

Mainzer naturwiss. Archiv	55	S. 37–49	2 Abb., 4 Taf., 1 Tab.	Mainz 2018
---------------------------	----	----------	------------------------	------------

Ein Massenvorkommen syncarider Krebse (Malacostraca) aus dem Rotliegend des Saar-Nahe-Beckens (Rheinland-Pfalz, SW-Deutschland)

MARKUS POSCHMANN, THOMAS SCHINDLER & ORTWIN EMRICH

Kurzfassung

Ein Massenvorkommen des syncariden Krebses *Uronectes fimbriatus* im Rotliegend von Pfeffelbach im Saar-Nahe-Becken wird vorgestellt. Die Fossilassoziatio­n wird aufgelistet und die paläoökologische Situation kurz skizziert. Die große Masse der *Uronectes*-Fossilien repräsentiert wahrscheinlich Häutungshemden eines subadulten Ontogeniestadiums, bei dem ein Geschlechtsdimorphismus noch nicht voll ausgeprägt war. Das Vorkommen stützt die Hypothese, dass der Häutungsvorgang von *Uronectes fimbriatus* synchronisiert ablief um einen Verlust durch Fressfeinde oder durch Kannibalismus möglichst gering zu halten.

Abstract

A mass-occurrence of syncarid crustaceans (Malacostraca) from the Early Permian of the Saar-Nahe Basin (Rhineland-Palatinate, SW Germany)

A mass-occurrence of the syncarid crustacean *Uronectes fimbriatus* from Early Permian (Sakmarian/Artinskian) Rotliegend strata of Pfeffelbach in the Saar-Nahe Basin (Rhineland-Palatinate, SW Germany) is described. The fossil association of this freshwater lake deposit is listed and the palaeoecological situation is briefly discussed. The great bulk of the *Uronectes* fossils probably represent exuviae of a subadult ontogenetic stage in which a sexual dimorphism is not fully expressed. This occurrence supports the hypothesis that moulting in *Uronectes fimbriatus* was synchronized in order to diminish loss by predation or cannibalism.

Key words

Syncarida, *Uronectes*, mass occurrence, moulting, synchronization

1. Einleitung

Die ausschließlich fossil bekannten Krebse der Ordnung Palaeocaridacea BROOKS, 1962a sind in Ablagerungen der permokarbonischen Süßwasserseen weit verbreitet. 1896 erkannte CALMAN die Beziehungen dieser und anderer Krebse zu ihren rezenten Verwandten und vereinigte sie in der von PACKARD (1885) aufgestellten Überordnung Syncarida, die innerhalb der höheren Krebse (Malacostraca) einen sehr ursprünglichen Bauplan zeigen (z. B. DAHL 1983). Rezente Syncarida sind weltweit verbreitet und leben vorwiegend im Süßwasser. Fossile Formen waren schon bekannt, bevor man in Tschechien und in Gebirgsseen auf Tasmanien lebende Exemplare fand (THOMPSON 1893, CAMACHO & VALDECASAS 2008). Schon Mitte des 19. Jahrhunderts beschrieb JORDAN die Art *Uronectes fimbriatus* (JORDAN, 1847) BRONN, 1850 aus den ehemaligen Toneisenstein-Tagebauen bei Rummelbach/Gresaubach in der Nähe von Lebach im Saarland. Die Reste dieser Krebse sind in einigen Lokalitäten des saarpfälzischen Rotliegend häufig und treten immer wieder auch in Grabgemeinschaft mit spinicaudaten Branchiopoden („Conchostraken“) und terrestrischen Arthropoden wie Insekten und Tausendfüßern auf (z. B. HAACK 1927, GUTHÖRL 1934, BOY 1976, UHL 1999, POSCHMANN & SCHINDLER 2004). Oft handelt es sich um deltaisch beeinflusste Ablagerungen flacherer Seen, in einigen Fällen aber auch um die tiefere Profundalfazies (= Tiefwasserzone) großer Seen. Bei vielen Syncariden-Funden sind der Kopfbereich und der vorderste Körperabschnitt mit den entsprechenden Extremitäten relativ schlecht erhalten. Das veranlasste UHL (1999) zu der Annahme, dass es sich bei diesen Fossilien um Exuvien, also Häutungshemden, handeln könnte, die unter Umständen im fossilen Zustand nur schwer als solche zu erkennen und von echten Leichen zu unterscheiden sind. Der Häutungsvorgang wird auch Ecdysis genannt. Alle Gliederfüßer, Fadenwürmer (Nematoden) und eine Reihe weiterer kleiner Tierstämme, die sich während des Wachstums

häuten, werden deshalb zusammenfassend als Ecdysozoa bezeichnet. Letztere umfassen die häufigsten und diversesten Tiergruppen auf unserem Planeten (TELFORD et al. 2008). Einen Überblick über das im Fossilbericht dokumentierte Häutungsverhalten von Arthropoden geben z. B. DALEY & DRAGE (2016). Um einen Verlust durch Fressfeinde während und unmittelbar nach dem Häutungsvorgang in Grenzen zu halten, synchronisieren manche Arten diesen Vorgang – ein Verhalten, das für Arthropoden schon seit dem Kambrium belegt ist (z. B. HAUG et al. 2013) und auch im Hinblick auf die paläozoischen syncariden Krebse diskutiert wurde (UHL 1999, POSCHMANN & UHL 2007). In vorliegendem Beitrag dokumentieren wir ein Massenvorkommen von *Uronectes fimbriatus* aus dem saarpfälzischen Rotliegend, welches wahrscheinlich auf die Synchronisation des Häutungsvorganges in einer Population (oder Teilpopulation) dieser Art zurückzuführen ist, und diskutieren die möglichen Ursachen.

2. Geologischer Rahmen

Schon früher war im Steinbruch Giehl bei Pfeffelbach eine über dem Kuselit anstehende Abfolge aus kontaktmetamorph veränderten, gelben Siltsteinen bekannt geworden, die Pflanzen, Ostracoden, spinicaudate Branchiopoden („Conchostraken“), Syncariden, Insektenflügel, Koprolithen und Fische lieferte (FRANKE 1986). UHL (1999) wies bereits auf ein Massenvorkommen von *Uronectes* in diesem, heute nicht mehr zugänglichen Siltstein hin. Lithostratigrafisch lassen sich diese Sedimente der Körborn-Bank innerhalb des unteren Drittels der Disibodenberg-Formation zuweisen (D1; vgl. SCHINDLER 2007). Biostratigrafisch entspricht das Niveau der *Sysciophlebia* n. sp. B – *Spiloblattina odernheimensis*-Assemblage-Zone, für die ein Sakmarium/Artinskium-Alter anzunehmen ist (BOY et al. 2012, SCHNEIDER & WERNEBURG 2012). Die hier beschriebenen Fossilien stammen aus einer ca. 2 Meter mächtigen Wechselfolge aus Ton-, Silt- und Sandsteinen, die unter blasenreichem Kuselit ansteht und mit ca. 25°

Tabelle 1: Fossilführung des in Abbildung 1 gezeigten Aufschlusses in der Disibodenberg-Formation im Steinbruch Giehl bei Pfeffelbach.

Fossil-Gruppe	Bestimmung	Bemerkung
Pflanzen	cm-lange Achsen, darunter Schachtelhalm und Farn; Samen (<i>Trigonocarpus</i> , <i>Cardiocarpus</i>)	Gümbelit-Erhaltung
Crustacea	spinicaudate Branchiopoden („Conchostraken“) <i>Pseudestheria</i> sp. u. a.	weiße Schalen-Erhaltung, teils in „Nestern“
	Syncaride <i>Uronectes fimbriatus</i>	weiße Schalen-Erhaltung, Massenlagen, selten mit Raubbeinen
Myriapoda	xyloiuloider Tausendfüßer	weiße Erhaltung
Hexapoda	unbestimmter Insektenrest	Gümbelit-Erhaltung
Acanthodii	Stacheln, Schuppen (auch teilentartet)	weiße Erhaltung
Chondrostei	cf. Amblypteridae, glatte Schuppen, 1x Cleithrum	weiße Erhaltung
	cf. Elonichthyidae, skulpturierte Schuppen, Unterkiefer, 1x Clavicula	weiße Erhaltung
Amphibia	Branchiosaurier indet., teilentartet: 2x Wirbelsäule, 1x Vorderteil	weiße Erhaltung
sonstige Vertebraten	Knochen indet.	weiße Erhaltung
Koprolithen		diverse Formtypen: meist flach und ohne Struktur; manche spiralig; manche mit Acanthodier-Schuppen
fragliche Speiballen		Haufen mit glatten und skulpturierten Schuppen, Zähnen, Acanthodier-Resten; manche mit <i>Uronectes</i> -Resten

nach Nordwesten einfällt. Sie gehört damit ins Liegende der Körborn-Bank. Die Proben des fossilführenden dunkelgrauen bis grünlichen Tonsteins wurden anlässlich einer Begehung im November 2009 geborgen, konnten aber erst 2016 aufgearbeitet werden. Eine detaillierte Profilaufnahme war aufgrund der stark mit Haldenmaterial überschütteten Böschung nicht möglich (Abb. 1). Es ließen sich aber folgende Gesteine feststellen: Mehrere bis etwa 10 Zentimeter mächtige Bänke aus dunkelgrauem und braungrauem Mittelsandstein, teils Hellglimmer-führend und im Falle einer bis zu 5 Zentimeter mächtigen Bank mit Belastungsmarken an der Basis (Abb. 2); ein massiger, mehrere Dezimeter mächtiger, kaffeebrauner Mittelsandstein mit Hellglimmer, Pflanzenhäcksel und seltenen Toneisenstein-Konkretionen, und ein bis zu 20 Zentimeter mächtiger ungeschichteter, dunkelgrauer, Hellglimmer-führender Siltstein. Über einer 2,5 Zentimeter mächtigen Lage aus braungrauem Mittelsandstein folgt ein etwa 5

Zentimeter mächtiger, dunkelblau-grauer bis grünlicher, siltiger Tonstein. Letzterer ist weit laminiert bis fein geschichtet, durch den angrenzenden Kuselit kontaktmetamorph überprägt („gefrittet“) und lieferte die in Tabelle 1 aufgelisteten Fossilien.

3. Material und Methode

Im Allgemeinen werden die kleinen, nur wenige Zentimeter großen syncariden Krebse bei der Fossilsuche leicht übersehen, wenn sich ihre Substanz farblich nicht von der Gesteinsmatrix abhebt (GUTHÖRL 1934, BOY 1976). Das von JORDAN (1847) in Toneisensteingeoden entdeckte Material war zuvor im Zuge der Erzgewinnung in den Brennöfen der Fa. Krämer/Lebach stark erhitzt worden (JORDAN & VON MEYER 1854). Dadurch hatte sich die ursprünglich chitinige Substanz weiß verfärbt und war auf dem rötlich-braunen Untergrund gut zu erkennen. Dasselbe Phä-

nomen lässt sich bei fossilhaltigen Sedimentgesteinen beobachten, die durch benachbarte vulkanische Magmen erhitzt wurden. Die Funde aus Pfeffelbach stammen aus solchen, auf natürliche Weise „gerösteten“ Tonsteinen. Die Fossilien wurden mit einer digitalen Spiegelreflexkamera (Canon Eos 600D) und Makroobjektiven (Canon EF-S 60 mm bzw. MP-E 65 mm für höhere Vergrößerung) in polarisiertem Licht fotografiert. Aus mehreren Schichtaufnahmen wurde mit der Software „Combine ZM“ ein Foto mit optimierter Tiefenschärfe errechnet.

4. Beschreibung

Eine Beschreibung der Morphologie von *Uronectes fimbriatus* steht nicht im Fokus des vorliegenden Beitrages (siehe dazu UHL 2002, POSCHMANN & UHL 2007 sowie die dort angegebene Literatur). Dennoch möchten wir darauf hinweisen, dass einige Exemplare aus dem Steinbruch Giehl sehr detailreich erhalten sind und die typischen Merkmale der Art in ganz bemerkenswerter Erhaltung zeigen.

Insbesondere ein unvollständiges Exemplar (Taf. 1, A, B, Taf. 2, B) zeigt im hinteren Körperbereich die Bestachelung der Pleomere und des Telsons, sowie eine auffällige, längliche Struktur, die wir als Chitin-ausgekleideten Enddarm interpretieren, welcher sich in dem ventral am Telson gelegenen Anus nach außen öffnet (vgl. SMITH 1909: S. 531). Ähnliche Strukturen, wobei es sich aber um Sedimentfüllungen des Verdauungstraktes handelt, wurden bei fossilen Syncariden schon häufiger beobachtet (ROLFE 1961, BROOKS 1962b). Darüber hinaus zeigt ein Exemplar bemerkenswerte, längsovale Strukturen an den Außenästen der Uropoden (Taf. 2, A). FRITSCH (1901: Taf. 159, Fig. 7) deutete ähnliche runde Körper an den Uropoden-Innenästen eines ihm vorliegenden *Uronectes* als Sinnesorgane (Otocysten) – eine Deutung, die von späteren Autoren aber stark angezweifelt wurde (HAACK 1927).

Gegenüber der Beschreibung morphologischer Details legen wir hier ein besonderes Augenmerk auf die paläoökologischen Implikationen des Vorkommens im Steinbruch Giehl bei Pfeffelbach. Tafel 3, A zeigt eine



Abb. 1: Aufschlussituation im Steinbruch Giehl bei Pfeffelbach im Jahr 2009. In dem Graben im unteren Bildbereich stehen fossilreiche Tonsteine an.

Schichtfläche mit einer Größe von knapp 13 Quadratzentimetern, auf der sich Reste von weit mehr als 40 *Uronectes*-Exemplaren ausmachen lassen. Hochgerechnet auf einen Quadratmeter entspricht dies rund 31 000 Exemplaren. Eine Einregelung der Fossilien, die auf einen strömungsbedingten Transport und eine Zusammenspülung hindeuten würde, lässt sich nicht feststellen. Das massenhafte Vorkommen von *Uronectes*-Resten ist nicht auf eine Schichtfläche beschränkt, sondern tritt in mehreren unterschiedlichen Laminen auf. Die Erhaltung der Fossilien erweckt den Eindruck, dass alle Exemplare nur schwach sklerotisiert (oder mineralisiert?) waren. Vereinzelt auftretende größere Individuen zeigen dagegen eine deutlich bessere Erhaltung des Exoskeletts (Taf. 3, B, Taf. 4, Taf. 1, A, B). Für 20 Fossilien auf der abgebildeten Schichtfläche (Taf. 3, A) konnte die ungefähre Körperlänge (ohne Antennen) ermittelt werden. Sie liegt zwischen 5,3 und 8,2 Millimetern und beträgt durchschnittlich etwa 7 Millimeter. Ausgewachsene Exemplare von *Uronectes* erreichen eine maximale Größe von 25-30 Millimetern (UHL 2002). Tafel 3, B zeigt einen

Ausschnitt aus einer Schichtfläche mit den Resten zweier größerer und mindestens vier kleinerer Exemplare in Assoziation mit spinicaudaten Branchiopoden (*Pseudestheria* sp.) und dem Rest eines Schachtelhalmes.

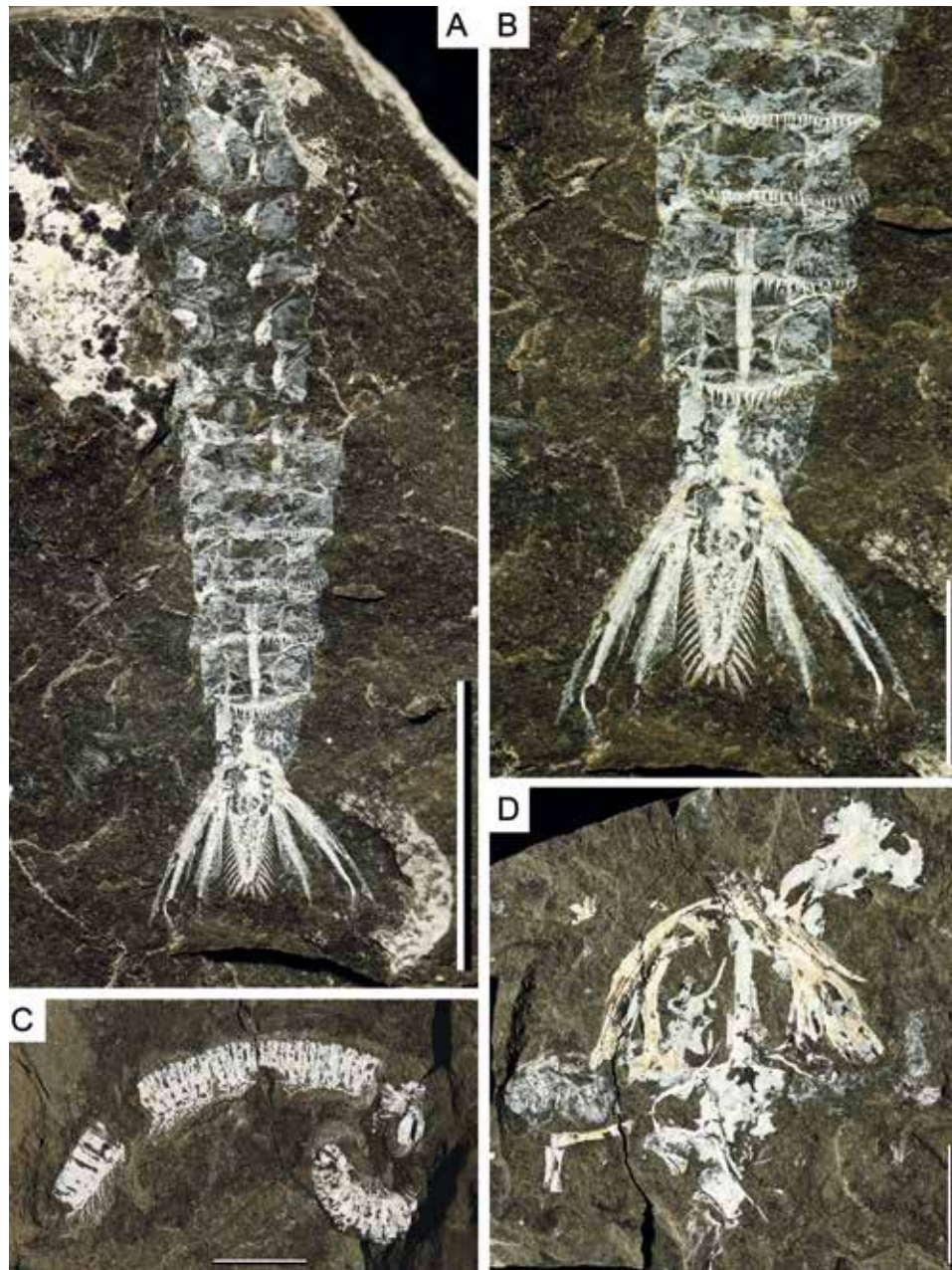
5. Diskussion

5.1. Taxonomie

Die ältesten Syncariden im saarpfälzischen Permokarbon stammen aus Altwasser- bzw. Auenseen des jüngsten Stefanium (Breitenbach-Formation, z. B. BOY et al. 2005, und Remigiusberg-Formation, SCHINDLER & EMRICH 2009). Lange Zeit wurden alle Syncariden-Funde aus dem Saar-Nahe Becken als *Uronectes fimbriatus* bestimmt (vgl. dazu auch WEYER 1981). Seit Mitte der 1990er Jahre durchgeführte Neuuntersuchungen zeigen jedoch, dass mehrere Arten vorliegen, deren Vorkommen offenbar nicht zeitgleich sind (UHL 1996, 1999). Bis heute wurden neben *U. fimbriatus* zwei weitere Syncariden-Arten aus dem Saar-Nahe Becken benannt: *Uronectes palatinus* UHL, 1999



Abb. 2: Belastungsmarken an der Unterseite von Sandsteinbänken.



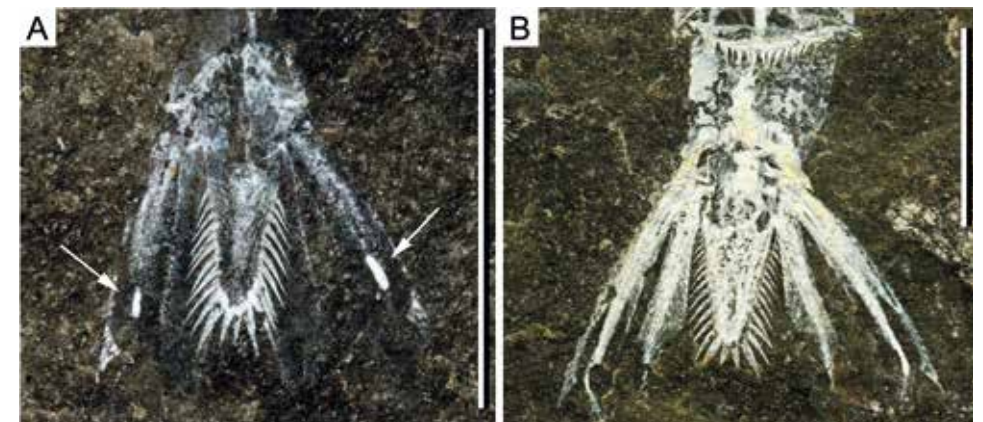
Tafel 1: *Uronectes fimbriatus* und assoziierte Fossilien aus der Disibodenberg-Formation von Pfeffelbach. A: Größeres Exemplar mit Erhaltung der chitinenen Auskleidung des Enddarms und sehr deutlicher Bestachelung der Pleomere und des Telsons. Links oben und rechts unten Koprolithenreste. PWL 2016/5238-LSa. Maßstab entspricht 5 mm. B: Dasselbe Exemplar mit den Details des hinteren Körperbereichs vergrößert. Maßstab entspricht 2 mm. C: Xyloiuolider Myriapode. PWL 2016/5027-LSa. Maßstab entspricht 5 mm. D: Teilartikulierter Schädel und Schulterbereich eines unbestimmten Branchiosauriers. PW 2016/5038-LSa. Maßstab entspricht 5 mm.

und *Spinocaris horribilis* UHL, 1999. Diese beiden Arten sowie der Syncaride sp. S (sensu UHL 1999) treten in älteren Ablagerungen der Meisenheim-Formation (Jeckenbach-Subformation) auf und lassen sich anhand morphologischer Details ihrer Schwanzfächer, also des Telsons und der Uropoden, von *U. fimbriatus* unterscheiden (vgl. POSCHMANN & UHL 2007). Alle bislang sicher als *U. fimbriatus* identifizierten Funde stammen dagegen aus dem höchsten Bereich der Meisenheim-Formation und der Disibodenberg-Formation (UHL 2002, POSCHMANN & SCHINDLER 2004, POSCHMANN & UHL 2007). Diesem stratigraphischen Niveau entspricht auch das hier vorgestellte Vorkommen. Die Morphologie, insbesondere der teils gut erhaltenen Schwanzfächer (Taf. 1, A, B, Taf. 2, Taf. 4), erlaubt die Bestimmung der Fossilien als *Uronectes fimbriatus*. Unterschiede zwischen Individuen sind taphonomisch oder ontogenetisch bedingt, wie beispielsweise die Anzahl der Stacheln am Telson (vgl. Taf. 2, A, B).

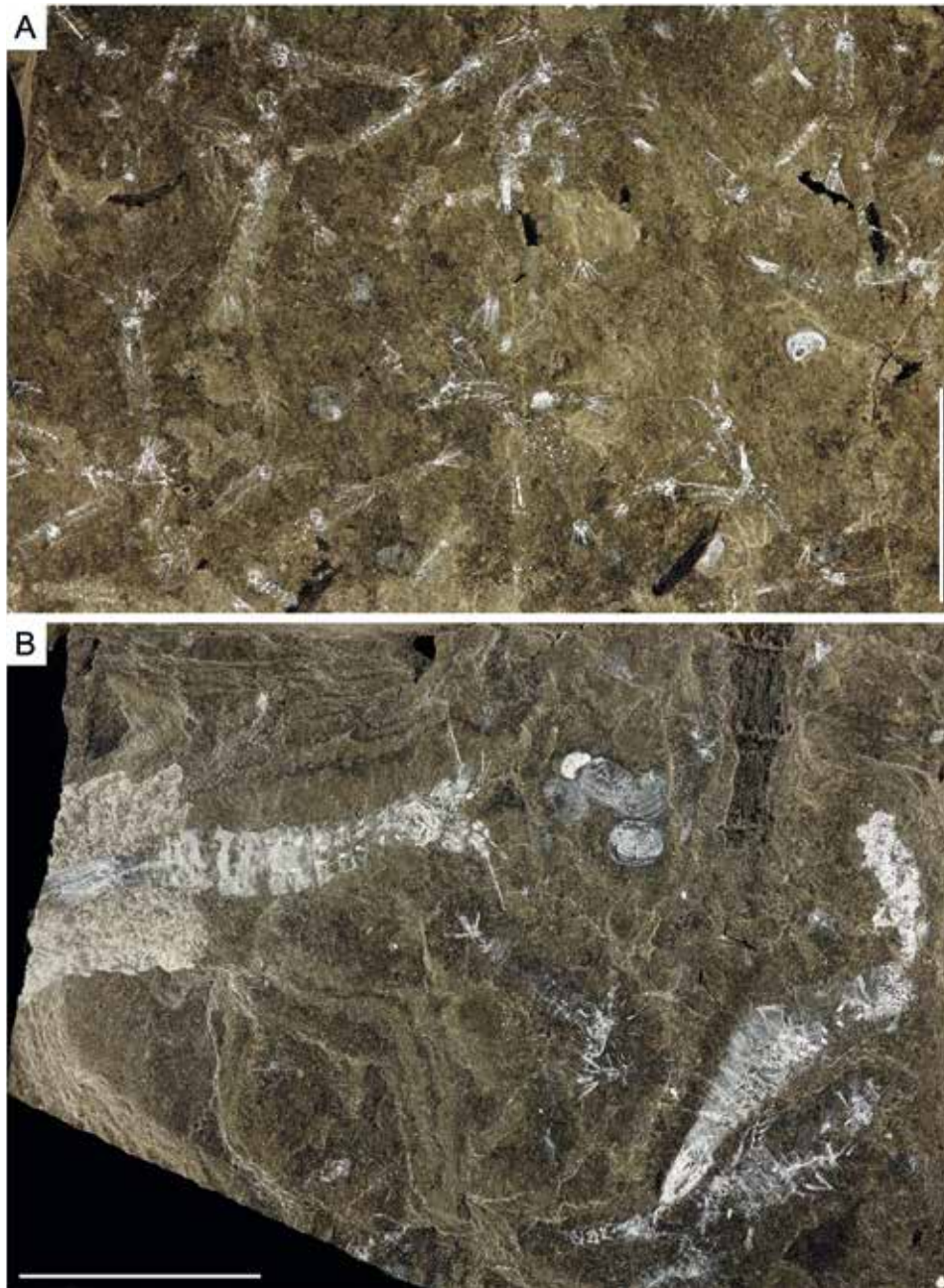
5.2. Ökologie

Rezente Syncariden der Unterordnung Anaspidacea sind mit den fossilen Formen aus dem Saar-Nahe-Becken am ehesten vergleichbar. Sie leben ausschließlich im Süßwasser,

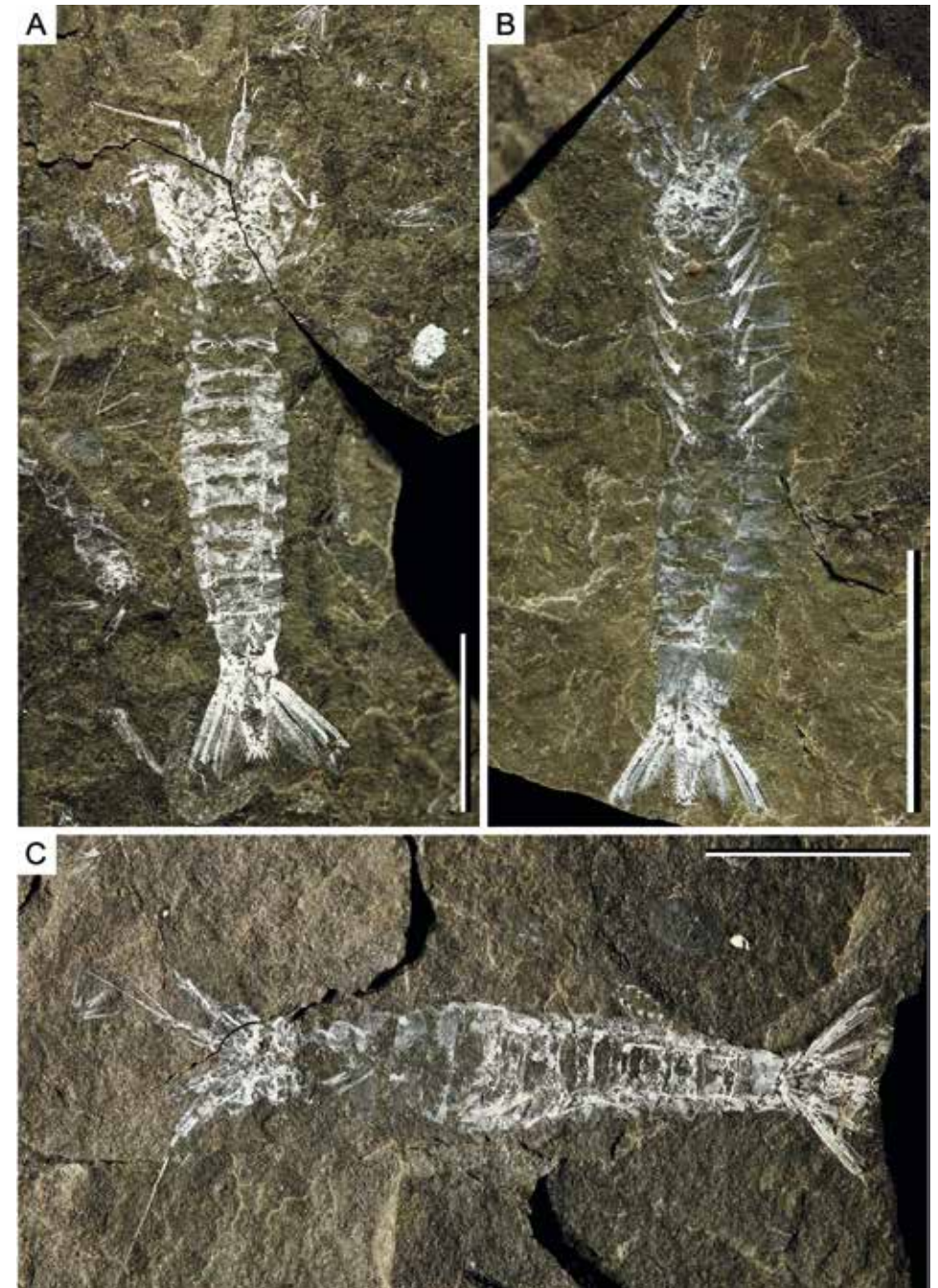
bevorzugen meist konkurrenzarme Reliktareale und pflanzen sich offenbar nur einmal im Jahr fort (SIEWING 1959, WILLIAMS 1965, SCHRAM 1984). *Anaspides tasmaniae* lebt in Flüssen, Seen und Höhlen auf Tasmanien, vorwiegend in größeren Höhen, weshalb er auch als „Gebirgskrebs“ bezeichnet wird (AHYONG 2016). Er ist sehr aktiv, kein besonders guter Schwimmer, klettert bevorzugt auf Wasserpflanzen umher und kann dort in hohen Individuenzahlen auftreten. *Anaspides* ist ein Allesfresser, der sich fakultativ als Filtrierer von Detritus, als Aasfresser oder von lebenden Pflanzen und Tieren ernähren kann. Unter letzteren finden sich auch Würmer, Kaulquappen und geschwächte Exemplare der eigenen Art (z. B. WILLIAMS 1965). *Paranaspides* stellt in Tasmanien eine Nahrungsquelle für Forellen dar (z. B. SMITH 1909, WILLIAMS 1965), und es ist davon auszugehen, dass auch die Fische und Amphibien der Rotliegend-Seen Syncariden nicht verschmähten. Der vorliegende Befund spricht dafür, dass die fossilführenden Sedimente das gut durchlüftete flachere Profundal eines mäßig großen Sees repräsentieren. Der Einfluss eines Deltas macht sich durch siltige und sandige Schüttungen sowie durch den Eintrag terrestrischer Elemente wie Pflanzenreste, einen Insektenrest und einen Myriapoden (Taf. 1, C, Taf. 3, B) bemerkbar. Disartikulierte oder teilartiku-



Tafel 2: Schwanzfächer von *Uronectes fimbriatus* aus der Disibodenberg-Formation von Pfeffelbach. A: Telson eines kleinen Exemplars mit 24 Stacheln. PWL 2017/5150-LS. Man beachte die ovalen Strukturen in den Außenästen der Uropoden (Pfeile) – es könnte sich dabei um Sinnesorgane (Statolithen?) handeln. B: Größeres Telson mit 30 Stacheln. PWL 2016/5238-LSa. Beide Maßstäbe entsprechen 2 mm.



Tafel 3: Schichtflächen mit Resten des Syncariden *Uronectes fimbriatus* aus der Disibodenberg-Formation von Pfeffelbach. A: Schichtfläche mit Resten von mehr als 40 Exemplaren, die wahrscheinlich Exuvien darstellen. PWL 2016/5243-LSa. B: Schichtfläche mit Resten mehrerer kleiner und zweier größerer Exemplare in Assoziation mit einem Schachtelhalm-Rest und spinicaudaten Branchiopoden (*Pseudestheria* sp.). PWL 2016/5241-LSa. Beide Maßstäbe entsprechen 10 mm.



Tafel 4: Größere Individuen von *Uronectes fimbriatus* aus der Disibodenberg-Formation von Pfeffelbach. A: Exemplar mit Resten von „Raubbeinen“. PWL 2016/5026-LSa. B: PWL 2016/5240-LSa. C: PWL 2016/5024-LSa. Alle Maßstäbe entsprechen 5 mm.

lierte Reste von Branchiosauriern (Taf. 1, D) und verschiedenen Fischen wie Acanthodien und Knorpelschmelzschuppen deuten darauf hin, dass diese Tiere eingeschwemmt sein könnten. Möglicherweise besiedelten sie aber auch zeitweise den See selbst, blieben aber auch dann eher selten. Die Spinicaudata und *Uronectes* hielten sich wahrscheinlich bevorzugt in pflanzenreichen Arealen oder im Bereich von driftenden Algenmatten auf. Eine relativ konkurrenzarme Situation oder geringer Prädationsdruck könnten eine erhöhte Individuendichte der Syncariden begünstigt haben.

5.3. Leichen oder Exuvien?

WILLIAMS (1965) analysierte 124 *Anaspides*-Exemplare aus einer Population und fand eine Verteilung auf vier Größenklassen (im Mittel 8, 23, 31, und 38 Millimeter). Aufgrund der Beobachtung, dass die Tiere zwar über das ganze Jahr hinweg Eier ablegen, die neue Generation aber bevorzugt in einem relativ kurzen Zeitfenster schlüpft (HICKMAN 1937), schließt WILLIAMS (1965) darauf, dass die von ihm gefundenen Größenklassen mit einer Generationenfolge korrelieren, also diskrete Ontogeniestadien widerspiegeln. In seiner Probe fallen 80 % der Individuen in die 8 mm-Größenklasse und nur 16 %, 3 % und 1 % der Individuen in die jeweils höhere. Männchen und Weibchen treten dabei in etwa gleicher Häufigkeit auf, allerdings war in der 8 mm-Größenklasse das Geschlecht noch nicht feststellbar und die 38-mm-Größenklasse war nur durch ein weibliches Exemplar belegt. Überträgt man diese Beobachtungen auf unsere Befunde, so kann man folgern, dass die auf der Schichtfläche in Tafel 3, A überlieferten Exemplare alle ein und dasselbe Ontogeniestadium repräsentieren. Wahrscheinlich war in diesem Stadium ein Geschlechtsdimorphismus, der sich in der Ausdifferenzierung der vorderen Thoracopoden zu „Raubbeinen“ bei einem Teil der Individuen (Männchen?) in *Uronectes fimbriatus*-Populationen manifestiert (UHL 1999) noch nicht in vollem Umfang ausgeprägt. Auch der rezente *Anaspides* zeigt einen Geschlechtsdimorphismus, wel-

cher beim Männchen in Modifikationen des inneren Flagellums der ersten Antenne und am Endopoden des ersten Pleopoden zum Ausdruck kommt. Voll ausdifferenziert finden sich diese Merkmale aber erst beim adulten Tier (AHYONG 2016). Die hier abgebildeten größeren, wahrscheinlich stärker sklerotisierten und deshalb besser erhaltenen *Uronectes*-Exemplare mit Körperlängen von rund 12 Millimetern (Taf. 4, B) und 16-17 Millimetern (Taf. 4, A, C) repräsentieren ein oder zwei(?) spätere Ontogeniestadien. Sie sind, der von WILLIAMS (1965) festgestellten Häufigkeitsverteilung entsprechend, selten. Deshalb bringen wir, in Übereinstimmung mit UHL (1999), das Phänomen des Massenauftretens auf einer Schichtfläche mit dem Häutungsvorgang der Tiere in Zusammenhang und schließen uns seiner Hypothese an, dass *Uronectes* in der Lage war, diesen Vorgang innerhalb einer (Teil-)Population zu synchronisieren. Zumindest für decapode Krebse ist wahrscheinlich, dass Häutungshemden einen Großteil der überlieferten Fossilien ausmachen (GLAESSNER 1929). Dass es sich bei den *Uronectes*-Fossilien von Pfeffelbach tatsächlich um Exuvien handelt, kann derzeit nicht eindeutig bewiesen werden (vgl. z. B. BISHOP 1986). Das massenhafte Auftreten von ganz überwiegend einem Ontogeniestadium, die meist „schattenhafte“ Erhaltung, wobei der vordere Körperbereich oft etwas gestört oder unvollständig erscheint (vgl. auch UHL 2002), sprechen dafür, dass hier Häutungshemden überliefert sind. Auch das Exemplar, dessen chitinige Auskleidung des Enddarms erhalten ist (Taf. 1, A, B), muss nicht unbedingt eine Leiche sein, da dieser Bereich des Darms mitgehäutet wird. Betrachtet man den Vorderkörper, drängt sich vielmehr auch hier der Eindruck auf, dass der dorsale Bereich der Thoracomere gar nicht überliefert ist, was als Hinweis darauf gewertet werden kann, dass tatsächlich eine Exuvie vorliegt. Eine andere Erklärung wäre ein Massensterben. Wir sehen aber keine Hinweise, die ein solches Szenario untermauern würden, weder im Hinblick auf die Sedimentologie noch das andere Organismen in auffallender Weise davon betroffen gewesen wären.

5.4. Mögliche Ursachen für ein Massenauf-treten von Exuvien

Das monospezifische Massenauf-treten von Exuvien auf einzelnen Schichtflächen legt die Annahme nahe, dass der Häutungsvorgang innerhalb der Population, oder zumindest eines Teiles derselben, synchronisiert ablief. Der Stimulus für ein solches Verhalten kann entweder auf externe abiotische Faktoren, z. B. Mond- oder Sonnenzyklen, oder biotische Faktoren, z. B. Phytoplanktonblüten, zurückgehen. Letzteres wurde auch als ausschlaggebender Faktor für synchronisiertes Häutungsverhalten beim Krill erkannt (TARLING & CUZIN-ROUDY 2003). Andererseits kann die Synchronisation auch auf visueller oder chemischer Kommunikation über Pheromone zwischen Individuen beruhen (HAUG et al. 2013). Wie die mögliche Synchronisation der Häutung bei *Uronectes* gesteuert wurde bleibt aber vorerst unbekannt.

Andererseits stellt sich die Frage nach dem Sinn und Zweck der Synchronisation der Häutung. Ein oft unmittelbarer Zusammenhang von hormonell gesteuerter, synchronisierter Häutung und Fortpflanzung ist für viele Crustaceen belegt (z. B. RAVIV et al. 2008) und kann unter Umständen einen Verlust durch Fressfeinde verringern (vgl. IMS 1990). Die große Masse der Exuvien stammt im vorliegenden Fall von wahrscheinlich noch nicht geschlechtsreifen Tieren. Das spricht gegen eine Kopplung des Häutungsvorganges mit dem Fortpflanzungsverhalten. Von dem Gebirgskrebs *Anaspides* wissen wir, dass sich insbesondere adulte Tiere räuberisch ernähren können (WALLIS & MACMILLAN 1998) und, nach Angaben von WILLIAMS (1965), auch Kannibalismus vorkommt. Wenn wir ein ähnliches Verhalten für *Uronectes* annehmen, ergibt sich ein weiterer Erklärungsansatz für den vorgestellten Befund. Die Synchronisation der Häutung trägt dazu bei, dass die Individuen der (Teil-)Population weitgehend die gleiche Größe haben. Das wiederum reduziert einen Verlust durch potentiellen Kannibalismus. Dieser Zusammenhang wurde für kolonial organisierte Spinnen diskutiert (KIM 2001) und später auch für Massenvorkom-

men von stomatopoden Krebsen im Karbon von Hagen-Vorhalle (SCHÖLLMANN 2004) als mögliche Erklärung ins Feld geführt (HAUG et al. 2013). SCHÄFER (1962: 488-489) diskutiert ebenfalls Kannibalismus bei höheren Krebsen und die daraus resultierenden Folgen für das Häutungsverhalten dieser Tiere. Er geht davon aus, dass die Häutung „in der Einsamkeit“ abläuft und Ansammlungen von Häutungshemden immer auf passive Verdriftung zurückgehen. SCHÄFER (1962) machte seine Beobachtungen im marinen Bereich der Nordsee und seine Schlussfolgerungen lassen sich mit unserem Befund nicht vereinbaren. Wir gehen davon aus, dass sich das Häutungsverhalten von *Uronectes* in den Rotliegend-Süßwasserseen von dem marinen Malacostraken stark unterscheidet. Künftige Beobachtungen zum Häutungsverhalten der rezenten Anaspidacea können wichtige Anhaltspunkte für die Interpretation des Verhaltens der Palaeocaridacea beitragen.

6. Danksagung

Wir danken Sabine TREPTOW (Waldesch) und Dr. Carsten RENKER (Mainz) für das kritische Lesen des Textes. Alan HADLEY programmiert und stellt „Stacking-Software“ kostenlos im Internet bereit.

7. Literatur

- AHYONG, S. T. (2016): The Tasmanian mountain shrimps, *Anaspides* Thomson, 1894 (Crustacea, Syncarida, Anaspididae). – Records of the Australian Museum 68: 313-364. Sydney.
- BISHOP, G. A. (1986): Taphonomy of the North American decapods. – Journal of Crustacean Biology 6: 326-355. Leiden.
- BOY, J. A. (1976): Überblick über die Fauna des saarpfälzischen Rotliegenden (Unter-Perm). – Mainzer geowissenschaftliche Mitteilungen 5: 13-85. Mainz.
- BOY, J. A., HANEKE, J. & LORENZ, V. (2005): Oberkarbon und Rotliegend des Saar-Nahe-Beckens. – 82-120. In: LANDESAMT FÜR GEOLOGIE UND BERGBAU RHEINLAND-PFALZ (Hrsg.): Geologie von Rheinland-Pfalz. 400 S., Schweizerbart. Stuttgart.
- BOY, J. A., HANEKE, J., KOWALCZYK, G., LORENZ, V., SCHINDLER, T., STOLLHOFEN, H. & THUM, H. (2012): Rotliegend im Saar-Nahe-Becken, am Taunus-Süd-

- rand und im nördlichen Oberrheingraben. – 254-277. In: DEUTSCHE STRATIGRAPHISCHE KOMMISSION (Hrsg.): Stratigraphie von Deutschland X. Rotliegend. Teil I: Innervariscische Becken. – Schriftenreihe der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften **61**: 882 S., Hannover.
- BRONN, H. G. (1850): Über *Gampsonyx fimbriatus* JORDAN aus der Steinkohlen-Formation von Saarbrücken und vom Murg-Thal. – Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie und Petrefaktenkunde **1850**: 575-583. Stuttgart.
- BROOKS, H. K. (1962a): On the fossil Anaspidacea, with a revision of the classification of the Syncarida. – Crustaceana **4**: 229-242. Leiden.
- BROOKS, H. K. (1962b): The Paleozoic Eumalacostraca of North America. – Bulletins of American Paleontology **44** (202): 163-338. Ithaca, NY.
- CALMAN, W. T. (1896): On the genus *Anaspides* and its affinities with certain fossil Crustacea. – Transactions of the Royal Society of Edinburgh **38**: 787-802. Edinburgh.
- CAMACHO, A. I. & VALDECASAS, A. G. (2008): Global diversity of syncarids (Syncarida; Crustacea) in freshwater. – Hydrobiologia **595**: 257-266. Dordrecht.
- DAHL, E. (1983): Malacostracan phylogeny and evolution. – 189-212. In: SCHRAM, F. R. (ed.): Crustacean Issues 1. Crustacean phylogeny. 372 pp., A. A. Balkema Press. Rotterdam.
- DALEY, A. C. & DRAGE, H. B. (2016): The fossil record of ecdysis, and trends in the moulting behavior of trilobites. – Arthropod Structure & Development **45**: 71-96. Amsterdam.
- FRANKE, W. (1986): Bestandsaufnahme der fossilen Flora und Fauna des Rotliegenden in den Sammlungen von Rheinland-Pfalz. – Mainzer Naturwissenschaftliches Archiv **24**: 1-86. Mainz.
- FRITSCH, A. (1901): Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens, Band 4. 101 S., 33 Taf., Selbstverlag. Prag.
- GLAESSNER, M. (1929): Zur Kenntnis der Häutung bei fossilen Krebsen. – Palaeobiologica **2**: 46-57. Wien.
- GUTHÖRL, P. (1934): Die Arthropoden aus dem Carbon und Perm des Saar-Nahe-Pfalz-Gebietes. – Abhandlungen der preußischen geologischen Landesanstalt, N. F. **164**: 1-219. Berlin.
- HAACK, W. (1927): Zur Kenntnis des Syncariden *Uronectes (Gampsonyx) fimbriatus* JORDAN aus dem Rotliegenden. – Jahrbuch der preußischen geologischen Landesanstalt **48**: 773-785. Berlin.
- HAUG, J. T., CARON, J.-B. & HAUG, C. (2013): Demeology in the Cambrian: synchronized molting in arthropods from the Burgess Shale. – BMC Biology **11**: 64: 10 pp. Berlin.
- HICKMAN, V. V. (1937): The embryology of the syncarid crustacean, *Anaspides tasmaniae*. – Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania **1936**: 1-35, 13 pls. Hobart Town.
- IMS, R. A. (1990): The ecology and evolution of reproductive synchrony. – Trends in Ecology and Evolution **5** (5): 135-140. Amsterdam.
- JORDAN, H. (1847): Entdeckung fossiler Crustaceen im Saarbrücken'schen Steinkohlengraben. – Verhandlungen des naturhistorischen Vereins der preußischen Rheinlande und Westfalens **4**: 89-92. Bonn.
- JORDAN, H. & VON MEYER, H. (1854): Über die Crustaceen der Steinkohlenformation von Saarbrücken. – Palaeontographica **4**: 1-15, 2 Taf. Stuttgart.
- KIM, K. W. (2001): Social facilitation of synchronized molting behavior in the spider *Amaurobius ferox* (Araneae, Amaurobiidae). – Journal of Insect Behavior **14**: 401-409. Dordrecht.
- PACKARD, A. S. (1885): The Syncarida, a group of Carboniferous Crustacea. – American Naturalist **19**: 700-703. Chicago, Ill.
- POSCHMANN, M. & SCHINDLER, T. (2004): Sitters and Grügelborn, two important Fossil-Lagerstätten in the Rotliegend (?Late Carboniferous – Early Permian) of the Saar-Nahe Basin (SW-Germany), with the description of a new palaeoniscoid (Osteichthyes, Actinopterygii). – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen **232**: 283-314. Stuttgart.
- POSCHMANN, M. & UHL, D. (2007): Syncaride Krebse – Im Häutungshemd mit Fransenlook. – 164-168. In: SCHINDLER, T. & HEIDTKE, U. H. J. (Hrsg.): Kohlesümpfe, Seen und Halbwüsten. Dokumente einer rund 300 Millionen Jahre alten Lebewelt zwischen Saarbrücken und Mainz. – POLLICHIA Sonderveröffentlichung **10**: 316 S., Bad Dürkheim.
- RAVIV, S., PARNES, S. & SAGI, A. (2008): Coordination of reproduction and molt in decapods, 365-390. – In: MENTE, E. & ENFIELD, M.E. (eds.): Reproductive biology of crustaceans: case studies of decapod crustaceans. 549 pp., Science Publishers. New Hampshire, CT.
- ROLFE, W. D. I. (1961): A syncarid crustacean from the Keele Beds (Stephanian) of Warwickshire. – Palaeontology **4**: 546-551.
- SCHÄFER, W. (1962): Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee. 666 S., Verlag Waldemar Kramer. Frankfurt a. M.
- SCHINDLER, T. (2007): Geologie, Stratigraphie und Genese des permokarbonischen Saar-Nahe-Beckens. – 4-37. In: SCHINDLER, T. & HEIDTKE, U. H. J. (Hrsg.): Kohlesümpfe, Seen und Halbwüsten. Dokumente einer rund 300 Millionen Jahre alten Lebewelt zwischen Saarbrücken und Mainz. – POLLICHIA Sonderveröffentlichung **10**: 316 S., Bad Dürkheim.
- SCHINDLER, T. & EMRICH, O. (2009): Ein Krebsfund aus der Remigiusberg-Formation. – Pollichia-Kurier **25** (1): 23. Bad Dürkheim.
- SCHNEIDER, J. W. & WERNEBURG, R. (2012): Biostratigraphie des Rotliegenden mit Insekten und Amphibien. – 110-142. In: DEUTSCHE STRATIGRAPHISCHE KOMMISSION (Hrsg.): Stratigraphie von Deutschland X. Rotliegend. Teil I: Innervariscische Becken. – Schriftenreihe der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften **61**: 882 S., Hannover.
- SCHÖLLMANN, L. (2004): Archaeostomatopodea (Malacostraca, Hoplocarida) aus dem Namur B (höheres Marsdenium, Karbon) von Hagen-Vorhalle (NRW, Deutschland) und eine Neudefinition einiger Arten der Familie Tyrannophontidae. – Geologie und Paläontologie in Westfalen **62**: 111-141. Münster.
- SCHRAM, F. R. (1984): Fossil Syncarida. – Transactions of the San Diego Society of Natural History **20** (13): 189-246. San Diego.
- SIEWING, R. (1959): Syncarida. In: GRUNER, H. E. (Hrsg.): Dr. H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 5. Band, 1. Abt., 4. Buch, 2. Teil. 121 S., Geest & Portig. Leipzig.
- SMITH, G. W. (1909): On the Anaspidacea, living and fossil. – Quarterly Journal of Microscopical Science **53**: 489-578, 2 pls. London.
- TARLING, G. A. & COUZIN-ROUDY, J. (2003): Synchronization in the molting and spawning activity of northern krill (*Meganyctiphanes norvegica*) and its effect on recruitment. – Limnology and Oceanography **48**: 2020-2033. Oxford.
- TELFORD, M. J., BOURLAT, S. J., ECONOMOU, A., PAPILON, D. & ROTA-STABELLI, O. (2008): The evolution of the Ecdysozoa. – Philosophical Transactions of the Royal Society B **363**: 1529-1537. London.
- THOMPSON, G. M. (1893): Notes on Tasmanian Crustacea, with descriptions of new species. – Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania **1892**: 45-76. Hobart Town.
- UHL, D. (1996): Zur Problematik der Gattung *Uronectes* (Malacostraca, Syncarida) aus dem Rotliegenden (? Ober-Karbon – Unter-Perm) des Saar-Nahe-Bekens (SW-Deutschland). – 66. Jahrestagung der Paläontologischen Gesellschaft, Vorträge und Poster. Terra Nostra **6/96**: 130. Köln.
- UHL, D. (1999): Syncarids (Crustacea, Malacostraca) from the Stephanian D (Upper Carboniferous) of the Saar-Nahe-Basin (SW-Germany). – Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte **1999** (11): 679-697. Stuttgart.
- UHL, D. (2002): *Uronectes fimbriatus* JORDAN (Syncarida, Malacostraca) aus dem Rotliegend (Ober-Karbon – Unter-Perm) des Saar-Nahe-Beckens (SW-Deutschland). – Mitteilungen der Pollichia **89**: 43-56. Bad Dürkheim.
- WALLIS, E. J. & MACMILLAN, D. L. (1998): Foregut morphology and feeding strategies in the syncarid malacostracan *Anaspides tasmaniae*: correlating structure and function. – Journal of Crustacean Biology **18**: 279-289. Leiden.
- WEYER, D. (1981): Syncarida-Funde (Crustacea) im Rotliegenden der nördlichen DDR. – Zeitschrift für geologische Wissenschaften **9**: 863-869. Berlin.
- WILLIAMS, W. D. (1965): Ecological notes on Tasmanian Syncarida (Crustacea: Malacostraca), with a description of a new species of *Anaspides*. – Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie **50**: 95-126. Berlin.

Anschriften der Verfasser

Markus Poschmann & Dr. Thomas Schindler
 Generaldirektion Kulturelles Erbe RLP
 Direktion Landesarchäologie/Erdgeschichte
 Niederberger Höhe 1
 D-56077 Koblenz
 E-Mail: markus.poschmann@gdke.rlp.de;
 thomas.schindler@gdke.rlp.de

Prof. i. R. Dr. Ortwin Emrich
 Ochsenbachstr. 24
 D-66879 Kottweiler-Schwanden
 E-Mail: O.Emrich@gmx.de

Manuskript eingegangen: 14.03.2018

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mainzer naturwissenschaftliches Archiv](#)

Jahr/Year: 2018

Band/Volume: [55](#)

Autor(en)/Author(s): Poschmann Markus J., Schindler Thomas, Emrich Ortwin

Artikel/Article: [Ein Massenvorkommen syncarider Krebse \(Malacostraca\) aus dem Rotliegend des Saar-Nahe-Beckens \(Rheinland-Pfalz, SW-Deutschland\) 37-49](#)