

Udforskningen af Thylacocephala – en mærkelig gruppe af leddyr

FEDOR A. STEEMAN



Steeman, F.A.: Udforskningen af Thylacocephala – en mærkelig gruppe af leddyr. *Geologisk Tidsskrift*, hæfte 2, pp. 24–28. København, 1999–09–27.

Thylacocephala is a class of arthropods, probably with crustacean affinities, which were first discovered in the early 1980's by three independent groups of researchers. The class Thylacocephala was established in 1985. The other names proposed for this new group, namely Concavicularida and Conchyliocarida, were rendered orders within the class. Later on, a large number of new species were described. In many cases, misidentified fossils turned out to belong to this group, and the same may hold true for a lot of other unidentified fossil arthropods. The occurrence of thylacocephalans ranges from the Silurian to Late Cretaceous. Thylacocephalans have a carapace that encloses the entire body and is notched anteriorly. Three pairs of large, raptorial limbs extend ventrally and postero-ventrally there is a battery of small filamentous limbs. In the anterior notch a large, rounded structure can be found. This feature has been interpreted as a compound eye by most authors, although some consider it to be a 'cephalic sac' covered by 'micro-sclerites'. According to the first view, which is now supported by most data, thylacocephalans were active predators. Key characters for identifying thylacocephalans are given.

Thylacocephala er en klasse af leddyr (Arthropoda), der formodentlig har tilknytning til krebsdyrene (Crustacea). Thylacocephala blev først opdaget i starten af 1980'erne af tre uafhængige forskergrupper. Klassen Thylacocephala blev etableret i 1985. De andre navne som var foreslået for denne gruppe, Concavicularida og Conchyliocarida, blev henført til ordner indenfor klassen. Senere er en lang række af nye arter blevet beskrevet. I mange tilfælde har fejldentificerede fossiler vist sig at tilhøre denne gruppe, hvilket formodentlig også gælder et antal uidentificerede fossile leddyr. Thylacocephalerne optræder fra Silur til Sen Kridt. De har et skjold, der dækker hele kroppen, og som har en indskæring fortil. Ventralt findes tre par store gribelemmer og postero-ventralt er der et antal små, trådformede lemmer. I den forreste indskæring findes en stor, afrundet struktur, som de fleste har tolket som et sammensat øje. Der er dog nogle der betragter denne struktur som en hovedsæk dækket af mikroskæl. Ifølge den førstnævnte tolkning, som nu støttes af de fleste data, var thylacocephaler aktive rovdyr. Nøglekarakterer for identifikation af thylacocephaler gives.

Fedor A. Steeman, Grønnegården 332, 2670 Greve [fsteeman@dds.nl]

Historie

Nye opdagelser er ofte blevet gjort på samme tid af forskellige folk. Evolutionsteorien blev udtænkt omtrent samtidig af Darwin og Wallace, og der er stadig usikkerhed om hvorvidt det var Johannes Gutenberg i Tyskland eller Laurens Janszoon Coster i Nederlandene, der opfandt bogtrykkeriet.

Det samme kan siges om opdagelsen af en ny gruppe af uddøde leddyr (arthropoda), nemlig Thylacocephala,

som blev fundet samtidig af tre uafhængige grupper af forskere i starten af firserne. Tre hold fra henholdsvis Milano, London og Paris fandt alle bemærkelsesværdige karakterer hos et antal af fossile leddyr, som var så unikke, at forskerne var nødt til at oprette nye højere taxa til dem.

Den første beskrevne art var *Ostenocaris cypriformis* fra Jura i Italien, der blev op til 20 cm lang (Arduini *et al.* 1980). Den blev senere refereret til en ny klasse af kredsdyr kaldet Thylacocephala (Pinna *et al.* 1982).

Periode	Genera	Land
Sent Kridt	<i>Protozoea, Pseuderichthus</i>	Libanon
Tidligt Kridt		
Sen Jura	<i>Mayrocaris, Clausocaris</i>	Tyskland
Middel Jura	<i>Dollocaris, Kilianocaris, Paraostenia</i>	Frankrig
Tidlig Jura	<i>Ostenocaris, Rugocaris</i>	Italien
Sen Trias	<i>Clausocaris, Atropicaris, Microcaris</i>	Italien
Middel Trias		
Tidlig Trias	<i>Ankitokazocaris, Ostenocaris</i>	Madagaskar
Perm		
Kultid	<i>Concavicaris, Convexicaris</i>	USA
Sen Devon	<i>Concavicaris, Harrycaris</i>	Australien
Middel Devon		
Tidlig Devon		
Silur	<i>Ainiktozoon</i> ikke nævnet form	Skotland USA

Fig. 1. Stratigrafisk udbredelse af slægter af Thylacocephala.
Stratigraphic occurrence of thylacocephalan genera.

Det blev foreslået at denne nye gruppe måske skulle knyttes til cirripederne (rankefødder, dvs. rurer og langhalse). Uvidende om dette beskrev forskere fra Paris en anden stor art, *Dollocaris ingens* fra Jura i Frankrig (Secretan & Riou 1983) og etablerede klassen Conchyliocarida til dem på grund af dens besynderlige blanding af karakterer (Secretan 1983). I det samme år beskrev Briggs og Rolfe (1983) et antal gådefulde former fra devonske aflejringer i Gogo, Australien, for hvilken de oprettede ordenen Concavicarida. Snart indså man, at de forskellige arter havde så mange karakterer til fælles, at de sandsynligvis bestod af én gruppe, som muligvis skulle placeres i Crustacea. Rolfe (1985) foreslog at navngive klassen Thylacocephala. Thylacocephala indeholder nu ordnerne Concavicarida og Conchyliocarida, og Schram (1990) har udarbejdet formelle beskrivelser for dem.

I de første ca. 10 år efter oprettelsen af denne klasse udkom en række publikationer om thylacocephaler fra de tre forskergrupper. Paolo Arduini fra Milano beskrev flere nye arter der tilhører denne gruppe: *Clausocaris pinnae* (Arduini 1991), *Atropicaris rost-rata* og *Microcaris minuta* (Arduini & Brasca 1984; Arduini 1988) fra Øvre Trias i Italien og *Ankitokazocaris acutirostris* og *Ostenocaris ambatolokobensis* fra Nedre Trias på Madagaskar (Arduini 1990). Sylvie Secretan (1985) fra Paris beskrev *Kilianocaris* og *Paraostenia* fra lokaliteten hvor *Dollocaris* blev fundet. Ian Rolfe diskutererede forskellige tolkninger af deres anatomi og levevis (Rolfe 1985, 1992).

Andre forskere fattede også interesse for gruppen. Amatørforskeren Hermann Polz beskrev flere arter, nemlig *Clausocaris lithographica* (Polz 1989, 1990) og *Mayrocaris bucculata* (Polz 1994) fra Solnhofen-aflejringerne (Sen Jura) og udgav adskillige gode og detaljerede studier af deres anatomi (Polz 1993, 1997).

Mikulic *et al.* (1985) beskrev en ny form fra Nedre Silur, som rykkede gruppens alder længere tilbage i historien (Fig. 1). Tintori *et al.* (1986) beskrev *Rugocaris indunensis* fra Nedre Jura i Italien, og Calzada & Mañé (1993) beskrev den første thylacocephal fra den Iberiske halvø. Gruppen tiltrak også krebsdyr-eksperten Frederick Schrams opmærksomhed, og han beskrev flere nye arter fra Kultidens aflejringerne fra Mazon Creek, USA (Schram 1990). Under hans vejledning er der også forsket i et antal arter fra Libanon (Schram *et al.* in press), som lå og samlede støv på museumshylderne i Berlin, Pars og London. Disse var fejldentificeret som stomatopod larver (Hilgendorf 1885; Dames 1886) eller branchiopoder (Roger 1946). Thylacocephaler er ofte på denne måde blevet beskrevet af folk, der ikke var klar over fossilernes reelle slægtskabsforhold. Et mere bemærkelsesværdigt eksempel er *Ainiktozoon loganense* fra Silur i Skotland, der oprindeligt blev betragtet som en chordat (Ritchie 1985). Fomyligt opdagede Wim van den Bruggen og Frederick Schram, at fossilet var beskrevet med en forkert orientering, og at det faktisk var en kæmpe thylacocephal (van den Bruggen *et al.* 1997). Mindre alvorlige, men lige så typiske fejlbeskrivelser findes af f.eks. *Kilianocaris* og *Dollocaris* (Van Straelen 1923), som blev anset for at hører til Mysidacea (kril).

Det tyder altså på, at mange uidentificerede fossile leddyr, eller fossile leddyr med tvivlsomt taksonomisk tilhørsforhold, måske er thylacocephaler. Udbredt kendskab til denne gruppe vil derfor hjælpe til at en del af disse fossiler vil blive korrekt identificeret, hvilket vil øge vores viden om livets historie.

Morfologi og levevis

Skjoldet er det mest iøjnefaldende hos thylacocephalerne og er ofte den eneste kropsdel der er bevaret fossil. Det relativt lange skjold er tolappet og måske endda delt med et hængsel over ryggen, dvs. toklappet (Polz 1997), og det omkranser hele kroppen, så kun lemmerne og hovedet stikker ud (Fig. 2). Skjoldet er ofte meget tyndt og formodentlig dårligt mineraliseret da dyret levede, og det er kun forstærket med en kam langs mægen. De store gribende lemmer, som stikker ud under skjoldet, er meget karakteristiske. Der er tre par, hvoraf de bageste ofte er de største, og de bøjer fremefter og former derved en slags »gribe og holde-apparat«. Bagtil er der en række af mellem otte og måske op til tyve par lemmer, som ender i trådgigt, åreformede strukturer. Den store variation i antallet af disse lemmer er muligvis ikke reel, men kan skyldes bevaringsforskelle. Hvis begge lemmer af et par ligger forskudt og dermed tælles for to par, er der muligvis kun otte til ti par. De fleste forskere anser de bageste lemmer for at være en form for fremdriftsorgan i vandet. Lemmerne er egentlig forlængelser af skrånstillede, langstrakte lemmebaser under den bageste del af skjoldet. I concaviculariderne fra Gogo (Rolfe & Briggs 1983) er kutikulaen af disse lemme-baser bevaret, hvor man hos de fleste andre arter kun finder fosfatiserede rester af lemmernes muskulatur.

Det mest bizarre ved thylacocephalerne er to usædvanligt store sammensatte øjne, som sidder forrest i en lille indskæring på skjoldet. Den italienske skole anser dog ikke disse strukturer for at være øjne, men har en anden fortolkning (se nedenfor). Skjoldet har hos mange thylacocephal arter ud over den specielle form med en forreste indskæring, også en stor variation af ornament. Nogle former, som *Paraostenia* (Fig. 2), *Kilianocaris*, *Dollocaris* og *Mayrocaris* har et specifikt mønster af små runde strukturer, der blev fortolket af Rolfe (1985) som fotoforer (selvlysende organer), og skjoldet af *Protozoa* og *Pseudereichthus* (Schram *et al.* in press) er fuldstændig dækket af disse. Det er også muligt, at disse strukturer er rester af et sanseorgan (Schram *et al.* in press) homolog til gitterorganer hos cirripeder (Jensen *et al.* 1994), eller at de er rester af afbrækkede torne (Polz 1994). Hos nogle arter finder man enkelte længdegående kamme langs skjoldet. Ofte er hele skjoldet dækket med mikroskopiske furer eller terrasser, som hos *Mayrocaris* og *Concavicularis*, eller tydelige tværgående kamme som hos *Atropicaris*. Den største variation af skjoldet hos denne gruppe er formen. Torne kan forekomme på skjoldets forreste og bageste ender.

I nogle tilfælde er bløddele under skjoldet også bevaret. Otte par lamellære gæller, der meget ligner dem hos decapoder (tibenede krebsdyr), er meget fint bevaret hos *Dollocaris ingens*. Gæller kan nu også med rimelig sikkerhed genkendes hos flere andre arter af thylacocephaler.

Der er dog stadig nogen uenighed angående fortolk-

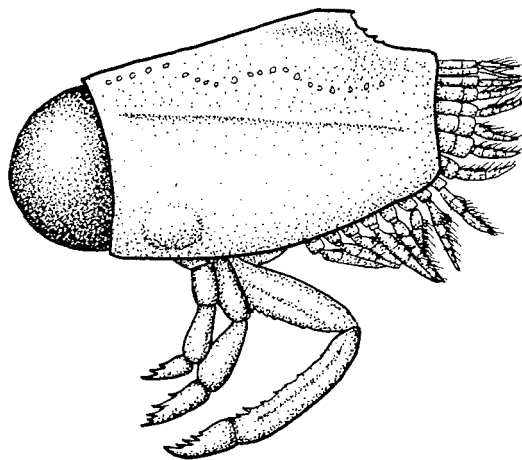


Fig. 2. Rekonstruktion af *Paraostenia voutlensis* Secretan, modificeret efter Rolfe (1985, Fig. 4).

Reconstruction of Paraostenia voutlensis Secretan, modified after Rolfe (1985), Fig. 4.

ningen af det sammensatte øje. Da italienerne først beskrev *Ostenocaris* betragtede de denne store, udbulende struktur fortil som en 'hovedsæk' med mikroskæl, homolog til stilken hos cirripeder, hvorpå der også findes skæl (Pinna *et al.* 1982). Derfor foreslog de at disse dyr var fastsiddende, med denne hovedsæk forankret til substratet. Man forestillede sig at dyret brugte sine tre lange lemmer til at løfte bagenden op for derefter at filtrere vandet ved at skabe en vandstrøm med de åreformede bageste lemmer, omtrent som cirripederne gør det.

Fortolkningen af thylacocephaler som aktive rovdyr blev først fremført af Secretan (1985). Hun fortolkede det forreste, udbulende organ som et par veludviklede, sammensatte øjne, der blev brugt til aktivt at jage bytte. Denne fortolkning er nu accepteret af de fleste forskere, selvom der stadig er delte meninger om, hvorvidt thylacocephalerne var bentiske (bundlevende) eller pelagiske (fritsvømmende) jægere. Tilstedeværelsen af fiskerester i maveindholdet hos *Ostenocaris* fik den italienske skole til at ændre deres syn på thylacocephalernes levevis fra filtrerende organismer til ådselædere (Pinna *et al.* 1985), selvom de stadig mener at den omstridte, forreste struktur ikke er et øje (Alessandrello 1991). Fröhlich *et al.* (1992) så på denne struktur hos *Dollocaris* med elektronmikroskop og fandt, at den havde den typiske lagdelte opbygning, som leddyrs øjne har. Dette understøttede antagelsen om, at thylacocephalerne var jægere med et godt syn. Hvis det er tilfældet, var thylacocephalerne måske leddyrenes primære rovdyr i det marine økosystem i Palæozoikum og Mesozoikum, en rolle som moderne søknælere (Crustacea: Stomatopoda), der er kendt fra Eocen, udfylder i dag.

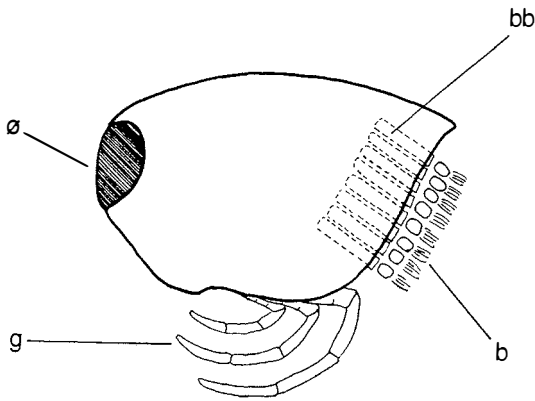


Fig. 3. Diagram over nøglekarakterer til genkendelse af thylacocephaler, med *Concavicaris georgeorum* Schram (1990, Fig. 7) som model. Forkortelser: ø: sammensat øje, g: gribelemmer, b: baglemmer, bb: baglemme baser. Diagram of the key-characters for recognising a thylacocephalan, modelled after *Concavicaris georgeorum* Schram (1990, Fig. 7). Abbreviations: ø: compound eye, g: raptorial limbs, b: posterior limbs, bb: posterior limb-bases.

Diskussion

Udbredt kendskab til thylacocephaler vil måske hjælpe til en bedre forståelse af et stort antal af hidtil ubeskrevne eller fejldentifierede leddyrfossiler. Thylacocephaler kan som oftest genkendes vha. følgende tre diagnostiske karakterer (Fig. 3): Først og fremmest har thylacocephalerne et skjold, der dækker hele kroppen. Der er en indskæring forrest på skjoldet, som

kan være enten lille og dyb hvis der er tale om en concavicarid (Fig. 3), eller relativt stor og lav som hos conchyliocariderne (Fig. 2). Med lidt held er den store, runde struktur (det sammensat øje) bevaret i denne indskæring. Problemet med at bruge indskæringen som nøglekarakter er, at det ikke altid er let at fastslå, hvilken ende der vender fremad, hvis øjet fortil ikke er bevaret. Hvad der nu ses som en indskæring til øjne hos thylacocephalerne, er ofte tidligere fejlagtigt blevet betragtet som en indskæring for bagkroppen. Uden andre karakterer kan et fossilt skjold derfor ikke altid med sikkerhed bestemmes som en thylacocephal. Nogle bestemmer dog visse fossiler til Thylacocephala på fornen af skjoldet, men det kan ikke blive bekræftet med sikkerhed.

En anden nøglekarakter er sekvensen af lemmer: Tre store gribelemmer under kroppen og en mængde små trådformede lemmer bagtil. Den tredje nøglekarakter er de forlængede lemmebaser der hører til de bagerste lemmer. Disse skal være placeret under skjoldet og være mindst dobbelt så lange som brede. De skal være orienteret vinkelret på den bageste kant af skjoldet og dermed være skråtstillet i forhold til kroppens længdeakse (Fig. 3). Hvis to af disse tre nøglekarakterer er tilstede i fossilet, kan man med rimelig sikkerhed henføre det til Thylacocephala. En taxonomisk indeling af Thylacocephala er vist i Fig. 4.

Det er klart, at der stadig skal forskes mere på kendte og formodede thylacocephaler, og at fundet af nye arter kan fortælle mere om thylacocephalernes anatomi og deres slægtskabsforhold.

Tak

En varm tak skal rettes til professor Frederick R. Schram for at have introduceret mig til denne interessante gruppe af arthropoder. Jeg sætter også pris på, at hr. Hermann Polz har givet mig særtryk af hans seneste artikler og på lektor Niels Bondes grundige gennemlæsning af mit manuskript. Jeg er meget taknemlig for cand.scient. Mette Elstrup Rasmussens hjælp med at skrive denne artikel på dansk og for at cand.mag. Margrethe Heidemann Andersen har læst korrektur. Tak til Walther Kegel Christensen for redigering af første udkast af manuskriptet.

Referencer:

- Alessandro A., Arduini P., Pinna G., & Teruzzi G. 1991: New observations on the Thylacocephala (Arthropoda, Crustacea) In: The early evolution of Metazoa and the significance of the problematic taxa, Simonetta, A. M. & Conway Morris, S (eds.); Cambridge.
- Arduini P. 1988: *Microcaris* and *Atropicaris*, two genera of the class Thylacocephala. Atti della Societa italiana di Scienze naturali e del' Museo Civico di Storia Naturale di Milano 129, 159–163.

Klasse: Thylacocephala
Orden: Concavicarida
<i>Ainiktozoon</i>
<i>Concavicaris</i>
<i>Harrycaris</i>
Orden: Conchyliocarida
<i>Ankitokazocaris</i>
<i>Atropicaris</i>
<i>Clausocaris</i>
<i>Convexicaris</i>
<i>Dollocaris</i>
<i>Kilianocaris</i>
<i>Mayrocaris</i>
<i>Microcaris</i>
<i>Ostenocaris</i>
<i>Paraostenia</i>
<i>Protozoa</i>
<i>Pseuderichthus</i>
<i>Rugocaris</i>

Fig. 4. Taxonomisk indeling af Thylacocephala. Taxonomic division of Thylacocephala.

- Arduini P. 1990: Thylacocephala from the Lower Trias of Madagascar. *Atti della Societa italiana di Scienze naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 131, 197–204.
- Arduini P. 1991: *Clausocaris pinnai* n. sp. (Order Clausocarida nov.), thylacocephalan crustacean from the Norian of the Preone Valley (Udine, N. Italy) and morphological considerations on Thylacocephala. *Atti della Societa italiana di Scienze naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 132, 265–272.
- Arduini P. & Brasca A. 1984: *Attopicaris*: Nuovo genere della classe Thylacocephala. *Atti della Societa italiana di Scienze naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 125, 87–93.
- Arduini P., Pinna G., & Teruzzi, G. 1980: An new and unusual lower Jurassic cirriped from Osteno in Lombardy: *Ostenia cypriformis* n.g. n.sp. (Preliminary note). *Atti della Societa italiana di Scienze naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 121, 360–370.
- Briggs, D.E.G. & Rolfe W.D.I. 1983: New Conchycarida (new order: ?Crustacea) from the Upper Devonian of Gogo, Western Australia, and the palaeoecology and affinities of the group. *Special Papers in Paleontology* 30, 249–276.
- Calzada S. & Mañé R. 1993: Primera cita de un Tilacocéfalo (Crustacea) en el Ladininiense español. *Trabajos del Museo Geológico del Seminario* 224, 12–16.
- Dames, W. 1886: Ueber einige Crustaceen aus den Kreideablagerungen des Libanon. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 38, 551–575.
- Fröhlich F., Mayrat A., Riou A., & Secretan S. 1992: Structures rétiniennes phosphatisées dans l'oeil géant de *Dollocaris*, un crustacé fossile. *Annales de Paléontologie (Vertébrates-Invertébrates)* 78, fasc. 4, 193–204.
- Hilgendorf, F. 1885: Ueber cretacische Squilliden-Larven von Libanon. *Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin* 11, 184–185.
- Jensen, P.G., Moysé, J., Høeg, J.T., & Al-Yahya, H., 1994: Comparative SEM studies of lattice organs: Putative sensory structures on the carapace of larvae from Ascothoracida and Cirripedia (Crustacea: Maxillopoda Thecostraca) *Acta Zoologica* 75, 125–142.
- Mikulic D.G., Briggs, D.E.G., & Kluessendorf, J. 1985: A new exceptionally preserved biota from the Lower Silurian of Wisconsin, U.S.A. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 311, 75–85.
- Pinna G., Arduini, P., Pesarini, C., & Teruzzi, G. 1982: Thylacocephala: Una nuova Classe di Crostacei fossili. *Atti della Societa italiana di Scienze naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 123, 469–482.
- Pinna G., Arduini, P., Pesarini, C., & Teruzzi, G. 1985: Some controversial aspects of the morphology and anatomy of *Ostenocaris cypriformis* (Crustacea, Thylacocephala). *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 76, 373–379.
- Polz, H. 1989: *Clausocaris* nom. nov. pro *Clausia* Oppenheim 1888. *Archaeopteryx* 7, 73.
- Polz, H. 1990: *Clausocaris lithographica* (?Crustacea, Thylacocephala). *Archaeopteryx* 8, 93–109.
- Polz, H. 1993: Zur Metamerie von *Clausocaris lithographica* (Thylacocephala, ?Crustacea). *Archaeopteryx* 11, 105–112.
- Polz, H. 1994: *Mayrocaris bucculata* gen. nov. sp. nov. (Thylacocephala, Conchycarida) aus der Solnhofener Plattenkalken. *Archaeopteryx* 12, 35–44.
- Polz, H. 1997: Der carapax von *Mayrocaris bucculata* (Thylacocephala, Conchycarida). *Archaeopteryx* 15, 59–71.
- Ritchie, A. 1985: *Ainiktozoon loganense* Scourfield, a protochordate? from the Silurian of Scotland. *Alcheringa* 9, 117–142.
- Roger, J. 1946: Les invertébrés des couches à poissons du crétacé supérieur du Liban. *Mémoires de la Société Géologique de France N. S.* 51, 1–92.
- Rolfe W.D.I. 1985: Form and Function in Thylacocephala, Conchycarida and Conchycarida (?Crustacea): a problem of interpretation. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 76, 391–399.
- Rolfe, W.D.I. 1992: Not yet proven Crustacea: the Thylacocephala. *Acta Zoologica* 5, 301–304.
- Schram, F.R. 1990: On Mazon Creek Thylacocephala. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 3, 1–16.
- Schram, F.R., Hof, C.H.J. & Steeman, F.A. accepted: Thylacocephala (Arthropoda: ?Crustacea) from the Cretaceous of Lebanon. *Palaeontology*.
- Secretan, S. 1983: Une nouvelle classe fossile dans la super-classe des crustacés: Conchycarida. *Compte Rendu de Séances de l'Academie des Sciences* 296, 437–439.
- Secretan, S. 1985: Conchycarida, a class of fossil crustaceans: relationships to Malacostraca and postulated behaviour. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 76, 381–389.
- Secretan, S. & Riou, B. 1983: Un groupe énigmatique de crustacés: ses représentants du Callovien de la Voulte-sur-Rhône. *Annales de Paléontologie* 69, 59–97.
- Tintori A., Bigi, E., Crugnola, G. & Danini G. 1986: A new Jurassic Thylacocephala *Rugocaris Indunensis* gen.n. sp.n. and its paleoecological significance. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 92, 239–247.
- Van den Bruggen, W., Martill, D.M. & Schram, F.R. 1997: The fossil *Ainiktozoon* is an arthropod. *Nature* 385, 589–590.
- Van Straelen, V. 1923: Les Mysidacés du Callovien de la Voulte-sur-Rhône (Ardèche). *Bulletin de la Société Géologique de France* 23, 431–439.