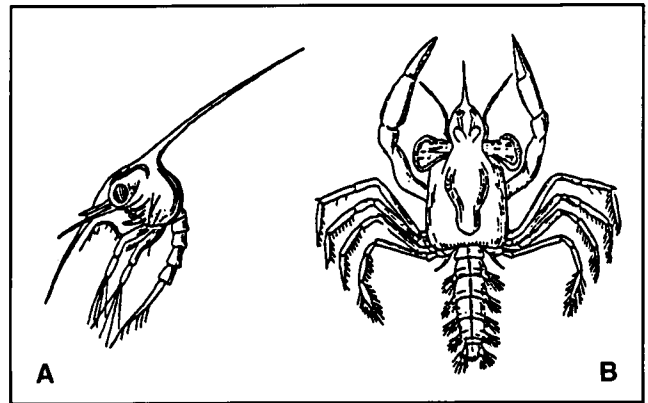
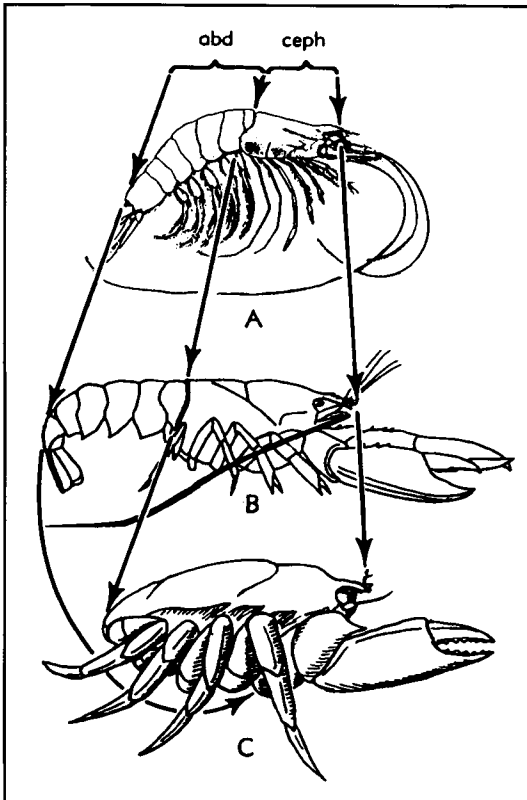
Enkele klassen zijn: **Ostracoda**, **Cirripedia** (met o.a. zeepokken), **Malacostraca**.

Met de Klasse **Malacostraca** zullen we verder gaan.

### Klasse Malacostraca (?Cambrium, Ordovicium tot recent)

Hiertoe behoren alle bekende krabben, kreeften en garnalen. Het lichaam bestaat - ondanks de vaak grote verschillen in uiterlijk - vrijwel steeds uit 20 segmenten: zes in het *cephalon*, acht in de *thorax* en zes in het *abdomen*. Soms is er nog een extra *telson* aan het achterend.

De naam *Malacostraca* betekent "zachte" of "weke schaal" (*malaco* = zacht; *ostracon* = schaal). Dit slaat niet alleen op het stadium tijdens het vervellen, maar tevens op het feit dat vele *Malacostraca* geen verstevigde *cuticula* hebben. In zulke gevallen zijn de kansen op fossilisatie gering.



Afb. 4. Links. Vergelijking van de bouw van de belangrijkste Decapoden. A. een garnaal; B. een kreeft; C. een krab (niet op schaal). abd = abdomen; ceph = cephalothorax. (Naar Treatise, deel R)

Afb. 5. Boven. Planktonische larven van Decapoda: A. zoëa van een krab, met lange kopstekels, ± 2 mm; B. megalopa-stadium van een zwemmende krab, 4 mm. (Naar Treatise, deel R).

## Orde Decapoda (tienpotigen) (Trias tot recent)

Bij de Decapoda zijn cephalon en thorax tot één kopborstschild (*cephalothorax*) vergroeid. Dit vormt aan de voorkant een *rostrum*. Het achterlijf (*abdomen*) is duidelijk herkenbaar. Van de acht borst-pootparen (*thoracoden*-paren) helpen de voorste twee bij de voedselvoorziening (*maxillepeden*), terwijl de resterende zes als looppoten (*pereiopoden*) voor de voortbeweging zorgen en met scharen en klauwen uitgerust kunnen zijn. De vijf paren achterlijfpoten (*pleopoden*) zijn vaak tweedelig en kunnen verschillende functies hebben, zoals zwemmen en broedzorg. Het laatste paar uitsteeksels is tot zogenaamde *uropoden* verbreed en vormt samen met het *telson* een waaiervormige staart. Voor de algemene, vergelijkende bouw van Decapoda zie afb. 4. Krabben onderscheiden zich van kreeften door o.a. sterke verkorting van het rompgedeelte en de afwezigheid van een uitwaaiend staartgedeelte. Hun achterlijfgedeelte past in een hol gedeelte onder de thorax. Juist krabben hebben door hun uit één stuk bestaande, harde schild een redelijke kans op fossilisatie en hun fossielen zijn vanaf de Jura-periode vrij algemeen. Veel geslachten uit het Tertiair zijn verwant aan recente, bijvoorbeeld *Galathea*, *Callinassa*, *Dromia*.

## Levenswijze van Decapoda

Na het uitkomen van het ei maakt een Decapode als vrijzwemmende larve een serie karakteristieke ontwikkelingsfasen door, o.a. als *nauplius*, *cypris*, *zoëa* en *megalopa*, voor hij het planktonische leven opgeeft en zijn volwassen vorm aanneemt. Deze gedaanteverandering noemt men *metamorfose*. Zie afb. 5. De vertegenwoordigers van de Decapoda zoeken actief naar voedsel, waarbij ze gebruik maken van goed ontwikkelde ogen en tastorganen. De bodembewoners zoeken in het substraat of gaan op jacht, om zich na de maaltijd te verstoppen tussen stenen, koralen, enz. Zo leiden deze een min of meer verscholen bestaan. De vertegenwoordigers van kreeften, langoesten en krabben behoren tot de onderorde van de kruipende tienpotigen (**Reptantia**). Wanneer kreeften in nood verkeren kunnen zij zich snel verplaatsen, door op een op zwemmen lijkende manier met hun staart te klappen. De garnalen (**Natantia**) onderscheiden zich van de Reptantia door hun sterk ontwikkelde zwempootjes onder het

achterlijf. Het zijn doorgaans goede zwemmers, hoewel de meeste zich ook lopend kunnen voortbewegen. Enkele soorten bewonen slechts de bovenste waterlagen, zonder ooit de bodem te bezoeken.

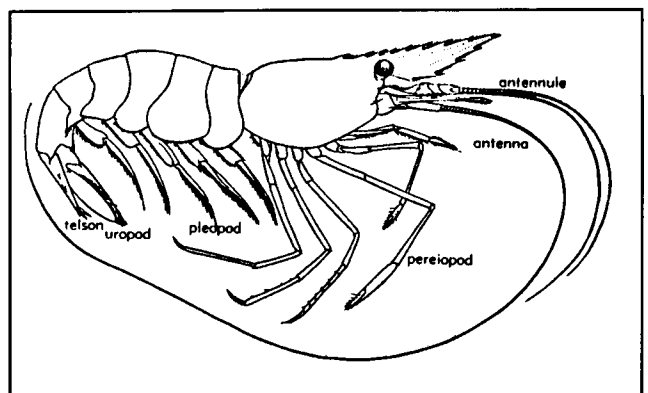
Bij veel soorten Decapoda bestaat een broedzorg. De krabben-vrouwjes dragen de bevruchte eieren in een aparte kuil aan de buikzijde, waarover het abdomen ligt. Dit abdomen kan daartoe breder zijn dan dat van de mannetjes, zie afb. 10. De bevruchte eieren worden actief van zuurstof voorzien.

## Fossilisatiekansen

Van de schaaldieren hebben de krabben, door hun sterke pantser, nog de grootste kans om te fossiliseren. Tijdens hun leven groeien ze enige malen uit hun bepantsering en net als bij hun verre verwanten, de trilobieten, worden deze schilden vrij algemeen gevonden.

Fossiele krabben met extremititeiten zijn echter veel zeldzamer. Ook aan onze huidige kusten is het zo, dat bij dode krabben, door het rollen in de branding, de looppoten, scharen e.d. snel afvallen. Fossiele krabben die nog in het bezit zijn van extremititeiten moeten wel in extreem goede omstandigheden gefossiliseerd zijn, bijvoorbeeld door snelle bedekking met zeer fijn bodemmateriaal in stilstaand water van een lagune, zoals in Solnhofen, of in anaeroob (zuurstofarm) milieu, zoals bij Bundenbach en Holzmaden.

Een mindere kans om te fossiliseren hebben de kreeften. Hun uitwendig skelet is niet zo stevig als dat van de krabben.



Afb. 6. Een recente garnaal : *Palaemon* (naar Treatise, deel R)

## Ter verduidelijking

**abdomen:** achterlijf. Bij krabben tegen onderzijde van de thorax geklapt

**antennen:** tweede paar voelsprietten, meestal langer dan het eerste paar

**antennulen:** eerste paar, kleine voelsprietten

**antero-laterale rand:** bij krabben een rand voor de carapax, links en rechts van de ogen

**apex:** top

**benthisch:** op de bodem levend

**carapax:** rugschild

**cephalon:** kopgedeelte

**cephalothorax:** kopborststuk; ontstaan door vergroeiing van cephalon (kop) en thorax (borststuk)

**cerviale groef:** halfcirkelvormige insnijding, ongeveer halverwege de carapax, die het rugschild in twee ongelijke velden verdeelt. Vooral bij rivierkreeftjes prominent aanwezig.

**chela:** schaar in de vorm van een nijptang

**chelipeden:** schaar dragende looppoten

**chitine:** chemische stof, een van de bouwstoffen van het

pantser.

**chitineus:** zacht, niet verkalkt. Het pantser bestaat gewoonlijk uit chitine en kalk.

**convex:** bol

**dorsaal:** aan de rugzijde gelegen

**extremiteit:** aanhangsel van de lichaamssegmenten. Tot de extremiteiten behoren de monddelen, de pereïopoden, pleopoden en uropoden.

**pereïopoden:** maximaal zes paren in getal. Het voorste paar kan zijn uitgegroeid tot lange "armen" met scharen (chelipeden). De overige pereïopoden zijn over het algemeen looppoten.

**pleopoden:** extremiteiten van het abdomen. Ze hebben o.h.a. een zwemfunctie maar kunnen ook een rol spelen bij de voortplanting.

**thorax:** borststuk

**tuberkel:** knobbel, wrat

**uropoden:** waaivormige aanhangsels (vier in totaal) van het laatste (zesde) segment van het abdomen. Vooral bij garnalen, kreeften, langoesten en rivierkreeftjes sterk ontwikkeld.

**ventraal:** aan de buikzijde gelegen

**zoëa:** larvestadium, vaak met grote stekels om het zweefvermogen te vergroten.

De garnalen, met hun relatief dunne schild, hebben de minste kans als fossiel bewaard te blijven. Toch zijn er ook van deze dieren, vooral in de beroemde *Plattenkalk* rond Solnhofen, veel prachtige exemplaren gevonden. Fossiele overblijfselen van deze diergroep, in concreties gevonden, bezitten vaak nog extremiteiten. Het is de kunst deze vrij te prepareren!

## Onderorde Natantia: GARNALEN

Natantia betekent: zwemmers. Tot deze Natantia behoren de garnalen; deze doen hun naam eer aan en kunnen goed zwemmen. Ze bezitten 10 paar poten en hebben over het algemeen een zacht uitwendig skelet, waardoor ze niet vaak fossiliseren. Hun lichaam is langgerekt en zijdelings iets samengedrukt. Het ene antennenpaar is duidelijk langer dan het andere, dat aan de basis opvallend verdiept ligt. Op het eerste segment van de steel van deze *antennulae* is een duidelijk schulpvormig aanhangsel (*atyllociet*) aanwezig. Het abdomen is altijd duidelijk zichtbaar, het is vaak voorzien van een knik tussen het derde en vierde segment. Het rostrum kan breed tussen de ogen liggen, maar kan bij sommige soorten sterk gereduceerd zijn. Garnalen voeden zich met rottend plantaardig en dierlijk materiaal. Zij zwemmen achteruit en graven zich bij gevaar in het zand in. Zie afb. 6.

Grote fossiele garnalen zijn soms moeilijk te onderscheiden van kleine (zoetwater-) kreeftjes.

### Familie Penaeidae

*Aeger tipularis* (Schlotheim, 1822)

Malm zeta 2b (Tithonien), Boven-Jura Solnhofen, Beieren, Dld.

ware grootte 9 cm

Coll. fam. Dijkman; foto P. Stemvers (afb. 7)

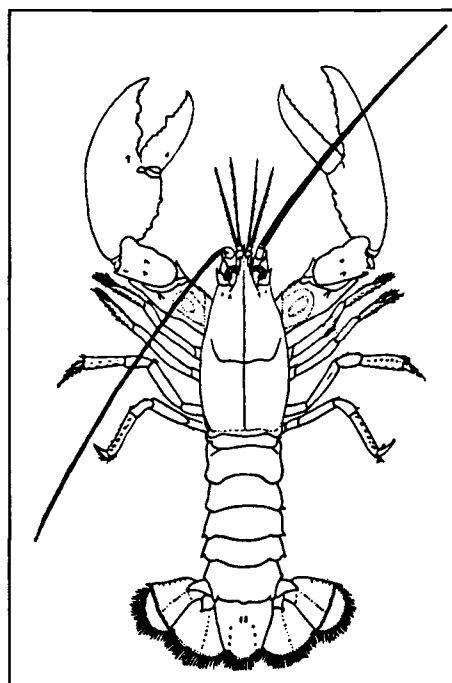
## Onderorde Reptantia

### Infra-orde Macrura: KREEFTEN

De kreeften zijn meestal krachtig gebouwde Reptantia met een vrij grote, iets



Afb. 7.



samengedrukte cephalothorax (kopborststuk). Het vierde paar looppoten is vrijwel even groot als de voorafgaande paren. Het abdomen is goed ontwikkeld en niet omgeslagen tegen de buikzijde van het lichaam; wel bezitten zij een telson (staartstuk). Het rostrum is gereduceerd en het eerste looppotenpaar draagt vaak grote, opvallende scharen of eindigt soms met een klauw. De scharen kunnen ongelijk van grootte zijn. De overige vier borstpotenparen zijn meestal krachtige looppoten, die eveneens van scharen of klauwen voorzien zijn. Het laatste achterpootpaar is meestal verbreed en vormt, samen met het telson, het staartgedeelte, zie afb. 8.

Langoesten vertonen grote overeenkomsten met de hierboven beschreven kreeften, maar de opvallende scharen aan het eerste looppotenpaar ontbreken, evenals de kleinere scharen aan de overige looppoten. De achterlijfsegmenten hebben scherpe stekels.

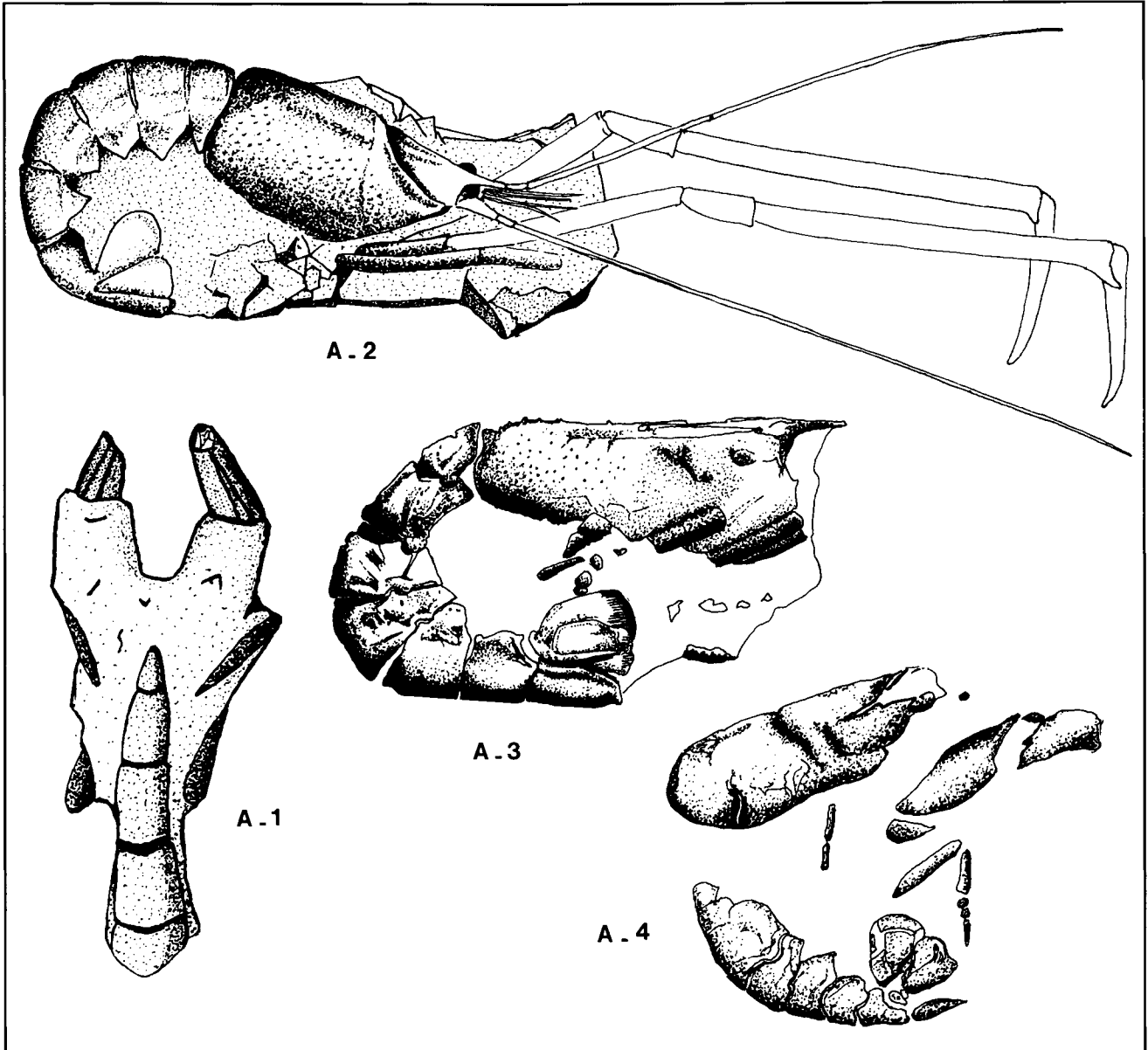
Kreeften bewegen zich hoofdzakelijk lopend op de zeebodem voort. Slechts bij

Afb. 8. Een recente kreeft: *Homarus gammarus* (naar *Treatise*, deel R).

gevaar zwemmen zij, waarbij het achterlijf is ingeklapt. Zij leiden een ietwat verborgen leven tussen stenen en in hopen. Kreeften hebben een hard chitinepantser en maken tijdens de groei een aantal vervellingen door, waarbij de schaal langs de rugkant opensplijt. Het dier heeft tijdens het vervellen een zachte huid en moet zich schuilhouden tot deze hard geworden is.

De echte kreeften zijn te onderscheiden in drie groepen:

1. Zee- en rivierkreeften, met fors lichaam en grote scharen, bijvoorbeeld de Europese zeekeeft (*Homarus gammarus*), afb. 8.
2. Zeekreeften met stekels als verdedigingswapen, bijvoorbeeld de in de Atlantische en Indische Oceaan levende langoest *Palinurus*.
3. Diepzeekeeft, deze zijn blind en hebben slechts oogstelen als overblijfsels van ogen.



## Kreeften

### Familie Thalassinidae

A-1. *Thalassinia anomala* (Herbst 1804) (Mangrove lobster)  
 Holoceen  
 Gun Point, Australië  
 ware grootte 9 cm  
 Deze kreeft wordt vaak in concreties in de "mangrove mud" gevonden; hij wordt op vele fossielenbeurzen aangeboden.

### Familie Mecochiridae

A-2. *Mecochirus rapax* (Harbort)  
 Synoniem: *Meyeria*  
 Valanginien (Onder-Krijt)  
 groeve te Süddendorf, Duitsland  
 ware grootte 8 cm; gecompleteerd naar Treatise, deel R.

### Familie Mecochiridae

A-3. *Mecochirus magnus* (McCoy)  
 Synoniem: *Meyeria*  
 Aptien (Onder-Krijt)  
 Isle of Wight, Engeland  
 ware grootte 8 cm

### Familie Nephropidae

A-4. *Hoploparia* sp.  
 Gault (Albien, Onder-Krijt), P4  
 strand bij Strouanne, Wissant, NW-Frankrijk  
 ware grootte 9 cm

**Familie Nephropidae**

A-5. *Pseudastacus pustulosus* Münster 1839  
Malm zeta 2b (Tithonien, Boven-Jura)  
Solnhofen, Beieren, Dld.  
ware grootte 4 cm  
Coll. G. Zuidema

**Familie Erymidae**

A-6. *Eryon arctiformis* (Schlotheim 1820)  
Malm zeta 2b (Tithonien, Boven-Jura)  
Maxberg bij Solnhofen, Duitsland  
ware grootte 9 cm  
Coll. P.H. de Buissonjé

**Familie Erymidae**

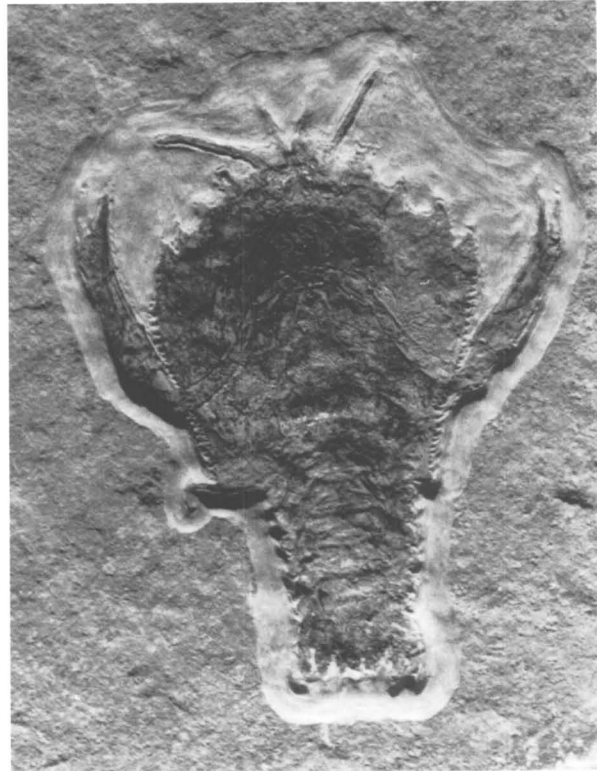
A-7. *Eryma modestiformis* (Schlotheim 1822)  
Malm zeta 2b (Tithonien, Boven-Jura)  
Zandt bij Solnhofen, Duitsland  
ware grootte 3 cm  
Coll. P.H. de Buissonjé

**Familie Erymidae**

A-8. *Palaeastacus fuciformis* (Schlotheim 1822)  
Malm zeta 2b (Tithonien, Boven-Jura)  
Zandt bij Solnhofen, Duitsland  
ware grootte 5 cm  
Coll. P.H. de Buissonjé



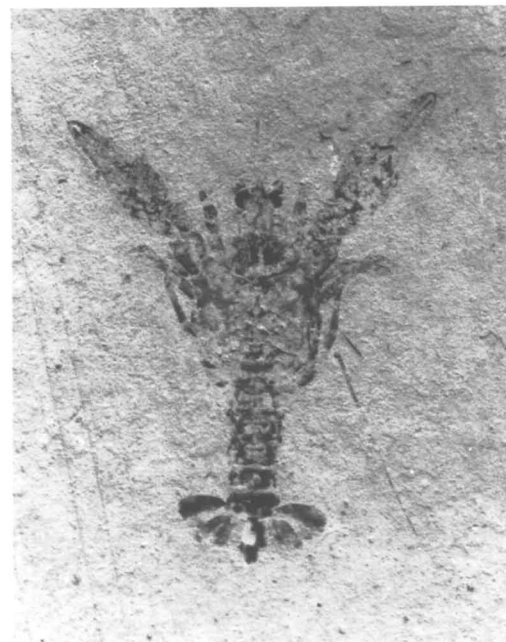
A-5



A-6



A-8



A-7