

Lebensspuren von *Upogebia operculata* (Crustacea, Decapoda) in karibischen Steinkorallen (Madreporaria, Anthozoa)

Lebensspuren of *Upogebia operculata* (Crustacea, Decapoda) in Caribbean stone corals
(Madreporaria, Anthozoa)*

von

Karl KLEEMANN, Wien**

KLEEMANN, K. 1984. Lebensspuren von *Upogebia operculata* (Crustacea, Decapoda) in karibischen Steinkorallen (Madreporaria, Anthozoa). – Beitr. Paläont. Österr. 11: 35–57, Wien.

Z u s a m m e n f a s s u n g Der thalassinide Krebs *Upogebia operculata* SCHMITT (1924) bewohnt massige Steinkorallenarten in verschiedenen Riffbereichen von St. Croix, U. S. Jungferninseln, in der Karibik. Die Tiere und insbesondere ihre Lebensspuren werden erstmals abgebildet. Acht Beispiele von Gangsystemen (darunter einige von *Upogebia* sp. vom Großen Barrierriff von Australien) werden vorgeführt. Die Gänge sind mit den Scheren herausgemeißelt und größtenteils mit Schlamm ausgekleidet. Für die individuelle Ausbildung der Baue erscheinen die Strukturunterschiede im Skelett der Korallen, ihre Wuchsform und Größe ausschlaggebend zu sein. Sogenannte Umkehrkammern fehlen. Wegen der unter dem Gangdurchmesser liegenden Carapaxlänge sind die Krebse fast überall zur Kehrtwende fähig. Gewisse Gangabschnitte, wo sich die paarweise lebenden Tiere während der filtrierenden Ernährungsweise aufhalten dürften, sind besonders gut mit Schlamm ausgekleidet und stimmen in der Weite mit dem kreisrunden Operculum überein. Das Vorhandensein erodierter älterer Gangsystemteile zeugt von der mehrjährigen Lebensdauer von *U. operculata* und ihrer Fähigkeit, rechtzeitig und im voraus auf Veränderungen in der räumlichen Beziehung zwischen Bau und Substrat zu reagieren. Es läßt ferner auf die Erosionsrate der abgestorbenen Korallen schließen. Die Vorteile von Wohnbauten im Hartsubstrat werden im Vergleich zu jenen in Sand und Schlamm, in der größeren Haltbarkeit, der geringen Wartung und dem besseren Schutz vor Feinden gesehen, wodurch der beachtliche Arbeits- und Energieaufwand in der Herstellung ausgeglichen erscheint.

S u m m a r y The thalassinid shrimp *Upogebia operculata* SCHMITT (1924) inhabits several species of massive stone corals from various reef sites at St. Croix, U. S. Virgin Islands, in the Caribbean. The animals and in particular their lebensspuren are illustrated for the first time. Eight examples of such burrows (some from *Upogebia* sp. from the Great Barrier Reef off Australia) are presented. They are excavated by using the claws. For the individual shapes in burrows, structural differences in coral skeleton, growth form and size seem to be most important. Socalled turning chambers are missing. Due to the short length of the carapax, being less than the burrow diameter, somersaults can be performed almost anywhere by the shrimps, which live in pairs. Certain parts of the burrows, where the shrimps seem to be during active filter feeding, are particularly well mud lined, matching exactly the width of the circular operculum. New and eroded old burrows in single corals indicate a life span of some years for *U. operculata* and their ability to react to changes in the spatial relationship between burrow and substratum in advance and in time. In comparison to sand and mud, advantages for a life in hard substratum are seen in its higher durability, lesser necessary maintenance, and better shelter from predators. Thus the high expenditure of energy for establishing the dwellings may be compensated.

Vorwort

Die thalassinide Art *Upogebia operculata* SCHMITT (1924), vom Okra Riff der karibischen Insel Barbados, wurde als das Analogon von *U. rugosa* (LOCKINGTON 1878) beschrieben. Seither fand sie nur in wenigen Arbeiten Erwähnung (THISTLE 1973; ADKINSON & al. 1979; SAINT LAURENT

* West Indies Laboratory Publ. No. 117.

**Institut für Paläontologie der Universität Wien, Universitätsstraße 7/II, A-1010 Wien.

& LOEUFF 1979). Die Kenntnis ihrer Biologie beschränkt sich auf folgende Anmerkung: paarweises Vorkommen in mit Schlamm ausgekleideten Höhlungen in abgestorbenen Teilen der Koralle *Madracis decactis* (LYMAN 1859) von den Florida Middle Grounds (ADKINSON & al. 1979). Außer der *U. rugosa*, unter Steinen und Korallen bei Niedrigwasserniveau, Port Escondido, Golf von Kalifornien (LOCKINGTON 1878), sind die anderen 10 amerikanischen Arten nur von Schlamm- und Sandbiotopen bekannt (THISTLE 1973). Das 1981/82 vom Autor beobachtete eher häufige Vorkommen von *U. operculata* im Riff von St. Croix, einer der amerikanischen Jungferninseln, lieferte weitere Informationen zur Biologie und ermöglichte insbesondere eine nähere Untersuchung und Darstellung der Lebensspuren. Bislang gab es in der Literatur weder Abbildungen der Tiere, noch ihrer eigentümlichen Wohnbauten in verschiedenen massigen Steinkorallen der Karibik (Tab. 1).

Tabelle 1. Die Hartsubstrate mit *Upogebia*-Lebensspuren, nebst Fundstellen.

Table 1. Hard substrates with *Upogebia*-lebensspuren, plus localities.

Art	Substrat	Gangöffnungen im lebenden / toten Korallenteil		Riffbereich	Wassertiefe in m
<i>U. operculata</i>	<i>Stephanocoenia michelinii</i>	+	+	Fleckenriff, Lagune von Teague Bay, St. Croix	4
	Kalkrotalgen		+	"algal ridges", im Norden, nahe dem Ostende von St. Croix	0,5
	<i>Montastrea annularis</i>		+	Vorriff von Teague Bay, St. Croix	10–12
	<i>Porites astroides</i>	+	+	Rückriff von Teague Bay, St. Croix	2–3
	<i>Colpophyllia natans</i>		+	Vorriff von Teague Bay, St. Croix	10–12
	<i>Acropora palmata</i>		+	N Außenriffhang, nahe dem Ostende von St. Croix	14
	<i>Siderastrea siderea</i>	+		Vorriff von Teague Bay, St. Croix	10–12
<i>U. ? amboinensis</i>	<i>Porites</i> sp.		+	S Außenriffhang, Heron Island, Großes Barrierriff, Australien	8
	<i>Porites</i> sp.	+		Lizard Island, Großes Barrier- riff, Australien	?

Methode

Auf der Suche nach Ätzmuscheln wurden Steinkorallen gerätetauchend gesammelt und mit Hammer und Meißel bearbeitet. Dabei fanden sich mehrere Wohngänge und meist paarweise auch Individuen von *Upogebia operculata*. Die Auswertung und Darstellung dieser Lebensspuren erfolgte von den Originalen und deren „Formasil“ (Silikonkautschuk)-Ausgüssen. (Formasil RTV 55 Z und Vernetzer NL im Gewichtsverhältnis 1 : 0,02, zum Verdünnen Baysilonöl M 100; Bezugsquelle Chemische Werke F. v. Furtenbach, Wiener Neustadt). Das Belegmaterial ist in der Crustaceen Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien hinterlegt; NHMW 4531–4545. Korallenbestimmung nach CAIRNS (1982).

Danksagung.

In erster Linie gilt mein Dank der Max Kade Foundation in New York, deren Stipendium die Freilanduntersuchungen bei St. Croix ermöglichte, sowie dem Institut für Paläontologie der Universität Wien, wo die Auswertung der Funde erfolgte. Weiters danke ich besonders Herrn Dr. F. A. CHACE, Jr., vom US National Museum, Smithsonian Institution in Washington, D. C., für die Bestimmung der Krebsart an Hand repräsentativer Exemplare, und folgenden Personen von der Universität Wien: Herrn Dr. P. DWORSCHAK für die Hilfe in der Beurteilung der Ergebnisse und bei der Literatursuche, Frau Prof. M. MIZZARO (beide vom Institut für Zoologie) und Herrn C. REICHEL (Institut für Paläontologie) für photographische Arbeiten.

Die Art *Upogebia operculata* SCHMITT 1924.

Von den etwa 75 *Upogebia*-Arten sind die meisten aus Sand- und Schlammböden, etwa ein Dutzend aus Schwämmen und ein paar aus Korallen bekannt. Letztere sind:

U. rugosa (LOCKINGTON 1878);

U. amboinensis DE MAN 1888, in lebender *Porites*, Sigatoga, Viti Levu, Fiji, 44 m Tiefe, ♂ 23 mm, ♀ 33 mm (SAKAI 1975);

U. operculata SCHMITT 1924;

U. trypeta SAKAI 1970, Amani-Oshima, Japan.

Für *U. operculata* ist das namengebende kreisförmige Operculum charakteristisch (Taf. 1, Fig. 1). Es ist aus einer Umwandlung des sechsten Abdominalsegments, des Telsons und der Uropoden entstanden (SAINT LAURENT & LOUEFF 1979:94). Bemerkenswert sind ferner die geringe Carapax Länge (Taf. 1, Fig. 2) und die gedrunghenen Propodi der ersten Pereiopoden mit dem kurzen Daktylus und unbeweglichen Finger. Eine eingehende Beschreibung und photographische Darstellung der Art ist als getrennte Veröffentlichung vorgesehen.

Die Tiere leben paarweise und die Weibchen tragen die Eier (Taf. 1, Fig. 2).

Die Beispiele der Lebensspuren.

Stephanocoenia michelinii MILNE EDWARDS & HAIME 1848.

In einem Fleckenriff (patch reef) in 4 m Tiefe in der Lagune von Teague Bay, im NO von St. Croix, fand der Autor die ersten Lebensspuren von *Upogebia operculata* und das Krebspaar, das sie verursacht hatte. In der teilweise lebenden Kolonie einer *Stephanocoenia michelinii*, NHMW 4533 Taf. 2, Fig. 3 a), die auf dem sehr porösen Skelett einer ? *Colpophyllia* aufgewachsen war, sowie in dieser Steinkoralle, war das Gangsystem der ausgewachsenen Tiere angelegt. Auf Grund der Zerbrechlichkeit der überwachsenen Koralle, als auch wegen der eng nebeneinander verlaufenden Gänge und benachbarten Löcher der Ätzmuschel *Lithophaga nigra* (ORBIGNY 1842), ist es nur teilweise und nur im Bereich der *S. michelinii* erhalten geblieben (Taf. 2, Fig. 3 b). Je eine der über 3 mm weiten Gangöffnungen mündet im lebenden und toten Korallenskelett (Taf. 2, Fig. 3 a). Eine weitere war von den Krebsen mit Feinsediment verschlossen worden (Taf. 2, Fig. 3 a, c). Der Formasil-Ausguß (Taf. 2, Fig. 3 c) zeigt drei obere Gangteile von *U. operculata*. Sie gliedern sich in durch Schlammauskleidung glatte, engere (ϕ 10–11 mm) und rauhere, 12–14 mm weite Abschnitte. Letztere verzüngen sich flaschenhalsartig und gehen in die Öffnungen über, oder enden vorher blind. Eine Rekonstruktion des vollständigen Gangsystems war nicht möglich. Einige weitere Angaben sind in Tab. 2 enthalten.

Kalkrotalgen-Kruste

An der N Seite, nahe der Ostspitze von St. Croix, wurden in einem durch abnehmende Wellenexposition alternden Algenriff (algal ridge, ADEY 1975) in etwa 0,5 m Wassertiefe Lebensspuren von *U. operculata* gefunden (NHMW 4534; Tab. 1). Die erhalten gebliebenen Teile zeigen an der Oberfläche vier runde, 3 mm weite Öffnungen (eine davon an der Probenkante, Taf. 3, Fig. 5 a). Noch deutlicher als die Unterseite der zusammengeklebten und z. T. ergänzten Bruchstücke (Taf. 3, Fig. 5 b), zeigt

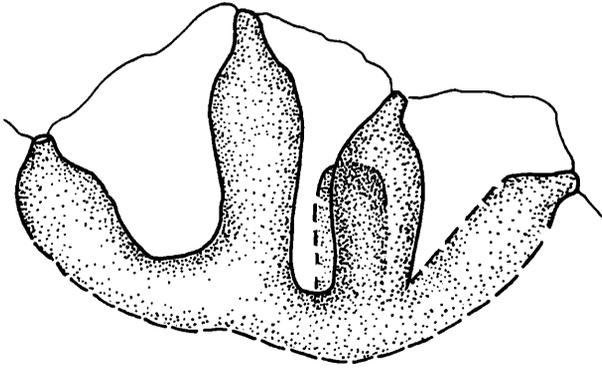


Abb. 1. Seitliche Ansicht der *Upogebia operculata* Gänge in einer Kalkrotalgenkruste (NHMW 4534); nach einem Formasil-Ausguß gezeichnet. Gangdurchmesser um 12 mm (Tab. 2). Vergleiche Taf. 3, Fig. 5a–b.

Text.-fig. 1. Lateral view of *Upogebia operculata* burrows in coralline red algal crust (NHMW 4534); drawn from a silicone cast. Burrow diameter about 12 mm (Tab. 2). See pl. 3, fig. 5a–b.

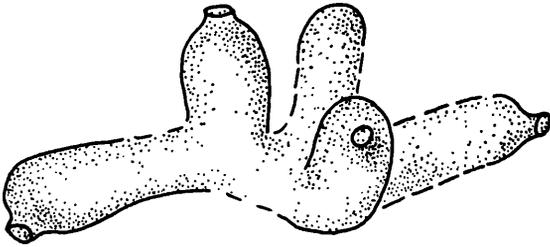


Abb. 2. Aufsicht der *U. operculata* Gänge in Abb. 1; nach einem Formasil-Ausguß gezeichnet. Beachte das blind nach oben führende Gangende (vgl. Taf. 3, Fig. 5 b).

Text.-fig. 2. View from above of the *U. operculata* burrows in text.-fig. 1: drawn from a silicone cast. Note the blind end of a burrow pointing upwards (see pl. 3, fig. 5 b).

der Formasil-Abguß die verbliebenen Teile zweier U-Gänge, sowie den Rest eines nach oben blind endenden Ganges (Abb. 1, 2). Der Gangdurchmesser beträgt in den schlammausgekleideten Abschnitten 10–11 mm, unterhalb der Öffnungen 12–14 mm (vgl. *Stephanocoenia*). In deren „Halsbereich“ sind kleine Kalkrotalgen-Ansiedlungen zu erkennen. In einem Fall, mit einem Ausmaß von ca. 10 mm², befinden sie sich im darunterliegenden weiten Gangabschnitt. Weitere Angaben zum Gangsystem sind Tab. 2 zu entnehmen.

Montastrea annularis (ELLIS & SOLANDER 1786).

Im abgestorbenen Teil einer *M. annularis*-Kolonie, NHMW 4535, vom Vorriff von Teague Bay aus 10–12 m Tiefe, ist ein unvollständiges Gangsystem erhalten (Taf. 4, Fig. 7, Abb. 3). Seine komplexe Gestalt besteht aus einem großen und einem kleinen, gewinkelt aneinander stoßenden, 10–12 mm weiten U-Gang mit mehreren Abzweigungen bis zu 90°. Dadurch ist ein ausgeprägt räumliches Gebilde für das komplette Gangsystem wahrscheinlich. Von den verbliebenen, rund 230 mm umfassenden Gangteilen sind etwa 130 mm in der Korallenwuchsrichtung angelegt. Der Querschnitt der etwa 50 mm tief unter die Oberfläche reichenden Gänge, ist z. T. oval abgeflacht, wenn diese quer zu ihrer Wuchsrichtung verlaufen. Die Schlammauskleidung der Gänge ist unterschiedlich dick. Teilweise bildet sie die Trennwand zwischen zwei eng aneinander liegenden Gangabschnitten (Taf. 4, Fig. 7, Pfeil).

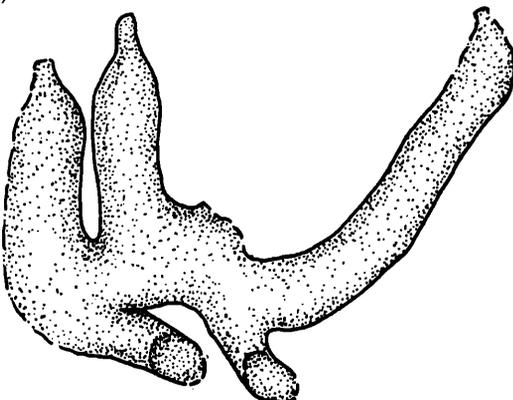


Abb. 3. Seitenansicht der *U. operculata* Lebensspuren in *Montastrea annularis* (ELLIS & SOLANDER), NHMW 4535, nach einem Formasil-Ausguß gezeichnet (vgl. Taf. 4, Fig. 7). Gangdurchmesser 10–12 mm.

Text.-fig. 3. Lateral view of *U. operculata* lebensspuren in *Montastrea annularis* (ELLIS & SOLANDER), NHMW 4535, drawn from a silicone cast (see pl. 4, fig. 7). Burrow diameter 10–12 mm.

Auch ein von Gängen umgebener Pfeiler besteht nur aus Feinsediment, das wahrscheinlich durch Schleimbeimengung verkittet wurde. Von den Gangöffnungen ist nur eine längs angeschnitten erhalten. Ihre Weite beträgt 3 mm, ihr Halsabschnitt 6 mm (Tab. 2). Sie ist von einer Kalkkrotalge überzogen (Taf. 4, Fig. 7). Die Korallite haben mit 3 mm einen doppelt bis dreifach so großen Durchmesser als jene von *Porites astroides* (Taf. 4, Fig. 8–10).

***Porites astroides* LAMARCK 1816.**

In einer lebenden Kolonie dieser kleinpolypigen und im Skelettaufbau ziemlich homogenen Steinkoralle (NHMW 4536, vom Rückriff von Teague Bay; Tab. 1) fanden sich gleich zwei *U. operculata* Gangsysteme. Das kleinere, mit nur zwei Öffnungen von 1,5–2 mm Weite im Abstand von 43 mm, sowie einem Gangdurchmesser von 7–8 mm, besteht aus einem flachen U-Gang von 75 mm Länge und einem ca. 20 mm tiefen Schacht. Es hat also insgesamt eine weit ausladende y-Form von rund 95 mm Länge (Abb. 4, Tab. 2). Das größere Gangsystem besteht aus einem großen V-Gang, dessen

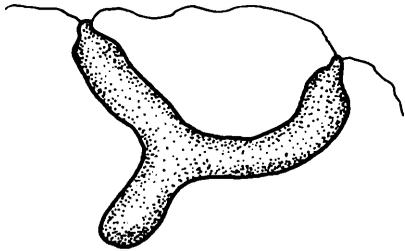


Abb. 4. Schematische seitliche Ansicht des kleinen *U. operculata* Gangsystems in *Porites astroides* LAMARCK, NHMW 4536. Gangdurchmesser 7–8 mm.

Text.-fig. 4. Scheme drawing of the smaller *U. operculata* burrow system in *Porites astroides* LAMARCK, NHMW 4536, in lateral view. Burrow diameter 7–8 mm.

einer Schenkel sich zu einem Y aufteilt und einen Ansatz zu einer weiteren Verzweigung aufweist, an der offensichtlich gebaut wurde (Taf. 4, Fig. 8–10, Abb. 5). Der Gangdurchmesser beträgt in den gut mit Schlamm ausgekleideten Abschnitten um 11 mm, im „Rohbau“ hingegen 13–15 mm (siehe Diskussion; Taf. 4, Fig. 10 b). Die drei ovalen Gangöffnungen sind 3–5 mm weit (Taf. 4, Fig. 10 a).

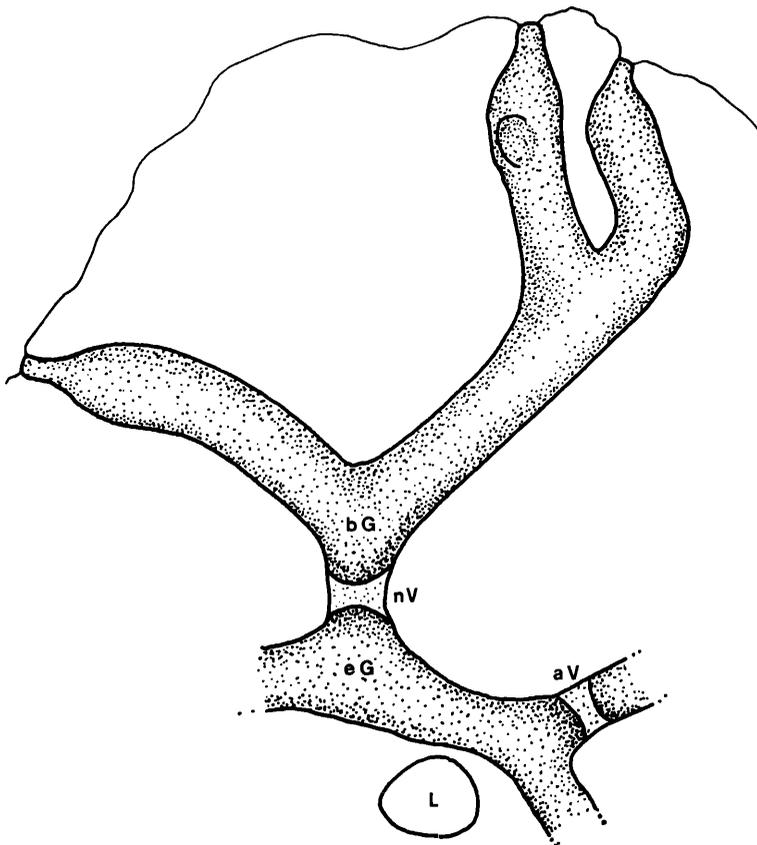


Abb. 5. Umrisszeichnung des großen *U. operculata* Gangsystems in *P. astroides*, NHMW 4536; nach dem Original (vgl. Taf. 4, Fig. 8–10) und Formasil-Abgüssen. Gangdurchmesser 11–13 mm (Tab. 2). b G – bewohntes, e G – erodiertes Gangsystem, n V – neuer, a V – alter Verschluss desselben. L – *Lithophaga* Bohrloch im Querschnitt.

Text.-fig. 5. Drawing of the outline of the larger *U. operculata* burrow system in *P. astroides*, NHMW 4536; from the original (see pl. 4, fig. 8–10) and silicone casts. Burrow diameter 11–13 mm (Tab. 2). b G – inhabited burrows, e G – eroded burrows, n V – closure of the new, a V – closure of the old burrow system. L – *Lithophaga* bore hole in cross section.

Ihre gegenseitige geradlinige Entfernung beträgt 29, 83 und 98 mm. Die Gangabschnitte sind rund 50, 70 und 110 mm, insgesamt etwa 230 mm lang (Tab. 2). Sie beherbergten ein ausgewachsenes Pärchen. Das Weibchen trug befruchtete Eier. Auf der Korallenunterseite sind erodierte, alte, insgesamt rund 120 mm lange und 8 mm weite Gangsystemteile von zwei früheren Baustadien erkennbar (Taf. 4, Fig. 9; Abb. 5; Tab. 2). Die Verbindung zum neuen intakten Gangsystem ist durch Feinsediment (siehe Markierung) verschlossen. Ein Schachtabschnitt ist nicht (mehr) vorhanden.

Das Fragment einer *P. astroides*, NHMW 4537, zeigt das obere Ende eines 10–11 mm weiten *U. operculata*-Ganges, der mit einem 5 mm langen Halsabschnitt in eine runde, 3 mm weite Öffnung in der lebenden Korallenoberfläche mündet (Tab. 2). Das Stück stammt aus 3 m Tiefe vom Rückriff von Teague Bay (Tab. 1).

Colpophyllia natans (HOULTUYN 1772).

Die Korallen stammen vom Vorriff von Teague Bay aus 10–12 m Tiefe (Tab. 1). Das abgebildete Gangsystem von *U. operculata* im abgestorbenen Teil einer *C. natans*, NHMW 4538, liegt in einer Ebene (Taf. 5, Fig. 11–12, Abb. 6). Vom erodierten älteren Abschnitt, aber zu diesem hin verschlossen, führt ein Schacht schräg aufwärts und mündet in einem U-Gang, dessen zwei Arme sich nochmals gabeln, wodurch der jüngere aufgespaltene Teil des Gangsystems an eine 4-fingerige Hand erinnert. Er ist vorwiegend in Wuchsrichtung der Koralle orientiert und hat eine Gesamtlänge von 260 mm. Davon entfallen 45 mm auf den Schacht, weitere 40, 60, 70 und 45 mm auf die Gangabschnitte. Deren Durchmesser beträgt, wenn gut mit Schlamm ausgekleidet, 9 mm, sonst um 11 mm und in den Verzweigungen bis zu 20 mm (Tab. 2). Die Auskleidung der Wände mit Feinsediment ist unterschiedlich stark. Manche Stellen sind frei davon. Die runden, um 3,5 mm weiten Öffnungen lagen in Abständen von etwa 20 mm fast in einer Linie. Sie befanden sich in einer Senke zwischen den erosionsbeständigeren, wallartig verwachsenen Wänden der Polypen der Hirnkoralle. Erodierte Teile von zusammen etwa 200 mm Länge sind vom älteren Gangsystemabschnitt erkennbar (Abb. 6). Des- sen Gangdurchmesser ist mit 8 mm deutlich geringer

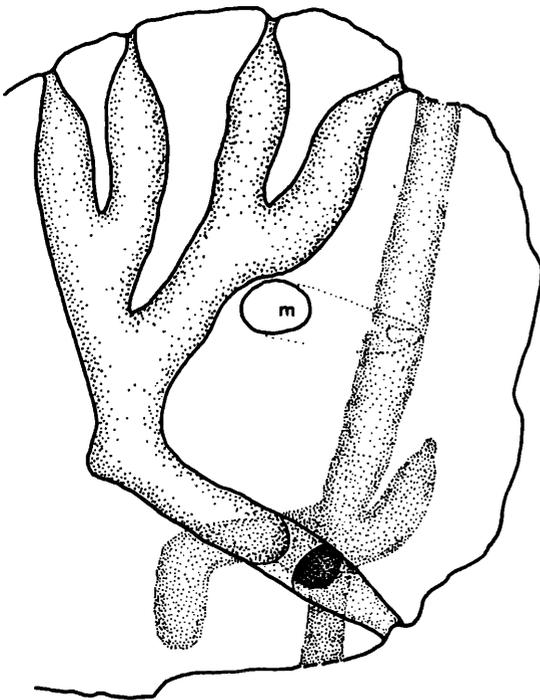


Abb. 6. Umrißzeichnung des bewohnten verschlossenen und des erodierten engeren Gangsystems (grob und fein gepunktet) von *U. operculata* in *Colpophyllia natans* (HOULTUYN), NHMW 4538 (vgl. Taf. 5, Fig. 11–12). m – *Lithophaga malaccana* (REEVE) Bohrloch.

Text.-fig. 6. Outline-drawing of the inhabited and closed as well as the eroded and narrower burrow system (thick and thin dotted) of *U. operculata* in *Colpophyllia natans* (HOULTUYN), NHMW 4538 (see pl. 5, fig. 11–12). m – *Lithophaga malaccana* (REEVE) bore hole.

Direkt unterhalb einer Gabelung im neuen Gangsystem sieht man die harte, glatte kallusartige Kalkablagerung der Ätzmuschel *Lithophaga malaccana* (REEVE 1857), die auf diese Weise das Vorderende ihres Loches offensichtlich vor dem drohenden Durchbruch in den Krebsgang abgesichert hat (Taf. 5, Fig. 11 a, b). Bei einem zweiten Bohrloch der gleichen Art, das sich in einem Abstand von 5 mm vom Krebsgang befindet, fehlt diese Kalkablagerung. Der Formasil-Abguß zeigt dort deutlich die Korallenstruktur und keine glatte Wandoberfläche (Taf. 5, Fig. 12 a, b).

In einer zweiten *C. natans*, NHMW 4539, fand sich im abgestorbenen Teil ein weiteres, ebenfalls flachig und vorwiegend in Wuchsrichtung angelegtes System von acht kürzeren Gängen. Davon sind mehrere mit Feinsediment teilweise oder vollständig verschlossen oder aufgefüllt, sodaß wahrscheinlich im Grunde nur wieder zwei U-Gänge mit einem Schacht von den Krebsen benutzt wurden (Taf. 5, Fig. 13). Die genauere Situation ist auf Grund der schlechteren Probenerhaltung nicht mit Sicherheit zu rekonstruieren. Die Abbildung (Taf. 5, Fig. 13), aus zwei Fotos zusammengesetzt, zeigt deutlich das Größenverhältnis von Gangdurchmesser und Schwanzfächer des zugehörigen *U. operculata* Männchens. Weitere Angaben sind Tab. 2 und den Bildlegenden zu entnehmen.

Acropora palmata (LAMARCK 1816).

Von den karibischen Madreporariern hat *A. palmata* das bei weitem dichteste und dadurch härteste Skelett. Auch in dieser Koralle fand sich in einem abgestorbenen Stück, aus 14 m Tiefe vom nördlichen Außenriffhang, nahe dem östlichen Ende von St. Croix gesammelt (NHMW 4540; Tab. 1), das Gangsystem eines *U. operculata*-Paares (Taf. 2, Fig. 4 a, b, c). Der Baudurchmesser beträgt 8–9 mm. Das größtenteils erhalten gebliebene System besteht aus einem fast geradlinigen Abschnitt, der sich dicht unter der Korallenoberfläche parallel zu ihr erstreckt, von dem 3 kürzere etwa 20 mm lange Gänge im Winkel von 40° abzweigen. Diese richten sich dann abrupt auf und münden durch einen schlanken Halsabschnitt in einer ovalen, bis 3 mm und zwei runden, je 2 mm weiten Öffnungen (Tab. 2, Taf. 2, Fig. 4 c).

Gelegentlich fanden sich im Vorriff von Teague Bay in abgestorbenen Ästen von *A. palmata* juvenile, noch einzeln lebende Individuen von *U. operculata* in leeren Kammern des Bohrschwammes *Glyptopora lampyris*. Diese sind oft 10–20 mm groß und haben etwa 2 mm weite Öffnungen, durch welche sie von den Krebsen besiedelt werden konnten. Durch Schlammauskleidung waren sie zu kleinen U- oder Y-Gängen umgeformt worden.

Siderastrea siderea (ELLIS & SOLANDER 1786).

Ein kleines Bruchstück, NHMW 4541, zeigt das angeschnittene odere Ende eines *U. operculata* Ganges, der, etwa 11 mm weit, mit einem 8 mm langen Halsabschnitt in eine etwa 3 mm weite Öffnung in der lebenden Korallenoberfläche mündet (Tab. 2). Die Wand des Ganges ist mit Feinsediment bis 3 mm dick ausgekleidet, den Halsabschnitt überzieht eine Kalkkrotalgeschicht von ca. 0,2 mm Stärke.

Porites sp.

Im Süden des Großen Barrierriffes von Australien fand der Autor bereits 1974 ein Gangsystem NHMW 4542, in einer massigen, gut 2 m hohen, abgestorbenen *Porites* sp. Kolonie, in 8 m Tiefe am südlichen Außenriffhang von Heron Island (Tab. 1). Erst durch die Funde in der Karibik ließ es sich als Lebensspur von *Upogebia*, möglicherweise *U. amboinensis* (siehe SAKAI 1975), deuten. Die Gänge waren wohl schon längere Zeit frei von ihren ursprünglichen Bewohnern, denn in zweien finden sich die Kalkröhren von sessilen Polychaeten (Taf. 3, Fig. 6 a, b). Die Öffnungen der beiden anderen dürften erodiert sein, da sie keinen Halsabschnitt aufweisen und mit rund 7 mm Durchmesser, im Vergleich zu jenen aus lebenden *Porites* sp. von Lizard Island (siehe unten), auffallend weit sind. Die um 14 mm weiten Gänge weisen vier kurze, blind endende Bauansätze zu neuen Gängen auf (Tab. 2). Eine Auskleidung der Gänge ist nicht festzustellen. Nur an einer Stelle, die von einem Bohrschwamm zersetzt wurde, ist der Gang mit verfestigtem Feinsediment ausgebessert (Taf. 3, Fig. 6).

Tabelle 2. Datenzusammenstellung der *Upogebia* Wohnbauten (Maße in mm).
 Table 2. Data compilation of *Upogebia* burrow systems (measures in mm).

Ort	Substrat	Gang-Öffnungen			Gang-Abschnitte			∠°	Gang-Systeme					
	l = lebend t = tot	n	φ	Hals Abstände	n	φ	neu (alt)	Länge neu (alt)	Tiefe	Gestalt schemat.	Lage der Öffnungen			
K a r i b i k St. Croix, U. S. V. Is.	<i>Stephanocoenia michelini</i> , l, t	2	3,5-4	4-6	36, 38, 73	3	10-11	60, 45, 50	50, 80	155	40			
	Kalkrotalgen l, t	4	3	4	21, 23, 43, 33, 44, 46	5	10-11	40, 40, 35 30, 20	40, 80, 90	165	40			
	<i>Montastrea annularis</i> , t	1	3	6	15, 70, 85	5	10-12	100, 20, 35, 40, 35	50, 90, 90, 70	230	50			
	<i>Porites astroides</i> , l	2	1,5-2	4	43	2	7-8	75, 20	90?	95	25			
	<i>Porites astroides</i> , l, t	3	3-4	5	29, 83, 98	3	11	110, 50, 70,	50, 80,	1	230	50		
	<i>P. astroides</i> , l	1	3	5	5	(4)	13-15	(75, 15, 10) (20)	(110, 110)	(100; 20)				
	<i>Calpophyllia natans</i> , t	4	3,5	5	20, 22, 18, maximal 60	5	9-11	70, 45, 60, 45, 40, (100, 25, 30, 20, 25)	45, 20, 30, (90, 90, 20)	(1)	260	60		
	<i>Colpophyllia natans</i> , t	4	3	5	13, 20, 22, 24, 32, max. 100	8	9-10	40, 45, 35, 35 45, 25, 25, 10	30, 50, 70, 60, 30, 120, 30		260	50		
	<i>Acropora palmata</i> , t	3	2-3	3,5	12, 38, 50	3	8-9	20, 25, 90	40, 40 (70, 90)	(1)	135	15		
	<i>Siderastrea sidera</i> , l	1	3	8			11							
A u s t r a l i e n Lizard I., Heron I.	<i>Porites</i> sp., t	4	7	2	80, 55, 65, 70, 100, 135	7	13-15	125, 65, 60, 15, 5, 70, 5	70, 80, 40, 40, 90	4	345	60		
	<i>Porites</i> sp., l	1	4	5-6		14								
	<i>Porites</i> sp., l	2	4	6-8	35	2	14-16	50, 50	40?			50-?		
	<i>Porites</i> sp., l	2	3-4	6-9	62	1	9-11	70	45?			30-?		

Von Lizard Island, im tropischen Bereich des Großen Barrierriffs von Australien, stammen noch drei kleine Bruchstücke von lebenden *Porites*-Kolonien mit Resten von Gängen von *Upogebia amboinensis* (vgl. SAKAI 1975). Die einzelnen Korallite dieser Art messen nur 1–1,5 mm, selten 2 mm im Durchmesser.

Im ersten Stück, NHMW 4543, endet ein 14 mm breiter ungleichmäßig mit Feinsediment ausgekleideter Gang über einen 5–6 mm langen Halsabschnitt in einer runden 4 mm weiten Öffnung (Tab. 2). Im zweiten, NHMW 4544, sind zwei knapp 50 mm lange obere Gangabschnitte längs eröffnet. Beide haben ohne Feinsedimentauskleidung einen Durchmesser von 14–16 mm. Sie verjüngen sich trichterförmig auf 4 mm zu runden ehemaligen Öffnungen, die, von der Koralle verschlossen, jetzt 10 mm unter ihrer Oberfläche im geradlinigen Abstand von 35 mm liegen. Im dritten Stück, NHMW 4545, befindet sich ein einfacher 70 mm langer und 9–11 mm breiter, zur Hälfte längs eröffneter Gang. An beiden Enden verjüngt er sich zu 6–9 mm langen Halsabschnitten. Es ist fast keine Auskleidung mit Feinsediment erhalten. Ein Bauansatz zu einem neuen Gang ist erkennbar. Die zwei runden, 3 und 4 mm weiten Öffnungen münden im geradlinigen Abstand von 62 mm im lebenden Bereich der Koralle (Tab. 2).

Diskussion

Die Lebensspuren von *Upogebia operculata* unterscheiden sich von den typischen y-förmigen Wohnbauten der meisten Arten, die einzeln oder zu mehreren in Schlamm- und Sandböden leben (DWORKSCHAK 1983), nicht nur durch das Vorkommen in festem Substrat, sondern auch in der Anlage, Ausführung, Gestalt, Haltbarkeit und möglicherweise in bezug auf den Energieaufwand, der zur Herstellung und Erhaltung des Gangsystems notwendig ist (Tab. 3).

Tabelle 3. Gegenüberstellung der Lebensspuren von *Upogebia* spp. zu *U. operculata*.

Table 3. Comparison of lebensspuren of *Upogebia* spp. to those of *U. operculata*.

Faktor	<i>Upogebia</i> spp.	<i>U. operculata</i>
Substrat	in Schlamm und Sand	in massigen Steinkorallen
Anlage	von oben nach unten	von unten nach oben
Ausführung	grabend	meißelnd
Gestalt	y-förmig mit Umkehrkammern	doppelt u-förmig ohne Umkehrkammern große individuelle Gestaltsunterschiede
Haltbarkeit	geringer ?	größer ?
Wartung	größer ?	kleiner ?
Aufwand zur Herstellung	geringer ?	größer ?

Die Wohngänge in Steinkorallen werfen zunächst die Frage nach ihrer Entstehung auf. Bei dem Fund in *Stephanocoenia michelinii* (siehe dort) liegt noch die Vermutung nahe, die Krebse benützen vorgegebene Hohlräume und bauen sie zu einem Gangsystem aus. Weitere Funde und Angaben aus der Literatur bestätigen indessen die Eigenbauweise, wofür folgende Punkte aufgeführt werden:

1. Die geschwungene Form jedes einzelnen, individuell gestalteten Gangsystems (siehe weiter unten).
2. Die Oberflächenstruktur der unverkleideten Gänge, insbesondere in Bau befindlicher Abzweigungen und deren Form, läßt sich durch die Bearbeitung mit den Scherengliedern erklären.
3. Keinerlei Hinweise, die darauf deuten, daß Gangteile bereits vorhandene Lebensspuren von Ätzmuscheln, Sipunkuliden, Polychaeten oder anderen endolithischen Organismen wären.
4. Das Vorhandensein von zur lebenden Oberfläche der Koralle führende und mit engem Hals mündende Gänge.
5. Das Vorhandensein alter und neuer Gangsystemteile als verschiedene Baustadien eines, im zeitlichen Ablauf vom gleichen Krebspaar benützten Lebensraumes in der besiedelten, sich ebenfalls verändernden Koralle.

6. Die Tatsache, daß es andere, aus Korallen bekannte *Upogebia* Arten gibt (siehe *U. operculata*). Nach SCHEMBRI & JACCARINI (1978) erodiert *U. deltaura* LEACH, die normalerweise im Schlamm gräbt, harten Kalkstein mit den Chelipeden.

7. An der Pazifikküste von Costa Rica erodiert *Alpheus saxidomus* HOLTHUIS 1980 sogar Basalt (FISCHER 1981).

Die aufgefundenen Beispiele lassen für die Lebensspuren von *U. operculata* einige allgemeine Merkmale erkennen. Der ehemalige Zugang zum Gangsystem befindet sich gewöhnlich an der abgestorbenen Korallenunterseite, von wo aus die Besiedlung erfolgte. Dieser wird später verschlossen und zum Schacht, der durch Erosion verloren gehen kann z. B. bei *Porites astroides* (Abb. 5; Taf. 4, Fig. 8–9). Die Anlage der meisten Gangsysteme erfolgt von unten nach oben, wobei der überwiegende Gangannteil entlang der Wuchsrichtung der Koralle liegt. Das kommt wahrscheinlich in erster Linie davon, daß Öffnungen, die auf der Oberseite der Koralle münden, von Vorteil sind, was zudem oft durch Härteunterschiede und strukturelle Eigenheiten im Skelett gefördert wird (siehe weiter unten). Denn das Skelett leistet einer mechanischen Beanspruchung längs zur Wuchsrichtung weniger Widerstand als quer.

Einzeltiere haben einfache U- oder Y-Gänge. Erst nach der Paarbildung, ab der das Gangsystem als ausschließlicher Lebensraum dient, kommt es zur mehr-, meist vierästigen Aufgabelung und entsprechender Anzahl von Öffnungen (Tab. 2). Gelegentlich finden sich begonnene, aber nicht weiter ausgeführte Abzweigungen. Die sonst charakteristischen, sogenannten Umkehrkammern fehlen in den Gängen. Sie sind bei allen Arten notwendig, deren Carapaxlänge den Gangdurchmesser übersteigt (THOMPSON 1972; DWORSCHAK 1983). Bei *U. operculata* hingegen ist die Carapaxlänge etwas geringer als der engste Gangdurchmesser. Hier genügen den Krebsen zumindest weniger auffällige Erweiterungen, um eine Rolle vorwärts mit gleichzeitiger halber Drehung um die Längsachse (THOMPSON 1972) durchführen zu können. Solche finden sich unterhalb der Öffnungen nach deren engem Halsabschnitt und bei jeder Gabelung des Gangsystems. Der gewöhnlich auch im unausgekleideten Rohbau runde Gangquerschnitt kann in Abhängigkeit von Struktur- und Härteunterschieden im Korallenskelett verformt sein (vgl. *Montastrea annularis* Abb. 3, und *Colpophyllia natans*, Taf. 5, Fig. 11 a, b). Von solchen Einflüssen leiten sich auch die beobachteten flächig ausgerichteten Gangsysteme ab. Bei Härte- und Dichteunterschieden im Skelett werden weichere und porösere Teile bevorzugt, d. h. die Krebse ziehen offensichtlich den geringeren Arbeits-(Energie-)Aufwand bei der Herstellung ihrer Wohnbauten vor. Sie wählen den Weg des geringsten Widerstandes solange wie möglich, können aber auch sehr harte Stellen durchbrechen.

Die je nach Skelettstruktur eher grob herausgemeißelten Gänge in den Korallen sind großteils, aber ungleichmäßig mit Feinsediment ausgekleidet. Dieses fällt wahrscheinlich sowohl bei der filtrierenden Lebensweise als auch bei der Bautätigkeit an und wird nutzbringend verwendet. (Wie bei anderen Arten wird wahrscheinlich durch anhaltendes Fächeln der Pleopoden ein Wasserstrom erzeugt und die Borsten auf den Innenseiten der Pereiopoden dienen als Reuse (MACGINITIE, 1930; THISTLE, 1973:2). Die vom Rohbau zunächst rauhe Gangoberfläche wird glatt und weich, was zum Schutz der Krebse vor Verletzungen durch Abrasion dient, wenn sie sich im Wohnraum bewegen. Außerdem wird das poröse Skelett abgedichtet, wodurch ungewünschte Ventilation verhindert, der kontrollierte Wasserdurchzug gefördert wird, der für die Atmung und Ernährung von eminenter Bedeutung ist. Wären die Gänge nicht so glatt und in ihrem Verlauf rund geschwungen, würden sich an den Hindernissen störende Wirbel im Wasserstrom ergeben und die Filterleistung mindern, bzw. unwirtschaftlich machen. Damit diese möglichst groß ist, sind die etwa körperlangen Gangabschnitte, in denen sich die Tiere vermutlich während des Nahrungserwerbes aufhalten, besonders sauber mit Schlamm ausgekleidet und in der Weite genau dem Durchmesser des Operculums angepaßt (Taf. 4, Fig. 10 b), welches hierfür von großer funktioneller Bedeutung sein dürfte. Bei *Porites astroides*, NHMW 4536, erfolgte der Abtransport des gefilterten Wassers wahrscheinlich durch die dritte, entfernt liegende Öffnung (Abb. 5), deren Gang keine ausgeprägte Schlammauskleidung aufweist. Häufig sind alte erodierte Teile des Gangsystems an der Unterseite der Koralle noch erkennbar

(Abb. 5, 6, Taf. 3, Fig. 8–9, Taf. 5, Fig. 11–12). Sie zeugen von früheren Bau- und Lebensabschnitten und von der Anpassungsfähigkeit der Tiere an die sich ändernden Wohnraumverhältnisse. Durch (Bio-)Erosion können Teile des Gangsystems eröffnet werden, wodurch die Krebse in ihrer Existenz gefährdet wären, wenn sie nicht Ersatz geschaffen hätten. Tatsächlich scheinen sie die räumlichen Verhältnisse ihres Gangsystems in Beziehung zum Substrat, sowie deren Veränderungen in der Zeit richtig abzuschätzen und rechtzeitig vorzusorgen. Denn nur bei Bedarf (Abb. 5) und nicht für alle Fälle werden neue Gänge angelegt. Werden die alten (teilweise) aufgegeben, wird die Verbindungsstelle mittels eingeschleimten (?) Feinsediments in etwa 5 mm Dicke verschlossen (Abb. 5, 6, Taf. 4, Fig. 8–9, Taf. 5, Fig. 11–12). Trotz weniger erhaltener Proben wurden mehrmals alte und neue Gangsystemteile beobachtet. Das scheint demnach keine Ausnahme zu sein und zeigt außerdem verschiedene zeitliche Vorgänge an: Die zumindest mehrjährige Lebensdauer und Bioerosionseinwirkung von *U. operculata*, sowie die allgemeine Oberflächenerosionsgeschwindigkeit bestimmter abgestorbener Korallenstöcke. Eine (teilweise) Übernahme von verlassenen Wohnbauten durch Jungtiere ist eher auszuschließen. Die Dimensionen der vorgefundenen Gänge würden den kleineren Nachfolgern nicht entsprechen und müßten erst durch überreichliche Schlammablagerungen auf das benötigte engere Maß geändert werden.

Die häufige Verengung der *Upogebia*-Gänge an den Öffnungen (DWORSCHAK 1938:37) ist in den Steinkorallen besonders ausgeprägt (Tab. 2).

Nachdem die Krebse von unten und vom Inneren des Korallenskeletts die Gänge bis zur lebenden Oberfläche anlegen können, scheint keine Gefahr von Überwuchs und Verschluß zu bestehen, solange diese aktiv benützt werden. Sie können aber durch die Krebse selbst, oder nach deren Ableben von der Koralle verschlossen werden (z. B. *Stephanocoenia michelinii*, NHMW 4533, bzw. lebende *Porites* sp., NHMW 4543–4545, von Australien). Die Weite der Gangöffnungen steht in Relation zum Gangdurchmesser und wird wahrscheinlich zwei Funktionen gerecht. Erstens muß der Wasserdurchfluß für die filtrierende Lebensweise ausreichend sein. Zweitens soll der Zugang für Raumparasiten und Feinde möglichst erschwert sein. Diese sind zumindest tagsüber von den leicht einsichtigen Oberseiten her weniger zu befürchten, als von den versteckten Unterseiten. Deshalb dürften die Tiere die Verbindung zu den tieferliegenden alten Gangteilen von innen mit festgepreßtem Feinsediment vermauern und vollständig verschließen, ohne eine verengte Öffnung bestehen zu lassen. Diese wäre offensichtlich an dieser Stelle im Raum- und Nutzungskonzept des Gangsystems unpassend. Sollte einmal die Notwendigkeit für ein Krebspaar bestehen, vor einer drohenden Gefahr zu fliehen, kann es sicherlich binnen kurzem den Verschluß wieder öffnen und an der geschützteren Unterseite der Koralle eher entkommen. Da Ein- und Ausströmungsöffnungen vorwiegend an den Oberseiten der Korallen münden, können sie funktionell vertauscht werden. Das könnte bei wechselnder Meeresströmung sinnvoll sein.

Die individuell oft sehr verschiedene Ausgestaltung und räumliche Orientierung der Gangsysteme wird durch mehrere Faktoren bewirkt, von denen folgende besonderen Einfluß zu haben scheinen:

1. Die Art des befallenen Substrates. Dessen morphologische Eigenheiten, wie die Skelettstruktur und Wuchsform (vgl. *Acropora palmata*, Taf. 2, Fig. 4 a–c), aber auch die jeweiligen körperlichen Ausmaße (vgl. die zweite *Colpophyllia natans*, Taf. 5, Fig. 13), können sich in mancher Hinsicht auswirken.

- a) Auf die räumliche (z. B. *Montastrea annularis*, Taf. 4, Fig. 7, *Porites astroides*, Fig. 8–9 oder flächige (vgl. *C. natans*, Taf. 5, Fig. 11–12) Orientierung der Lebensspuren insgesamt.
- b) oder bloß auf die Beschaffenheit einzelner Gangteile (z. B. ovale Querschnitte bei *Montastrea annularis* (Abb. 3) und abgeflachte Wände bei *C. natans* beobachtet, Taf. 5, Fig. 11 b, Pfeil).
- c) Ferner auf den nötigen Energieaufwand zur Herstellung des Gangsystems und die damit verbundene Baugeschwindigkeit.

2. Veränderungen im Lauf der Zeit durch Neu- oder Umbau von Gangabschnitten wegen (a) (Bio-)Erosion von alten Teilen, (b) Lageveränderungen des Korallenskeletts (z. B. durch Umkippen.. oder (c) weiteren Wachstums des Substrats.

Viele offene Fragen wären zu untersuchen. Etwa die wahrscheinlichen Ursachen und Vorteile, die zur ungewöhnlichen Lebensweise von *U. operculata* geführt haben. Darunter könnte die Raumkonkurrenz oder die Bioturbation in den Sand- und Schlammböden eine größere Rolle gespielt und die Suche nach weiterem besiedelbaren Lebensraum ausgelöst haben. Der erhöhte Standort in den Korallen über dem Sandboden kann auf die Ernährung eine positive Wirkung haben. Der wohl größere anfängliche Arbeitsaufwand in der Herstellung der Wohnbauten dürfte durch die verhältnismäßig lange Haltbarkeit und geringere Wartung derselben, den besseren Schutz vor Feinden und außerdem durch die Paarbildung gesamtenergetisch ausgeglichen worden sein.

Literatur

- ADEY, W. H. 1975. The algal ridges and coral reefs of St. Croix, their structure and Holocene development. — Atoll Res. Bull., 187:1–67.
- ADKINSON, D. L. & HOPKINS, T. S. & SHAW, J. K. 1979. Notes on *Upogebia operculata* (Crustacea: Decapoda) from the northeastern Gulf of Mexico. — Assoc. Southeastern Biologist Bull., 26(2):83.
- CAIRNS, S. D. 1982. Stony corals (Cnidaria: Hydrozoa, Scleractinia) of Carrie Bow Cay, Belize. — In: RÜTZLER, K. & MACINTYRE, I. G. [Hrsg.]: The Atlantic Barrier Reef Ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize. I. Structure and Communities. — Smithsonian Contr. Mar. Sci., 12:271–302, Abb. 119–133, Washington, D.C.
- DWORSCHAK, P. C. 1983. The biology of *Upogebia pusilla* (PETAGNA) (Decapoda, Thalassinidea). I. The burrows. — P. S. Z. N. I: Mar. Ecol., 4(1):19–43, 14 Abb., Berlin–Hamburg.
- FISCHER, R. 1981. Bioerosion of basalt of the Pacific coast of Costa Rica. — Senckengeriana marit., 13(1/3):1–41, 7 Abb., 1 Tab., 4 Taf., Frankfurt a. M.
- LOCKINGTON, W. N. 1878. Remarks upon the Thalassinidea and Astacidea of the Pacific coast of North America, with description of a new species. — Ann. Mag. Nat. Hist., Zool. Bot. Geol., (5)2:299–304, London.
- MACGINITIE, G. E. 1930. The natural history of the mud shrimps *Upogebia pugettensis* (DANA). — Ann. Mag. Nat. Hist., 6:36–44, London.
- MAN DE, J. G. 1888. Bericht über die im indischen Archipel von Dr. J. Brock gesammelten Decapoden und Stomatopoden. — Arch. Naturgesch., 53:462–463, Berlin.
- SAINT LAURENT, M. DE & LOEUFF, P. LE. 1979. Crustacea decapodes Thalassinidea. I. Upogebiidae et Callianassidae. — In: Resultats Scientifiques des Campagnes de la CALYPSO, 11:29–101, 28 Abb. — Ann. Inst. oceanogr., 55 (Suppl.):29–101, 28 Abb., Monaco.
- SAKAI, K. 1970. A new coral burrower, *Upogebia trypeta* sp. nov. (Crustacea, Thalassinidea) collected from Amani–Oshima, Japan. — Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 18(1):49–56.
- SAKAI, K. 1975. Thalassinidea of Kenya collected by Dr. A. J. Bruce (Crustacea, Decapoda). I. Family Upogebiidae Borradaile, 1903. — Veröff. Zool. Staats-samm. München, 18:1–44, München.
- SCHEMBRI, P. J. & JACCARINI, V. 1978. Some aspects of the ecology of the Echiuran worm *Bonellia viridis* and associated infauna. — Mar. Biol., 47:55–61, Berlin–Heidelberg–New York.
- SCHMITT, W. L. 1924. Report on the Macrura, Anomura and Stomatopoda collected by the Barbados–Antigua Expedition from the University of Iowa in 1918. — Univ. Iowa Stud. Nat. Hist., 10(4):65–99.
- THISTLE, D. 1973. A taxonomic comparison of the American *Upogebia* (Decapoda, Thalassinidea), including two new species from the Caribbean. — Breviora, Mus. Comp. Zool., 408:1–23, 6 Abb., Cambridge, Mass.
- THOMPSON, R. K. 1972. Functional morphology of the hind-gut gland of *Upogebia pugettensis* (Crustacea, Thalassinidea) and its role in burrow construction. — Ph. D. Diss., Univ. California, 202 S., Berkeley, Cal.

TAFELLEGENDE

Tafel 1, plate 1

- Fig. 1. *Upogebia operculata* SCHMITT, NHMW 4531. In Alkohol fixiertes Männchen, von ventral. Besonders auffällig das charakteristische runde Operculum, ϕ 9 mm, Foto von M. MIZZARO.
- Fig. 1. *Upogebia operculata* SCHMITT, NHMW 4531. In alcohol preserved male specimen, from ventral. Note the characteristic round operculum, ϕ 9 mm. Photograph by M. MIZZARO.
- Fig. 2. Seitenansicht von *U. operculata*, NHMW 4532. In Alkohol fixiertes, eiertragendes Weibchen; Carapax-Länge 8 mm. Foto von M. MIZZARO.
- Fig. 2. Egg-bearing female of *U. operculata*, NHMW 4532, in lateral view, preserved in alcohol. Length of carapax 8 mm. Photograph by M. MIZZARO.

Tafel 2, plate 2

- Fig. 3a. NHMW 4533, *Stephanocoenia michelinii* MILNE EDWARDS & HAIME, mit je einer Öffnung von *U. operculata* Gängen im lebenden und toten Skelett, sowie einer wieder verschlossenen Öffnung (—); von *Byrgoma* sp. befallen. Objektlänge 125 mm. Foto von C. REICHEL.
- Fig. 3a. NHMW 4533, *Stephanocoenia michelinii* MILNE EDWARDS & HAIME, with openings of *U. operculata* burrows in the live and dead part of coral, another opening (—) in sealed up again. Note *Byrgoma* sp. invasion. Length of object 125 mm. Photograph by C. REICHEL.
- Fig. 3b. NHMW 4533, Unterseite. Das poröse Skelett der überwachsenen Koralle ? *Colpophyllia* und nebeneinander die Lebensspuren von *U. operculata* und *Lithophaga nigra* (ORBIGNY) (n), mit Schalenresten, sind zu sehen. Foto von C. REICHEL.
- Fig. 3b. NHMW 4533, seen from below, showing the porous skeleton of the overgrown ? *Colpophyllia* and close together the lebensspuren of *U. operculata* and *Lithophaga nigra* (ORBIGNY) (n), with shell remains. Photograph by C. REICHEL.
- Fig. 3c. Formasil-Ausguß der Lebensspuren in NHMW 4533. Zwischen je zwei *U. operculata* Gang-Abschnitten sind Reste von *L. nigra* Gängen (n) zu erkennen. Foto von C. REICHEL.
- Fig. 3c. Silicone cast of lebensspuren in NHMW 4533. Between each two *U. operculata* burrows can be seen remains of *L. nigra* bore holes. Photograph by C. REICHEL.
- Fig. 4a. NHMW 4540, Bruchstück einer abgestorbenen *Acropora palmata* (LAMARCK) mit drei angezeichneten (|) Öffnungen und dem aufgebrochenen Gangsystem von *U. operculata*. Eine Kammer des Bohrschwammes *Cliona lampa* ist mit „c“ markiert. Objektlänge 140 mm. Foto von C. REICHEL.
- Fig. 4a. NHMW 4540, fragment of a dead *Acropora palmata* (LAMARCK) with three marked (|) openings and split open burrows system of *U. operculata*. The chamber of a boring sponge, *Cliona lampa*, is marked "c". Length of object 140 mm. Photograph by C. REICHEL.
- Fig. 4b. NHMW 4540, Seitenansicht des *U. operculata* Gangsystems in *A. palmata*. Beachte die Ausrichtung parallel zur Oberfläche und die Dichte des Korallskeletts. Foto von C. REICHEL.
- Fig. 4b. NHMW 4540, lateral view of *U. operculata* burrow system in *A. palmata*. Note the orientation parallel to the surface and the density of the coral skeleton. Photograph by C. REICHEL.
- Fig. 4c. NHMW 4540, Formasil-Ausguß der Lebensspuren in Fig. 4 a–b. Beachte die Verjüngungen zu den Gangöffnungen. Foto von C. REICHEL.
- Fig. 4c. NHMW 4540, silicone cast of the lebensspuren in fig. 4 a–b. Note the constrictions towards the openings. Photograph by C. REICHEL.

Taf. 3, plate 3

- Fig. 5a. NHMW 4534, Oberfläche einer zusammengeklebten Kalkrotalgen-Kruste mit vier runden Öffnungen (|) von *U. operculata* Gängen. Objektlänge 100 mm. Foto von C. REICHEL.
- Fig. 5a. NHMW 4534, crust of coralline red algae. Pieces glued together, perforated by four round openings (|) of *U. operculata* burrows. Length of object 100 mm. Photograph by C. REICHEL.
- Fig. 5b. Unterseite von NHMW 4534, z. T. ergänzt, mit Lebensspuren von *U. operculata*. Beachte das blind (|) nach oben führende Gangstück (vgl. Abb. 1–2). Foto von C. REICHEL.
- Fig. 5b. NHMW 4534, seen from below, partly restored, with lebensspuren of *U. operculata*. Note a blind ending burrow (!), pointing upwards. Photograph by C. REICHEL.
- Fig. 6a. NHMW 4541, Lebensspuren von *Upogebia*, möglicherweise *U. amboinensis* DE MAN, in abgestorbener *Porites* sp. von Heron Island, Australien. Beachte die Kalkröhren von sessilen Polychaeten und die erhalten gebliebene Feinsedimentablagerung an dem Wandteil (!), der von einem Bohrschwamm löchrig geworden war. Das Loch von einer Ätzmuschel, *Gastrochaena cuneiformis* (SPENGLER), ist mit „c“ markiert (vgl. Fig. 6b). Objektlänge 170 mm. Foto von C. REICHEL.
- Fig. 6a. NHMW 4541, lebensspuren of *Upogebia*, probably *U. amboinensis* DE MAN, in dead *Porites* sp. from Heron Island, Australia. Note the calcareous tubes of sessil polychaets, and the remaining deposits of fine sediment at the burrow wall, which became perforated by a boring sponge. The bore hole of an etching bivalve, *Gastrochaena cuneiformis* (SPENGLER), is marked „c“ (see fig. 6b). Length of object 170 mm. Photograph by C. REICHEL.
- Fig. 6b. Formasil-Ausguß der Lebensspuren in Fig. 6 a. Beachte die weiten erodierten Gangöffnungen mit „fehlendem“ Halsabschnitt. Bauansätze zu neuen Gängen sind mit einem Strich gekennzeichnet, der Gang von *G. cuneiformis* mit „c“. Foto von C. REICHEL.
- Fig. 6b. Silicone cast of lebensspuren shown in fig. 6 a. Note the wide eroded burrow openings with "missing" neck part. Starting burrow branches are marked with a dash, the bore hole cast of *G. cuneiformis* with Photograph by C. REICHEL.

Tafel 4, plate 4

- Fig. 7. NHMW 4535, *U. operculata* Lebensspuren in *Montastrea annularis* (ELLIS & SOLANDER). Die Trennwand aus Feinsediment zwischen zwei Gangabschnitten ist mit einem Pfeil, der mit Kalkrotalgen überzogene Halsabschnitt eines Ganges mit einem Strich angezeigt (siehe Text und Abb. 3). Objektlänge 150 mm. Foto von C. REICHEL.
- Fig. 7. NHMW 4535, *U. operculata* lebensspuren in *Montastrea annularis* (ELLIS & SOLANDER). An arrow marks the wall, consisting of fine sediment, between two burrows. A dash marks the neck of a burrow, encrusted by red coralline algae (see text and text-fig. 3). Length of object 150 mm. Photograph by C. REICHEL.
- Fig. 8. NHMW 4536, noch im meerfrischen Zustand. Lebensspuren und Individuen von *U. operculata* (eines deutlich sichtbar, das andere darunter im Gang versteckt) in lebender *Porites astroides* LAMARCK. Die Verschlüsse der bewohnten und erodierten Gangsystemteile sind mit einem Strich markiert (vgl. Fig. 9 und Abb. 5). Objektlänge 150 mm. Reproduktion von einem Farbdia.
- Fig. 8. NHMW 4536, fresh from the sea. Lebensspuren and specimens of *U. operculata* (one clearly visible, the other hidden in burrow below) in live *Porites astroides* LAMARCK. The closures of the inhabited and eroded part of the burrow system are marked with a dash (see fig. 9 and text-fig. 5). Height of object 150 mm. Reproduction from a colour slide.
- Fig. 9. NHMW 4536, schräg von unten gesehen, zeigt Abschnitte des bewohnten und erodierten Gangsystems von *U. operculata* in *P. astroides*. Die Gangverschlußstellen sind mit einem Strich markiert (vgl. Fig. 8 und Abb. 5). Das Bohrloch einer *Lithophaga nigra* Ätzmuschel ist mit „n“, ein Eingang zum kleinen *U. operculata* Gang (vgl. Abb. 4) ist mit „o“ gekennzeichnet. Foto von C. REICHEL.
- Fig. 9. NHMW 4536, seen from ventral-lateral, showing parts of the inhabited and eroded burrow system of *U. operculata* in live *P. astroides*. The burrow closures are marked with a dash (see fig. 8 and text-fig. 5). The bore hole of an etching bivalve, *Lithophaga nigra*, is marked "n", one entrance to the small *U. operculata* burrow (see text-fig. 4) with "o". Photograph by C. REICHEL.
- Fig. 10a. Detail von NHMW 4536. Die Mündungen von zwei *U. operculata* Gängen in der lebenden Oberfläche von *P. astroides*. Maßstab in cm. Reproduktion von einem Farbdia.
- Fig. 10a. Detail of NHMW 4536. Openings of two *U. operculata* burrows in live *P. astroides*. Scale in cm. Reproduction from a colour slide.
- Fig. 10b. Detail von NHMW 4536. Gangabschnitte von *U. operculata* mit teilweise ausgeprägter Schlammauskleidung. Eine Vertiefung im linken zeigt den Ansatz zu einem neuen Gang an. Maßstab in cm. Reproduktion von einem Farbdia.
- Fig. 10b. Detail of NHMW 4536. Partly mud-lined burrows of *U. operculata*. A notch in the left indicates the beginning of a new burrow branch. Scale in cm. Reproduction from a colour slide.

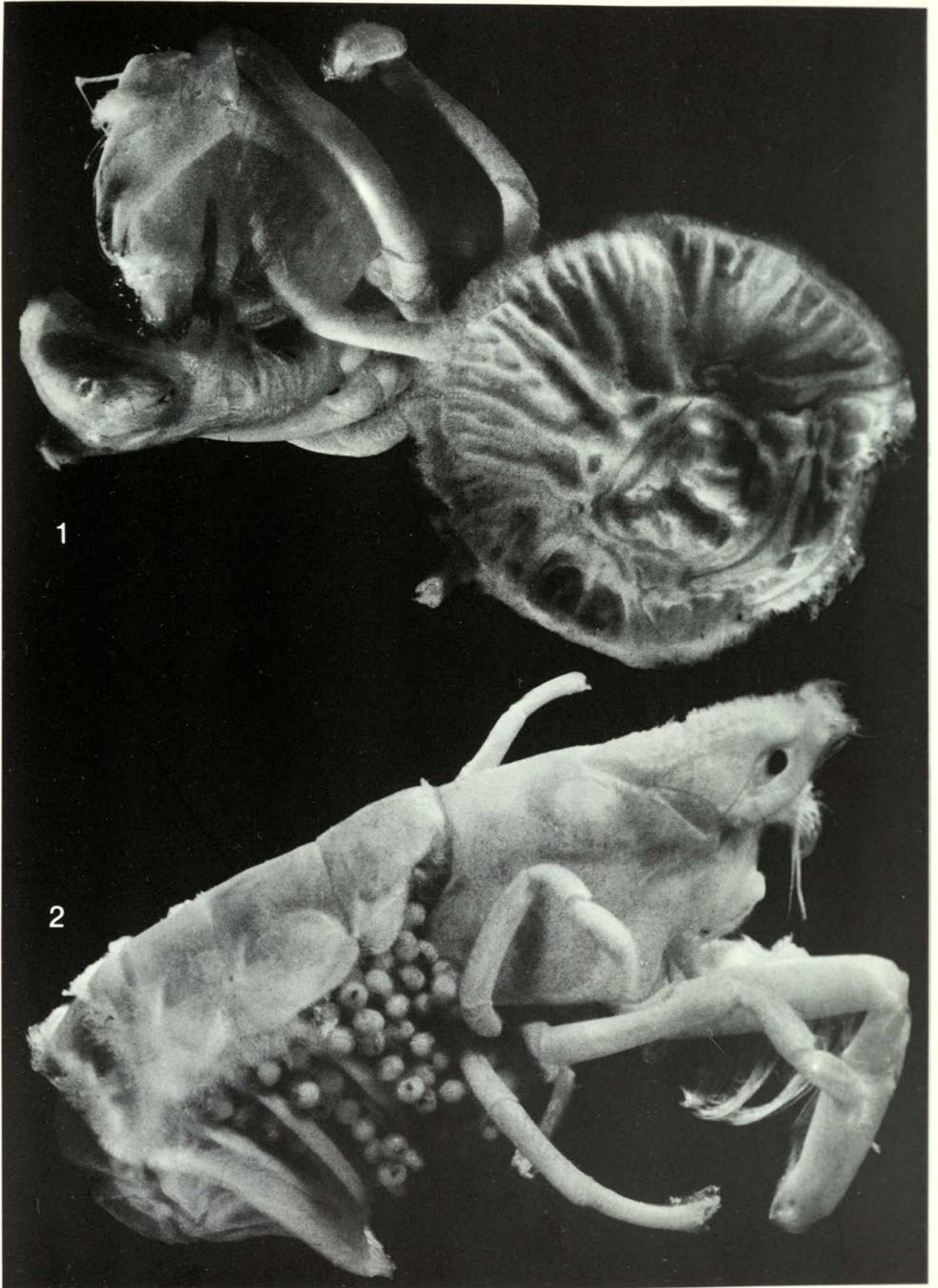
Tafel 5, plate 5

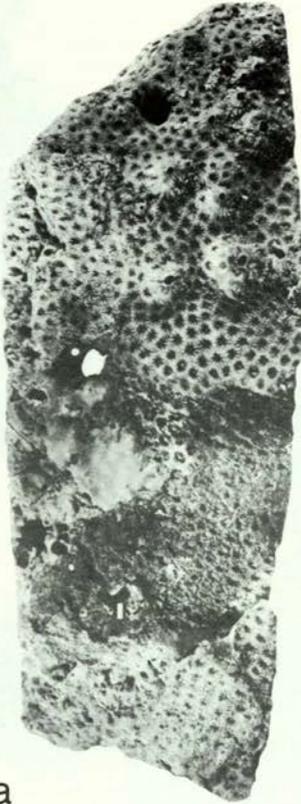
- Fig. 11 a–b. NHMW 4538, zweidimensional ausgerichtetes *U. operculata* Gangsystem in abgestorbener *Colpophyllia natans* (HOULTUYN). Beachte die ungleichmäßige Schlammauskleidung und zwei Bohrlöcher (m) von *Lithophaga malaccana* (REEVE). Der Verschluß des Gangsystems zum erodierten Teil ist mit einem Strich, eine abgeflachte Wandstelle mit einem Pfeil angezeigt. Maßstab in cm. Reproduktion von einem Farbdia.
- Fig. 11 a–b. NHMW 4538, two-dimensionally oriented burrow system of *U. operculata* in dead *Colpophyllia natans* (HOULTUYN). Note the uneven mud lining and two bore holes (m) of *Lithophaga malaccana* (REEVE). The closure of the burrow system towards the eroded part is indicated with a dash, an arrow marks the flat part of a burrow wall. Scale in cm. Reproduction from a colour slide.
- Fig. 12a. Formasil-Ausguß der Lebensspuren in *C. natans* (Fig. 11 a). Die Gänge von *L. malaccana* sind mit „m“, der Verschluß des bewohnten Gangsystems mit einem Strich gekennzeichnet (vgl. Abb. 6). Foto von C. REICHEL.
- Fig. 12a. Silicone cast of the lebensspuren in *C. natans* (fig. 11 a). „m“ indicates bore holes of *L. malaccana*. The closure of the inhabited burrow system is marked with a dash (see text-fig. 6). Photograph by C. REICHEL.
- Fig. 12b. Detail des Formasil-Ausgusses in Fig. 12 a, aus einem anderen Winkel aufgenommen. Beachte die Korallenstruktur am Vorderende des *L. malaccana* Ganges. Foto von C. REICHEL.
- Fig. 12b. Detail of silicone cast in fig. 12 a, viewed from a different angle. Note the coral structure at the anterior end of the *L. malaccana* burrow. Photograph by C. REICHEL.

Fig. 13. NHMW 4539, zweidimensional ausgerichtetes Gangsystem und ein Männchen (in zwei Ansichten) von *U. operculata* in einer abgestorbenen *C. natans*. Beachte die Größenrelation von Gangdurchmesser und Operculum, sowie die Umbauten im Gangsystem (z. B. ein ehemaliger, wieder aufgefüllter Gang ist rechts vom am Rücken liegenden Tier zu erkennen). Objektlänge 110 mm. Reproduktion und Kombination von zwei Farbdias.

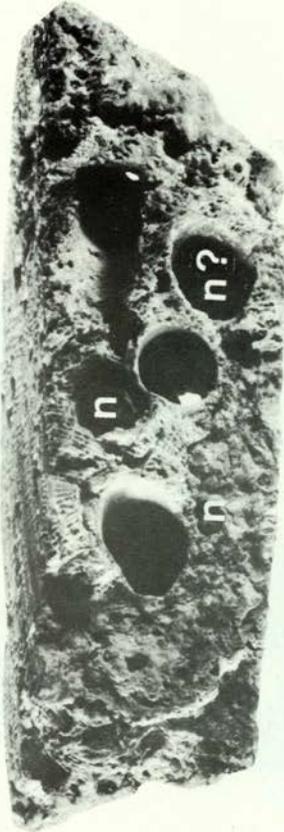
Fig. 13. NHMW 4539, two-dimensionally oriented burrow system and one male specimen (in two views) of *U. operculata* in dead *C. natans*. Note the correlation in size between burrow diameter and operculum, further the reworked burrow system (one branch, to the right of the shrimp, lying on its back, is now completely filled up with sediment). Length of object 110 mm. Reproduction and combination of two colour slides.

Von der Schriftleitung angenommen am 30. Mai 1984





3a



3b



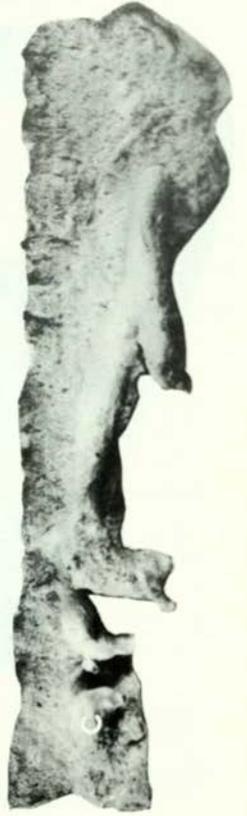
3c



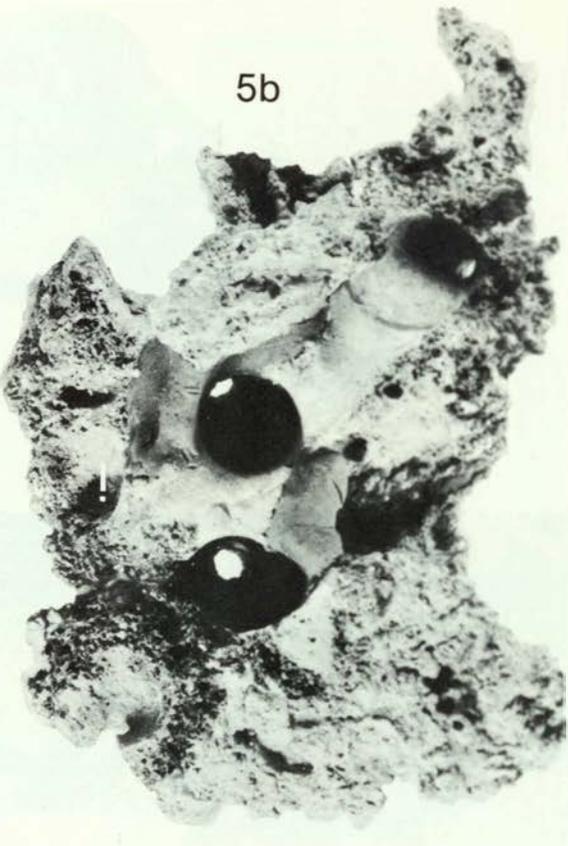
4a

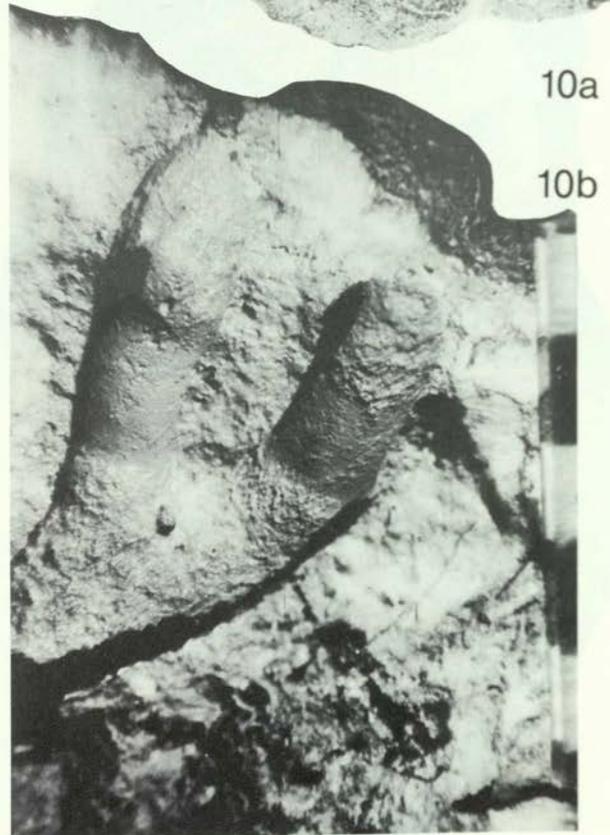
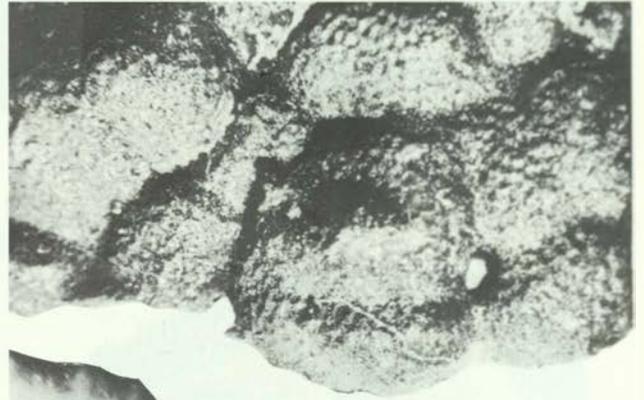


4b



4c

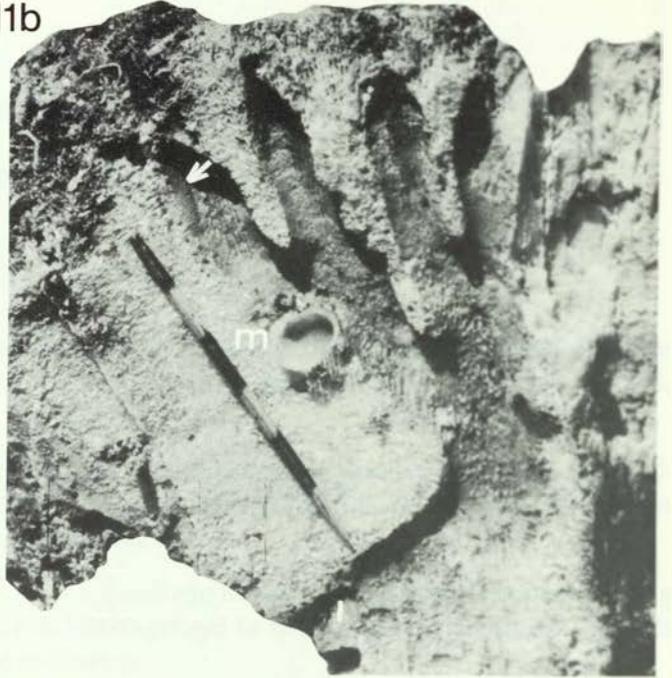




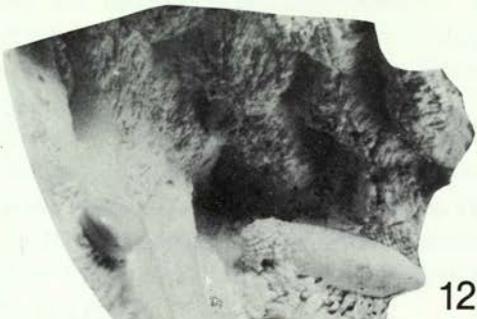
11a



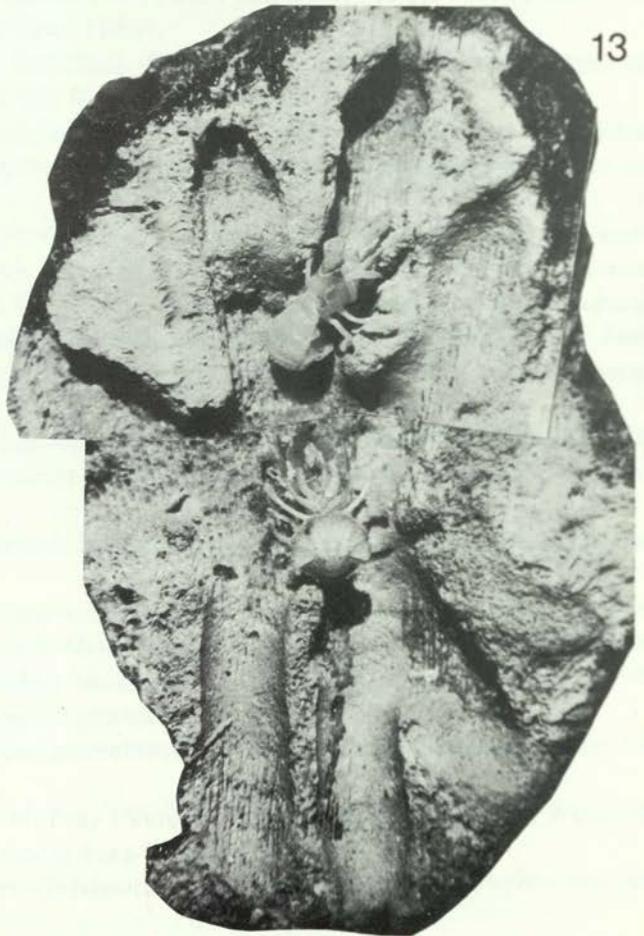
11b



12a



12b



13