

Ätzmuscheln im Ghetto?

Lithophaga (Bivalvia) aus dem Leithakalk (Mittel–Miozän: Badenien) von Müllendorf im Wiener Becken, Österreich.

A ghetto for etching bivalves?

Lithophaga (Bivalvia) in the Leithakalk (Middle–Miocene: Badenian) at Müllendorf, Vienna Basin, Austria.

von

Karl H. Kleemann, Wien*

KLEEMANN, K. H. 1982. Ätzmuscheln im Ghetto? *Lithophaga* (Bivalvia) aus dem Leithakalk (Mittel–Miozän: Badenien) von Müllendorf im Wiener Becken, Österreich. – Beitr. Paläont. Österr., 9 :211–231, Wien.

Z u s a m m e n f a s s u n g. Die Lebensgemeinschaft in den Kolonien der Wirtskoralle *Tarbellastraea reussiana* (MILNE EDWARDS & HAIME, 1850), mit ihren Bewohnern, der Ätzmuschel *Lithophaga* (*Leiosolenus*) *laevigata* (QUOY & GAIMARD, 1835) und dem Rankenfußkrebs *Pyrgoma costatum* SEGUENZA, findet sich im Leithakalk (Corallinaceen-Detritus Kalk) von Müllendorf (Mittel-Miozän: Badenien) im Wiener Becken von Österreich. Die *T. reussiana* Kolonien sind nur in Abdrücken und Steinkernen erhalten, die fast vollständig von den Lebensspuren von *L. laevigata* und den Gehäusen der mitwachsenden Pyrgomen erfüllt sind. Die Ausbildung von charakteristischen Zwischenböden in den Ätzgängen und ihre, der Wuchsrichtung des Wirts, angepasste Orientierung sprechen eindeutig für eine Lebensgemeinschaft. Der Unterschied im Befall von lebendem bzw. totem Substrat liegt in der entgegengesetzten Hauptbohrrichtung, der Zu- bzw. Abnahme des Wohnraums, sowie seiner verschiedenen Verfügbarkeit für Bohrorganismen und in der Ausbildung und Zonierung ihrer Lebensspuren.

Der Massenbefall beruht wahrscheinlich (1) auf Substratmangel – *T. reussiana* ist mit einer im sandigen Biotop eher flächenhaft massigen Wuchsform der einzig brauchbare Wirt für *L. laevigata* – und (2) auf günstigen Ernährungsverhältnissen für Wirt und Bewohner auf Grund von geringer Konkurrenz, nahrungsreichen Meeresströmungen und einer diese fördernde Küstenmorphologie. Ein Vergleich mit der rezenten *Cladocora cespitosa* (L.) wird hinsichtlich Koloniegröße und Umweltbedingungen durchgeführt. Extrem hohe Siedlungsdichte von Lithophagen in einer lebenden Koralle aus dem Golf von Suez zeigt keine wesentliche Verringerung ihrer lebenden Oberfläche durch die sehr kleinen Bohrlochöffnungen und damit keine Gefährdung ihrer Existenz. Selbst innerartliche Raumkonkurrenz erscheint für die Muscheln zweifelhaft, weil weiteres Wachstum der Koralle den Bewohnern und neuen Siedlern Lebensraum garantiert. Da keine offensichtlichen Nachteile für die Wirtskoralle auftraten, werden die Ätzmuscheln als Kommensalen angesehen.

S u m m a r y. An association of a colonial host coral and its inhabitants is found in the Leithakalk (corallinacean detritic limestone, Middle-Miocene: Badenian) at Müllendorf in the Vienna Basin of Austria. The association comprises: the coral *Tarbellastraea reussiana* (MILNE EDWARDS & HAIME, 1850), the date mussel *Lithophaga* (*Leiosolenus*) *laevigata* (QUOY & GAIMARD, 1835), and the barnacle *Pyrgoma costatum* SEGUENZA. The corals are preserved only as casts and internal moulds. They are almost completely penetrated by the lebensspuren of *L. laevigata* and filled with the shells of *P. costatum*. The development of typical laminar structures in the bore holes as well as their orientation, which is correlated to coral growth, presents conclusive evidence for a biological association.

The difference between the infestation of living or dead substratum lies in the opposing direction of the main boring activity, in the increase or decrease of living space in the biotope, substrate—availability for boring organisms, and in the development and zonation of their lebensspuren.

The massive infestation appears to be the result of (1) lack of substratum (*T. reussiana* having a rather plain massive growth in the sandy biotope and being the only suitable host for *L. laevigata*) and (2) a beneficial food situation for host and inhabitants (little competition, nutrient rich currents of the sea, and a favorable morphology of the shore).

Colonial growth and environmental factors are compared with those of Recent *Cladocora cespitosa* (L.). Extremely high population density shows no significant reduction of the living coral surface, as the bore hole orifices are very small and do not endanger the hosts existence. Because further growth of the coral is a guarantee for living space to inhabitants and new settlers, intraspecific competition among the bivalves does not appear to take place. As no obvious disadvantages are evident to the hosts, the etching bivalves are regarded as commensals.

Einleitung

Einundfünfzig Jahre nach der Beschreibung des Massenvorkommens von fossilen Bohrmuscheln aus dem Mittel—Miozänen Leithakalk von Müllendorf im Burgenland durch KÜHNELT (1931) soll dem Phänomen erneut Rechnung getragen und eine Interpretation der Umstände und Lage aus heutiger Sicht gegeben werden. Das Interesse an der Lebensweise von Muscheln in Korallen hat in den letzten Jahren stark zugenommen, wie sich an einer Reihe wissenschaftlicher Veröffentlichungen zeigt. Dabei sind hier, der gegenständlichen Situation entsprechend, besonders jene von Interesse, die Assoziationen mit lebenden Korallenstöcken behandeln (GOHAR & SOLIMAN, 1963; HADFIELD, 1976; HIGHSMITH, 1980; KLEEMANN, 1977, 1980a; MORTON & SCOTT, 1980; SCOTT, 1980; SOLIMAN, 1969; WILSON, 1979). Eine so hohe Besiedlungsdichte, wie sie die fossilen Funde von Müllendorf vor Augen führen (Abb. 1), wurde meines Wissens nicht wieder beschrieben.

Waren die damaligen Verhältnisse überoptimal und deswegen nur einmal und örtlich sehr begrenzt anzutreffen, weil die beteiligten Organismen sich dort aus bestimmten Einflüssen und Umständen zu sehr vermehrten, sich die Lebensgemeinschaft übersteigerte und bei Verschlechterung der Bedingungen zusammenbrach?

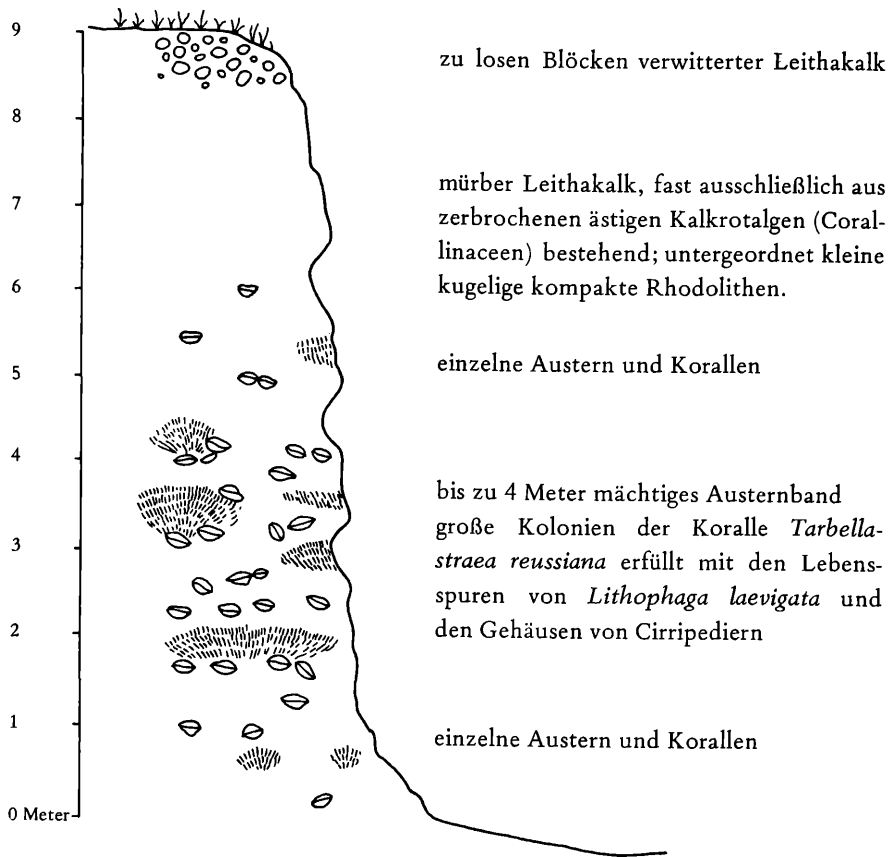
Fundort der Lebensgemeinschaft

Die Steinbrüche des Müllendorfer Kreidewerks liegen nordwestlich vom Ort an der Straße nach und nahe der Gemeindegrenze gegen Hornstein am Südwestrand des „Äußeren Berges“ des Leithagebirges im Wiener Becken (TOLLMANN, 1955: Abb. 2). Die hier anstehenden Leithakalke liegen über dem kristallinen Untergrund und werden stratigraphisch ins Mittel-Miozän (Badenien, obere Sand-schaler-Zone) eingestuft (TOLLMANN, 1955).

In allen Steinbrüchen besteht das Sediment vorwiegend aus kreidig erhaltenem Detritus ästiger Kalkrotalgen (Corallinaceen). Die einzelnen Steinbrüche sind grob in 3 Gruppen einzureihen. Die topographisch höher gelegenen zeigen eintönige, kreidige und ungeschichtete Sedimente aus zerbrochenen Corallinaceen-Ästchen. Kaum gerundete Quarzkörner, Glimmerplättchen und kleinere Gerölle zeigen den kristallinen Untergrund an, der aber nicht aufgeschlossen ist.

Die topographisch tiefsten Steinbrüche (27 u. 28 in TOLLMANN, 1955) zeigen oben eine deutliche, plattig verwitternde Schrägschichtung. Darunter befinden sich im Corallinaceen-Grus eingebettete Muscheln (hier überwiegend Pitarien) und Korallen in Lebensstellung.

Letztere finden wir vor allem in den darüberliegenden Steinbrüchen (29' und 29 in TOLLMANN, 1955). Ein Profil daraus ist in der Text-Fig. 1 schematisch dargestellt. In ihm wird die Eintönigkeit der oberen Aufschlüsse durch ein flach nach SW ins Becken abfallendes Austernband unterbrochen. Seine Mächtigkeit beträgt 2 bis 4 m, bei einer Relieffhöhe bis zu einem Meter. Große Meereswellen dürften hier erstmalig Grundberührung gehabt und dieses Relief verursacht haben, sofern es sich nicht um Rinnen im Schuttkegel handelt. Sicherlich lebte die hier beschriebene Lebensgemeinschaft



Text-Fig. 1: Schematisches Profil der W-Wand im Steinbruch 29 von Müllendorf (gegenüber dem stehengelassenen Pfeiler, nach TOLLMANN, 1955: Abb. 2).

in mehreren Metern Wassertiefe, wohin die normale Wellenbewegung nicht mehr reicht. Das beweisen die Korallen in Lebensstellung, die nur innerhalb des Austernbandes und über bzw. unter diesem vorkommen, soweit auch dort vereinzelt Austern auftreten. Die Korallen siedelten wahrscheinlich primär auf den Austernschalen, die relativ stabiles Substrat darstellten und den Schwerpunkt trotz der aufwachsenden Kolonien lange tief unten halten. Austern und Korallen sind von Bohrorganismen stark befallen. Bezüglich weiterer Faunenelemente sei auf KÜHNELT (1931) und die Dissertation von REIDL (1937) verwiesen.

Die *Tarbellastraea-Lithophaga-Pyrgoma* Lebensgemeinschaft

Tarbellastraea reussiana (MILNE EDWARDS & HAIME, 1850). Die massige hermatypische Steinkoralle *T. reussiana* (nach KÜHN, 1963: 64) lieferte die Grundlage für die Lebensgemeinschaft, indem sie für die anderen Glieder Wohnraum im Skelett zur Verfügung stellte. Sie ist die vorherrschende Korallenart am Fundort. Ihre Wuchsform ist im allgemeinen mehr kugelig, jedoch finden sich in Müllendorf in Anpassung an den Lebensraum auffallend viele eher flächig ausgebreitete Formen (Abb. 1), die bis zu 2 m Breite erreichen; möglicherweise durch Zusammenwachsen benachbarter Kolonien. Dadurch wird auf dem unverfestigten Boden ein Umstürzen der Korallen durch Wasserbewegung sehr erschwert. Außerdem wird so der Auflagedruck pro Flächeneinheit und damit die Gefahr des Einsinkens ins Sediment – einem Kalksand – stark verringert. Die auf den ehemals lebenden Oberflächen von *T. reussiana* siedelnden Bewohner des Korallenskeletts sind nach KÜHNELT (1931): *Lithodomus* cf. *aturensis* (COSSMANN & PEYROT, 1914) bzw. *Pyrgoma costatum* SEGUENZA.

Lithophaga (Leiosolenus) laevigata (QUOY & GAIMARD, 1835). Die Bestimmung der Ätzmuschelart wäre wegen des allgemein schlechten Erhaltungszustandes der fossilen Reste (Abb.1) auch heute kaum möglich. Bei einem Fundstück (NHMW 1981/29) aus dem Müllendorfer Steinbruch blieb aber ausnahmsweise neben dem Steinkern nicht nur ein Teil der Schale, sondern günstigerweise auch ein Abdruck von der charakteristischen Inkrustation derselben erhalten (Abb. 3). Mittels dieses klaren Merkmals kann die Bestimmung des Individuums erfolgen. Es gehört der Art *L. laevigata* an. Sie ist die weitverbreitetste von den auf lebenden Wirtskorallen beschränkten Arten (KLEEMANN, 1980a: 25 ff).

Derzeit können die dort aufgeführten Wirtskorallen und Fundorte wie folgt ergänzt werden: Korallen aus dem Roten Meer, Golf von Suez, ca. 60 km S von Suez an der afrikanischen Seite bei Ain Souchna im Feber 1981 von den Kollegen OTT, VELIMIROV, STACHOWITSCH und WURZIAN gesammelt:

Montipora sp. (Abb. 4) und *Cyphastrea microphthalmia* (LAMARCK, 1816) (Abb. 5, 7, 8).

Korallen aus dem Ost-Pazifik, Golf von Panama, (eigene Beobachtungen 1981 und 1982):

Pavona varians VERRILL, auch als Rollform (GLYNN, 1974) zu finden, von den Perlen Inseln (Contadora und Saboga Insel). *P. clivosa* VERRILL von der Insel Contadora. *Porites panamensis* VERRILL, auch als Rollform häufig zu finden, von den Perlen – und Taboga Inseln.

P. lobata DANA, seltener als Rollform zu finden, von den Perlen Inseln und der Insel Uraba, bei Taboga.

Im Golf von Panama und bei Lizard Island, Großes Barriere Riff von Australien, werden die Wirtskorallen der Gattung *Porites* gegenüber anderen Wirten von *Lithophaga laevigata* bevorzugt. Die höhere Besiedlungsdichte ist auf den ersten Blick ersichtlich und fällt insbesondere bei den meist kleinen und inkrustierenden Kolonien von *P. panamensis* auf. In den massigen Kolonien von *P. lobata* sind Besiedlungsdichten zu beobachten, die den fossilen von Müllendorf zumindest sehr nahe kommen (Abb. 9).

In Tabelle 1 sind einige Größenwerte von *L. laevigata* in Relation zu den Bohrlöchern aufgeführt.

Tabelle 1: Größenrelation von *Lithophaga laevigata* Individuen und ihren Bohrlöchern

Muschelmaße (in mm)			Bohrlochmaße (in mm)			Wirtskoralle, Fundort
Länge	Höhe	Breite	Länge	Durchmesser	Öffnungsweite	
31	11,6	10	36,5	12	6	<i>Porites lobata</i> , Uraba I
34	11,7	11,2	41,5	13,5	5	
27,6	9,6	8,7	35	10,5	5	
22,9	8,5	7,6	30	9	5	
12	5,3	5,1	14,5	6	2	
19	7,6	6,7	23	9	3	
12	5	?	14,5	5	2	
25,5	9,6	8,7	31	10,5	5	
18,6	6,4	5,9	23	7,5	3,5	
21,3	7,7	6,8	27	9	3,5	
35,5	11,8	10,2	45	12,5	4,5	„ <i>Pavona clivosa</i> , Contadora I
20	8,2	7,2	26	9,5	3,5	

An dem besonderen Fundstück (Abb. 3) haftet noch ein Steinkern eines Korallenpolypen von *Tarbellastraea reussiana*. Verschiedene Lithophagenarten innerhalb eines lebenden Korallenstocks sind selten (KLEEMANN, 1980a). Aus diesen Gründen ist die Wahrscheinlichkeit sehr groß, daß *L. laevigata* (= *L. cf. aturensis* KÜHNELT, 1931) jene massenhaft auftretende Ätzmuschel von Müllendorf ist.

Pyrgoma costatum SEGUENZA. Die systematische Zuordnung des Cirripediers (Rankenfußkrebsses) *P. costatum* (nach KÜHNELT, 1931) wurde nur auf seine Gattungszugehörigkeit überprüft. Nach DARWIN (1851) unterscheidet sich *Pyrgoma* von *Creusia* durch das Fehlen der 4 Suturen in der

Mauerkrone, die bei *Pyrgoma* zu einem Stück verwachsen ist (Abb. 10). Beide Gattungen siedeln auf lebenden Steinkorallen, von denen sie sich seitlich überwachsen lassen.

Der Massenbefall und seine vermutlichen Ursachen

Es wäre freilich erst über die Bildung dieser höchst interessanten Assoziation von Korallen, Ätzmuscheln und Rankenfußkrebse zu diskutieren: Experimentell ist meines Wissens darüber noch nicht gearbeitet worden. Wir wollen sie hier der Einfachheit halber bloß als gegeben zur Kenntnis nehmen und uns primär Gedanken über den Massenbefall machen.

KÜHNELT (1931: 245) schrieb: „Da die relativ schnellwüchsigen Nulliporen (= Corallineen) kein geeignetes Substrat für Bohrmuscheln sind und auch die Austernschalen nur schwer angegriffen werden können, konzentrierte sich die Wirkung der kleinen Lithodomusart auf die herumliegenden Korallenblöcke. Die Korallen dürften ohnehin ziemlich weit vom Optimum ihrer Lebensbedingungen entfernt gewesen sein und leisteten daher den Lithodomen keinen unüberwindlichen Widerstand wie schnellwüchsige Korallen, die eindringende Parasiten überwachsen und zum Absterben bringen können“, und kam zu der Auffassung, vorwiegend im Mangel an besiedelbarem Substrat die Ursache für den Massenbefall gefunden zu haben.

Der Schlußfolgerung stimme ich bei, wenngleich aus anderen Gründen. Ich würde die Situation so interpretieren: Für *Lithophaga laevigata* kamen auch im Miozän (Badenien) nur lebende Korallen als Wirte in Betracht. Infolge dessen blieb auch damals von vornherein relativ wenig besiedelbares Substrat für *L. laevigata* übrig, ganz besonders in Müllendorf, wo andere Korallenarten als *Tarbellastraea reussiana* eine untergeordnete Rollen spielen. KÜHNELT (1931: 243) erwähnt in der Begleitfauna eine „Koralle mit großen Kelchen“, wahrscheinlich *Acanthastraea horrida* (REUSS, 1860). Von dieser behauptet KÜHN (1963: 107), ohne KÜHNELT (1931) zu berücksichtigen, daß ihre Steinkerne, namentlich bei Müllendorf, ganze Bänke bildeten. Nur Einzelfunde können bestätigt werden. In der Sammlung des Instituts für Paläontologie der Universität Wien befindet sich auch ein Handstück mit der Bezeichnung *A. turrita* (REUSS) von Müllendorf. *Porites* sp. und *Diploastraea* sp. werden in der Dissertation von REIDL (1937) genannt. Letztere ist nach seiner Abb. 57 eine *A. horrida*. Nur in der W Wand, etwas nördlich gegenüber dem stehengelassenen Pfeiler im Steinbruch 29 (TOLLMANN, 1955), finden sich unterhalb des Austernbandes auch feinästige Korallen (*Porites* ? sp.) ausgesprochen zahlreich. Sie dürften ebenfalls zu Lebzeiten von Ätzmuscheln befallen gewesen sein. Eine genauere Untersuchung ist vorgesehen. Die Müllendorfer Austernschalen werden zwar auch häufig von Ätzmuscheln, aber von anderen Arten befallen, die auf totem Substrat siedeln; z. B. von *L. avitensis* (HÖRNES, 1870), = *L. (Lithophaga) ? nigra* (ORBIGNY, 1842) (KLEEMANN, im Druck a).

Entgegen der Meinung von KÜHNELT (1931) und REIDL (1937) dürften für *T. reussiana* die Lebensbedingungen trotz des extrem hohen Befalls durch *L. laevigata* (und des zusätzlichen Befalls durch *Pyrgoma costatum*) keineswegs sehr schlecht gewesen sein. Sonst hätten sich nicht so viele Kolonien von Kopfgröße und mehrere bis zu 1 m Durchmesser und über 30 cm Höhe (KÜHNELT, 1931: 241, Taf. 22, Fig. 1) entwickelt (Abb. 1). Es war für die Korallen vielleicht sogar von Vorteil, innen weitgehend hohl zu sein, dadurch weniger Gewicht zu erreichen und so auf dem sandigen Meeresgrund nicht zu versinken, sondern sich „schwimmend“ an der Oberfläche des Sediments zu halten. Die brotlaibartige Ausbildung der größten Kolonien, zusammen mit dem an rezenten Korallen beobachteten Verhalten, sich von Sediment zu befreien (z.B. SCHUMACHER, 1977), trugen sicher dazu bei. Andererseits sind zunehmende Größe und Individuenzahl nicht unbedingt ein Garant für Wohlbefinden und Lebensqualität. Anthropomorph betrachtet könnte man die hier beschriebene Situation als Symptom für die pathologische Entwicklung einer Lebensgemeinschaft halten: als ein „Aus dem Gleis Geraten“ des verträglichen Befalls durch Ätzmuscheln, das zu einer Überbevölkerung, zu einem Leben im Ghetto und schließlich zum Untergang führte.

Die weite rezente Verbreitung von *L. laevigata* und die lange Liste ihrer Wirtskorallen spricht eindeutig dagegen (siehe weiter oben und KLEEMANN, 1980a). Vielmehr dürfte eine generelle Änderung der Umweltsbedingungen am Ende des Badenien (STEININGER et al., 1978) die Ursache für das Ver-

schwanden dieser Lebensgemeinschaft gewesen sein.

Die Schnellwüchsigkeit von Korallen (KÜHNELT, 1931: 245) halte ich für keinen wirksamen Schutz vor Ätzmuschelbefall, sonst müßte man in den am langsamsten wachsenden Korallen die relativ größten Ansammlungen feststellen. Auch über die Auswirkungen von Skelettbeschaffenheit und Wuchsform der Korallen auf die Besiedlungsdichte bestehen verschiedene Auffassungen (z.B. CONNELL, 1973; HIGHSMITH, 1981). In beiden Arbeiten wurde versucht, aus Beobachtungen an verschiedenen Korallen über ihren Befall durch Bohrorganismen (insbesondere *Lithophaga*) zu generalisieren, ohne die Eigenheiten dieser Arten und ihrer, auch bei gleicher Gattungszugehörigkeit, oft stark abweichenden artlichen, speziellen Lebensweise zu berücksichtigen. Die solchermaßen erhaltenen Ergebnisse und gezogenen Schlußfolgerungen zeigen in meinen Augen ein verzerrtes Bild der Gegebenheiten (KLEEMANN, 1980a: 19, betreffend CONNELL, 1973: 234). Folglich ist auch der Schlußsatz in KÜHNELT (1931: 249), der besagt, "daß der größte Teil der von rezenten Lithodomusarten bekannten biologischen Eigentümlichkeiten bei d e r fossilen Form (gemeint ist *L. cf. aturensis*) wiedergefunden werden konnte, was zu dem Schluß berechtigt, daß die *Lithodomus*-A r t e n ihre Lebensweise seit dem Miozän nahezu unverändert beibehalten haben", nur bedingt richtig. Insofern nämlich, als sich manche Arten seit dem Miozän – und in einem speziellen Fall weit darüber hinaus (KLEEMANN, 1980b) – nahezu nicht geändert haben, weder hinsichtlich der äußeren Morphologie noch hinsichtlich ihrer Lebensweise. Die Anpassung und Spezialisierung muß viel früher stattgefunden haben. Eine entwicklungsgeschichtliche Lesart, es handle sich bei *L. cf. aturensis* um einen gemeinsamen Vorläufer mehrerer rezenter Arten, die teils lebendes, teils totes Substrat bewohnen, wäre von mir jedenfalls abzulehnen (KLEEMANN, 1980a, 1980b, im Druck b).

Die Erklärung für das massenhafte Vorkommen von *L. laevigata* sehe ich in den örtlich sehr speziellen Umweltbedingungen. Primär mangelte es wohl am Substrat. Denn wahrscheinlich war *Tarbellastraea reussiana* die einzige Wirtskoralle, die im beschriebenen Biotop in Frage kam. Zumindest für einen Massenbefall taugten die wenigen anderen Arten aufgrund ihrer Wuchsform nicht, selbst wenn sie, wie die feinästige *Porites* ? sp., Ätzmuschelbefall zu Lebzeiten verzeichneten. Das gegenüber einem Korallenriff karge und fast monotone Vorkommen ist wohl darauf begründet, daß nur wenige stockbildende Arten auf Weichböden gedeihen können. (Wir sehen hier von den interessanten Rollformen, "coralliths" (GLYNN, 1974), ab. Sie entstehen nicht nur bei entsprechend starker Wellenbewegung im seichten Wasser (am Riffdach von Heron Island, Großes Barriere Riff von Australien, und im Littoral der Perlen Inseln, Golf von Panama, selbst beobachtet), sondern werden auch durch biotopische Faktoren hervorgerufen (GLYNN, 1974).

Aus dem Mittelmeer ist die rezente *Cladocora cespitosa* (L.) bekannt. Sie bildet, in der nordadriatischen Flachstufe am Eingang des Limski-Kanals in Istrien, Kolonien in überdurchschnittlicher Menge und Größe bis zu 2 m Durchmesser und 0,5 m Höhe (A.SVOBODA, pers. Mitt., Abb. 2). Das beruht sicher auf einem reichen Nahrungsangebot bei gleichzeitig geringer Konkurrenz. Mit dem Kanal als reiches Primärproduktionsgebiet im Rücken (es wird für eine Muschelzucht augenützt), wirken sich die Gezeitenströme vor allem als Nahrungszubringer verstärkt aus und sorgen für erhöhten Wasseraustausch auch in größerer Tiefe (um 25 m).

Ähnliche Gründe, mit kleinräumiger Auswirkung, könnten zu den Korallenansammlungen und großen Kolonien im Steinbruch 29 (nach TOLLMANN, 1955) geführt haben. Der "Äußere Berg", 394 m hoch, ist vom Hauptrücken des Leithagebirges (464 m) durch eine von WSW nach ONO verlaufende Talfurche von 20 bis 60 m Tiefe getrennt (REIDL, 1937: 3). Auf Seite 75 vermutet REIDL eine zwischen dem Leitha- und dem Rosaliengebirge verlaufende Meeresströmung, die begünstigend auf das Korallenwachstum gewirkt habe.

Als Wirt bot *T. reussiana*, mit viel längerer Lebenserwartung gegenüber den Eindringlingen, für mehrere Generationen von *L. laevigata* Unterkunft. Die hohe Reproduktionsrate und rasche Generationenfolge der Muscheln führte, wegen des knapp bemessenen Wohnraumes, bis zum vollständigen Ausnützen desselben. Dadurch ist das Innere vieler Korallenstöcke fast zur Gänze von Bohrlöchern durchsetzt (Abb. 1). (Vergleiche den Abschnitt über 'Grundsätzliche Unterschiede zwischen totem und lebendem Substrat hinsichtlich Ätzmuschelbefall').

Ein rezentes Beispiel aus dem Golf von Suez

Wieso eine derart hohe und wahrscheinlich maximale Befallsrate stattfinden konnte, ohne die Existenz der Wirtskoralle und damit auch diejenige der von ihr beherbergten Muscheln zu gefährden, läßt sich an einem rezenten Beispiel aus dem Golf von Suez darstellen (Abb. 7). Die vom organischen Gewebe gesäuberte Korallenoberfläche läßt eine Reihe kleiner Bohrlochöffnungen erkennen, die im lebenden Zustand, insbesondere bei ausgestreckten Polypen, leicht zu übersehen oder gar nicht wahrnehmbar wären, wenn man nicht gezielt danach suchte (vgl. Taf. 3 in MORTON & SCOTT, 1980). Dennoch zeigt die Koralle eine den Müllendorfer Funden durchaus vergleichbare Besiedlungsdichte im Inneren (Abb. 8). Das Skelett ist von den Bohrlöchern wabig durchsetzt und bis auf minimale Reste abgebaut. Bohrloch grenzt an Bohrloch und liegt parallel zur Wuchsrichtung der Koralle (KLEEMANN, 1980b: 234). Die Zwischenwände bieten, obwohl gelegentlich durchbrochen, infolge der von den Muscheln abgeschiedenen Kalktapeten, insbesondere im distalen Teil der peripher lebenden Korallenkolonie genügend starken Halt und festen Untergrund. Sie wird, ähnlich wie das Dach einer spätgotischen Kathedrale, von schlanken Pfeilern und Wänden getragen, die oben in ein vielfaches Kuppelgewölbe übergehen. Dieses besteht aus den Hinterenden der Bohrlöcher mit ihren Öffnungen, welche kurzhalsigen Flaschenoberhälften ähneln. Da die Korallenoberfläche in unserem Fall hügelig ausgebildet ist, treten die Öffnungen unregelmäßig verteilt auf. Sie sind klein (Tab. 2), in ihrem Umriss herkömmlichen Schlüssellochern ähnlich, und ihr Anteil an der lebenden Korallenoberfläche ist geringfügig (Abb. 7).

Tabelle 2: Größenrelation von Längen, Breiten und Öffnungsweiten der Bohrlöcher (und den Maßen — alle in mm — der zugehörigen Ätzmuscheln soweit vorhanden) vom rezenten Beispiel aus dem Golf von Suez (Abb. 7–8).

Muschelmaße	(benützte)		
	Lochlänge	Lochbreite	Öffnung
8,5 – 3,1 – 2,9	13	4,5	1
	11	3,5	1,5
	16	5	1,5
	17	5	1,5
	17	5	2
19	21	6	2
	25	7	2
	30	7	2
	28	7	2,5
15,1 – 5 – 4,7	22,5	6	2,5

Zum Vergleich *Lithophaga laevigata* aus *Psammocora contiga* (KLEEMANN, 1980 a Fig. 17):

6,3 – 2,9 – (1,5 x 2)	8	3,5	
9 – 3,6 – (1,8 x 2)	12	4	1,5
18 – 7,2 – (3,5 x 2)	23,5	7	3

Letzteres ist wohl der ausschlaggebende Grund dafür, weshalb die Wirtskoralle von diesen Lithophagen so gut wie gar nicht behindert wird, bzw. zumindest keinen deutlich sichtbaren Schaden erleidet. (Im Unterschied zu jenen Formen, die in abgestorbenen Teilen, vorwiegend in der Basis bohren und den festen Halt der Wirte am Untergrund gefährden).

In dem Maß wie das "Dach" der Koralle in die Breite und Höhe wächst, können die darunter befindlichen Muscheln mitwachsen. Sollte, wie im obigen Fall und den entsprechenden Beispielen von Müllendorf, im Inneren der Koralle kein Platz mehr sein, garantiert dennoch das Korallenwachstum eine weitere Entwicklungsmöglichkeit für die vorhandenen Bewohner und bietet neuen Siedlern zusätzlichen Raum. Diese bohren dann bereits in früheren Stadien vorwiegend rückwärts (vgl. weiter unten). Ein sich von den Wirtskorallen Überwachsenlassen, wie es GOHAR & SOLIMAN (1963) und SOLIMAN (1969) annehmen, findet nicht statt (KLEEMANN, 1980a: 18). Danach müßten die Lochöffnungen in Form und Größe dem weitesten Innendurchmesser der Löcher entsprechen. Dies ist, wie wir gesehen haben, keineswegs der Fall.

Zur Lebensweise der Korallenbewohner

Die häufig auch neben Lithophagen in lebenden Korallen vorkommenden Rankenfußkrebse der Gattung *Pyrgoma*, dürften hingegen tatsächlich nur mit dem Korallenwachstum Schritt halten, ohne aktiv zu bohren. Je nachdem, ob dieses langsamer oder schneller vor sich geht, entstehen eher flache breitere oder hohe schmalere, konische, sich nach oben erweiternde Kegel (ABEL, 1928: Taf. 1, Abb. 6, Taf. 2, Abb. 3; KÜHNELT, 1931: 245, Taf. 23, Fig. 3c). Sie werden von den Basalplatten gebildet. Auf diesen sitzt, etwas abgehoben, als Abschluß und in voller Breite die verschmolzene Mauerkrone (PETRICONI, 1977: Abb. 4a).

Die Lithophagen in lebenden Korallen nützen ihre Fähigkeit zu ätzen, je nach den gebotenen Umständen, nach verschiedenen Richtungen. In jungen Stadien werden sie in der Mehrzahl der Fälle vorwiegend vorwärts nach innen bohren (Ausnahme siehe oben). Daß die Wuchsgeschwindigkeit in dieser Zeit diejenige ihrer Wirte übertreffen kann, wurde an anderer Stelle gezeigt (KLEEMANN, 1980a: 18). Erst ausgewachsene Exemplare müssen durch rückwärtiges Ätzen und Verlängern des Bohrlochs das andauernde Wachstum ihrer Wirtskoralle ausgleichen, um nicht frühzeitig zu sterben (Abb. 6). Die im Vergleich zu Ätzmuscheln der Gattung *Gastrochaena* kurzen Siphonen der Lithophagen würden sonst bald nicht mehr bis zur Oberfläche reichen und nicht mehr aktiv die Bohröffnungen erweitern, freihalten und den Wasseraustausch gewährleisten können. Es käme zum Schließen der Öffnungen durch Korallenskelettablagerungen und dadurch zum Absterben der eingeschlossenen Muscheln. Wahrscheinlich ist die Reihenfolge aber umgekehrt. Erst nach dem Tod von Muscheln oder Krebsen kann die Koralle ungehindert den ausgesparten Platz wieder für sich beanspruchen. Daß auch Muscheln geringer Größe überwachsen werden, beweist in meinen Augen noch keinen Kampf mit dem Wirt, sondern läßt neben Altersschwäche noch andere Todesursachen wie Nahrungsmangel und Krankheiten vermuten. Würde man die durchschnittliche Lebensdauer der Muscheln und Krebsen in lebenden Korallen, so könnte man, ausgehend von den Ausmaßen ihrer Lebensspuren bzw. Gehäuse, auf die tatsächliche Wuchsgeschwindigkeit der Wirte schließen.

Entstehung charakteristischer Lebensspuren

Die Lebensspuren von Lithophagen in lebenden Korallen zeigen ein charakteristisches Merkmal: die mehrfachen Kappenbildungen (= Zwischenböden) in ihren unteren vorderen Abschnitten (Abb. 6; KÜHNELT, 1931: 246, Text-Fig. 2; GOHAR & SOLIMAN, 1963; KLEEMANN, 1980a: Fig. 16, 37). Sie bestehen meiner Meinung nach nicht aus hineingeschwemmtem und mechanisch verfestigten Detritus (KÜHNELT, 1937: 246), sondern sind aus dem Mantelsekret ausgefällte Rückstände; möglicherweise mit Anteilen von "Bohrstaub" (KLEEMANN, 1973: 387), der nicht in Form von Pseudofeces abtransportiert wurde. Diese Rückstände sammeln sich am Vorderende und im Ligamentbereich der Muscheln auf den Schalen an. Die Ablagerungen sind von gleicher, im feuchten Zustand meist weicher und nicht haftender Beschaffenheit. (Im deutlichen Gegensatz zur charakteristischen Inkrustation an den Schalenhinterenden (KLEEMANN, 1977, 1980a, im Druck b). Hebt sich nun die Muschel auf ein neues, der Korallenoberfläche näher liegendes Niveau im frisch verlängerten und nötigenfalls erweiterten Bohrloch, kann ihr vorderer Abdruck im alten Niveau erhalten bleiben. Bei Wiederholung des Vorgangs entstehen als Folge schalenförmige Zwischenböden (Abb. 6), nicht aber als seine Ursache (vgl. KÜHNELT, 1931: 246). Jeder Zwischenboden entspricht einem von der Muschel im Bohrloch länger innegehabten Niveau, das allenfalls auch noch durch korrespondierende Byssusanheftungsstellen dokumentiert sein könnte (KLEEMANN, 1974a). Als substratfestigende Maßnahme können nicht nur die Bohrlochwände im Siphobereich, sondern auch die Zwischenböden mit festen Kalktapeten ausgeführt sein. Das über das Jahr ungleich stark verteilte Wachstum der Korallen, welches sich in Wachstumsstreifen unterschiedlicher Dichte im Skelettaufbau ablesen läßt (WEBER & WHITE, 1977; HIGHSMITH, 1979), und das schubweise Wachstum der Muscheln wird das Sei-nige zum Zustandekommen der beschriebenen Lebensspuren beitragen.

Die Rankenfußkrebse (*Pyrgoma spp.*) sind als Nahrungskonkurrenten der Muscheln und Wirte zu betrachten, es sei denn, ihre aus dem Gesamtangebot an Plankton herausgefischte Fraktion überschnei-

det sich nicht mit jener der Lithophagen (PETRICONI, 1977: 359). Diese Krebse fallen im Vergleich mit den Muscheln als Raumparasiten der Koralle oberflächenmäßig mehr ins Gewicht (Abb. 10). Außerdem stellen sie, bei starkem Befall, Raumkonkurrenten der Lithophagen dar.

Die Lebensgemeinschaft von Korallen und Ätzmuscheln hat für letztere offensichtliche Vorteile, insbesondere wegen des reservierten Lebensraums (der Substratgarantie) bei geringer Konkurrenz und besserem Schutz vor unspezialisierten Räubern. Für die Wirte sah man bis jetzt nur Nachteile und bezeichnete daher die Eindringlinge als Parasiten. Über allfällige Vorteile, etwa hinsichtlich verwertbarer Stoffwechselprodukte der Muscheln, können bislang nur Vermutungen aufgestellt werden. Im vorliegenden Fall mag ein Vorteil im geringeren Gewicht stark befallener Kolonien bestehen, die deswegen keine Schwächung des Skeletts durch den inneren Umbau erfahren. Auch andere Nachteile waren nicht festzustellen. Die Ätzmuschel *L. laevigata* wird daher als Kommensale der Wirtskoralle *T. reussiana* angesehen.

Grundsätzliche Unterschiede zwischen totem und lebendem Substrat hinsichtlich Ätzmuschelbefall (und anderer Bohrorganismen)

Zur besseren Veranschaulichung wird ein Rollblock mit einer kugeligen Wirtskoralle verglichen: Im Rollblock wird hauptsächlich von außen nach innen, in der lebenden Koralle von innen nach außen gebohrt. Das nutzbare Volumen nimmt beim Rollblock ab, bei der Koralle zu, solange sie gedeiht. Eine Reihe von Bohrmuscheln sehr unterschiedlicher Familienzugehörigkeit, darunter auch mechanisch arbeitende, sowie eine Vielzahl anderer Bohrorganismen (und später auch Einmieter) der verschiedensten Tiergruppen (vgl. RADWANSKI, 1977; WARME, 1975) können in ein und demselben Rollblock nebeneinander vorkommen und sich gegenseitig den Platz streitig machen (Abb. 11, 12). In lebenden Korallen finden sich dagegen nur wenige Spezialisten, wie Pyrgomen (Abb. 10) und Ätzmuschelarten (fast ausschließlich Lithophagen). Letztere kommen selten nebeneinander vor und machen sich daher kaum interspezifisch Konkurrenz. Die Lebensspuren können im Rollblock nach den beteiligten Gliedern (z.B. Schwämmen, Würmern und Muscheln) mit abgestufter Tiefenwirkung eine deutliche Zonierung aufweisen (Abb. 11, 12). In der Koralle spiegeln sie deren Wuchsrichtung wieder und sind dementsprechend ausfächernd, nebeneinander ausgerichtet (Abb. 8) und oft charakteristisch geformt (z.B. Zwischenböden). Durch die Generationenabfolge wiederholen sich die gleichen Wohnbaustrukturen und es entsteht keine Zonierung. Dichte Besiedlung ergibt im Rollblock häufig winkelige Überschneidungen der Bohrgefüge (Abb. 12), während dies in der Koralle selten der Fall ist. Die Lebensspuren entsprechen in Form und Maßen im Rollblock viel mehr denjenigen ihrer Verursacher, hingegen sind sie in der Koralle meist deutlich länger als diese (Abb. 6) und verzüngen sich nach unten, dem Koralleninneren. Der Rollblock wird schließlich zerstört, die Koralle wächst weiter.

D a n k s a g u n g

Die vorliegende Arbeit wurde vom Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung in Österreich (Projekt Nr. 3509) und dem Institut für Paläontologie der Universität Wien unterstützt. Ich danke Prof. Dr. F. STEININGER und Ass. Dr. W. PILLER (beide vom Institut) für die kritische Durchsicht des Manuskripts, ihre Verbesserungsvorschläge und die Hilfe im Gelände. Weiters danke ich meinen Kollegen Doz. Dr. J. OTT, Dr. B. VELIMIROV, Dr. M. STACHOWITSCH und S. WURZIAN, alle Lehrkanzel für Meeresbiologie, Universität Wien, für die zur Verfügung gestellten Korallen aus dem Golf von Suez; Dr. B. ROSEN, British Museum (Natural History), für ihre Bestimmung; und Dr. A. SVOBODA, Ruhr-Universität Bochum, für ein Bild (Abb. 2). Dr. STACHOWITSCH half bei der englischen Zusammenfassung.

Literaturverzeichnis

- ABEL, O. 1928. Parasitische Balanen auf Stockkorallen aus dem mediterranen Miozänmeer. — *Paläobiologica* 1: 13–38, Taf. 1–2. Wien u. Leipzig.
- BARTSCH, P. 1923. Stenomorph, an new term in taxonomy. — *Science*, (N. S.) 57: 330. New York.
- CONNELL, J. H. 1973. Population ecology of reef-building corals. — In JONES & ENDEAN (ed.) *Biology and Geology of Coral Reefs* 2, *Biology* 1: 205–245. New York.
- DARWIN, C. 1851. A monograph on the subclass Cirripedia. The Lepadidae of pedunculated cirripeds. xi + 393 pp. Ray Society, London.
- GOHAR, H. F. & SOLIMAN, G. N. 1963. On three mytilid species boring in living corals. — *Publ. Mar. Biol. Station, Ghardaqa, Red Sea*, 12: 65–98, 2 pls.
- GLYNN, P. W. 1974. Rolling stones among the scleractinia: mobile coralloliths in the Gulf of Panama. — *Proc. Second Int. Coral Reef Symp., Great Barrier Reef Committee*, 2: 183–198. Brisbane.
- HADFIELD, M. G. 1976. Molluscs associated with living tropical corals. — *Micronesica* 12(1): 133–148.
- HIGHSMITH, R. C. 1979. Coral growth rates and environmental control of density banding. — *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 37: 105–125. Amsterdam.
- HIGHSMITH, R. C. 1980. Burrowing by the bivalve mollusc *Lithophaga curta* in the living reef coral *Montipora berryi* and a hypothesis of reciprocal larval recruitment. — *Mar. Biol.* 56: 155–162. Berlin, Heidelberg, New York.
- HIGHSMITH, R. C. 1981. Coral bioerosion: damage relative to skeletal density. — *Amer. Naturalist* 117(2): 193–198.
- KLEEMANN, K. H. 1973. Der Gesteinsabbau durch Ätzmuscheln an Kalkküsten. — *Oecologia* 13: 377–395, Berlin.
- KLEEMANN, K. H. 1974a. Beitrag zur Kenntnis des Verhaltens von *Lithophaga lithophaga* (L.) (Bivalvia) im Bohrloch. — *Sber. öst. Akad. Wiss. (Math. — naturw. Kl., Abt. 1)*. 182: 201–210, Wien.
- KLEEMANN, K. H. 1974b. Raumkonkurrenz bei Ätzmuscheln. — *Mar. Biol.* 26: 361–364. Berlin, Heidelberg, New York.
- KLEEMANN, K. H. 1977. A new species of *Lithophaga* (Bivalvia) from the Great Barrier Reef, Australia. — *Veliger* 20(2): 151–154, 2 pls., Berkeley.
- KLEEMANN, K. H. 1980 a. Boring bivalves and their host corals from the Great Barrier Reef. — *J. moll. Stud.* 46: 13–54, Reading.
- KLEEMANN, K. H. 1980b. Korallenbohrende Muschel seit dem Mittleren Lias unverändert. — *Beitr. Pal. Österr.* 7: 239–249, Wien.
- KLEEMANN, K. H. (im Druck a) Catalogue of Recent and fossil *Lithophaga* (Bivalvia). — *J. moll. Stud., Suppl.*, Reading.
- KLEEMANN, K. H. (im Druck b) *Lithophaga* (Bivalvia) from dead coral from the Great Barrier Reef, Australia. — *J. moll. Stud.*, Reading.
- KÜHN, O. 1963. Korallensteinkerne im österreichischen Miozän. — *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 66: 101–112, 2 Taf., Wien.
- KÜHNELT, W. 1931. Über ein Massenvorkommen von Bohrmuscheln im Leithakalk von Müllendorf im Burgenland. — *Paläobiol.* 4: 239–250, Wien, Leipzig.
- MORTON, B. & SCOTT, P. J. B. 1980. Morphological and functional specializations of the shell, musculature and pallial glands in the Lithophaginae (Mollusca: Bivalvia). — *J. Zool.* 192: 179–203, London.
- PETRICONI, V. 1977. Wege zum Parasitismus — aufgezeigt an der Gruppe der Rankenfußkrebse. — *Natur u. Museum* 107: 353–361, Frankfurt am Main.
- RADWANSKI, A. 1977. Present-day types of trace in the Neogene sequence; their problems of nomenclature and preservation. — In CRIMES & HARPER (ed.) *Trace fossils* 2: 227–264, Seal House Press, Liverpool.
- REIDL, G. 1937. Paläobiologische Untersuchungen im Leithakalkaufschluß am “Äußeren Berg” bei Müllendorf im Burgenland. — *Dissertation Nr. 13.589*, 77 S, 66 Abb., Wien.
- SCHUHMACHER, H. 1977. Ability in fungiid corals to overcome sedimentation. — *Proc., Third Int. Coral Reef Symp.*, 503–509, Miami.
- SCOTT, P. J. B. 1980. Associations between scleractinians and coral-boring molluscs in Hong Kong. — *Proc., First Int. Workshop on the Malacofauna of Hong Kong and Southern China*, 121–138, Hong Kong.
- SOLIMAN, G. N. 1969. Ecological aspects of some coral-boring gastropods and bivalves of the northwestern Red Sea. — *Amer. Zoologist* 9: 887–894, Utica, New York.
- STEININGER, F., RÖGL, F., & MÜLLER, C. 1978. Geodynamik und paläogeographische Entwicklung des Badenien. — In PAPP, CÍCHA, SENES & STEININGER (ed.) *Chronostratigraphie und Neostatotypen. Miozän der Zentralen Paratethys* 6: 110–127. Bratislava.
- TOLLMANN, A. 1955. Das Neogen am Nordwestrand der Eisenstädter Bucht. — *Wiss. Arbeiten aus dem Burgenland* 10: 1–75, 7 Abb., 8 Tab., Profile A–G, 1 geol. Karte, Eisenstadt.
- WARME, J. E. 1975. Borings as trace fossils and the processes of marine bioerosion. — In FREY (ed.) *The Study of Trace Fossils*, 181–227, Springer Verl., New York.
- WEBER, J. N. & WHITE, E. W. 1977. Caribbean reef corals *Montastrea annularis* and *Montastrea cavernosa* — long-term growth data as determined by skeletal x-radiography. — In FROST, WEISS & SAUNDERS (ed.) *Reefs and Related Carbonates — Ecology and Sedimentology*, AAPG, *Studies in Geology* No. 4: 171–179, Tulsa.
- WILSON, B. R. 1979. A revision of Queensland lithophagine mussels (Bivalvia, Mytilidae, Lithophaginae). — *Rec. Austr. Mus.* 32(13): 435–489, Sydney.

BESCHREIBUNG DER ABBILDUNGEN

Tafel 1

- Abb. 1: *Tarbellastraea reussiana* (MILNE EDWARDS & HAIME, 1850) Kolonien von Müllendorf (Pfeiler des Steinbruchs 29, nach TOLLMANN, 1955) in Steinkernerhaltung und flächenhaft massiger Wuchsform (vgl. Text). Von den Lebensspuren (achte auf Orientierung und Lagebeziehungen) der Ätzmuschel *Lithophaga laevigata* fast vollständig erfüllt. Bildbreite etwa 0,5 m.
- Abb. 2: Etwa 1 m messender Ausschnitt eines 2 m im Durchmesser und etwa 0,3 m hohen Blockes von *Cladocora cespitosa* auf Sedimentboden. (Beachte die zahlreichen filtrierenden Arme des Schlangensterne *Ophiothrix quinquemaculata*). 24–27 m, Limski-Kanal bei Rovinj, Jugoslawien. SW-Reproduktion von einem Farbdia von A. SWOBODA.

Tafel 2

- Abb. 3: Rechter hinterer Rest und Abdruck der charakteristischen Inkrustation der Schale einer *Lithophaga (Leiosolenus) laevigata* (QUOY & GAIMARD, 1835) in *Tarbellastraea reussiana*. Der Steinkern eines Korallenpolypen ist am linken Bildrand sichtbar. In Müllendorf vom Autor gesammelt und in der Geologisch-Paläontologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums in Wien hinterlegt; NHM 1981/29. Objektlänge 20 mm. Foto: E. WAWRA, NHMW.
- Abb. 4: *Montipora* sp., Wirtskoralle von *Lithophaga laevigata*, aus dem Golf von Suez. Beachte die Bohrlochöffnungen. Maßstab 1 cm.
- Abb. 5: *Cyphastrea microphthalma* (LAMARCK, 1816), Wirtskoralle von *Lithophaga laevigata*, aus dem Golf von Suez. Beachte die spezifische Inkrustation auf der Muschelschale. Maßstab 1 cm.
- Abb. 6: USNM 103583, *Lithophaga bisulcata* (ORBIGNY, 1842), 44,6–15–14,2 mm, in *Montastrea annularis* (ELLIS & SOLANDER, 1786), Karibik. Beachte die schalenförmigen Zwischenböden im Ätzgang (vgl. Text.) Maßstab 1 cm.

Tafel 3

- Abb. 7: *Cyphastrea microphthalma* (LAMARCK, 1816) aus dem Golf von Suez. Die Bohrlochöffnungen der Ätzmuschel, welche die lebende Koralle befällt, verkleinern deren Oberfläche nicht wesentlich – trotz des Massenbefalls (vgl. Text und Abb. 8). Maßstab 1 cm.
- Abb. 8: Unterseite der Koralle in Abb. 7. Lebensspuren und Schalenreste von *Lithophaga laevigata* bei maximaler Siedlungsdichte. Die Zwischenböden in den Ätzgängen (siehe Text) zeugen neben ihrer Orientierung von der Lebensgemeinschaft mit der Koralle. Maßstab 1 cm.

Tafel 4

- Abb. 9: *Porites lobata* DANA mit zahlreichen Öffnungen der Ätzgänge von *Lithophaga laevigata* (QUOY & GAIMARD, 1835), von der Insel Contadora, Perlen Inseln, Golf von Panama. Bei Niedrigwasserstand Tiefe um 2 m. Bildausschnitt etwa 0,5 m.
- Abb. 10: USNM 5362, *Porites solida* VERRILL, Pernambuco, Brasilien, Sammlung Hart, 1875. Beachte den extrem hohen Befall durch *Pyrgoma* sp., wodurch die lebende Oberfläche der Korallenkolonie in ihrer Eigennutzung stark eingeschränkt wurde. Maßstab 1 cm.

Tafel 5

- Abb. 11: Durchgeschnittener Rollblock aus der Nordadria (Rovinj, Jugoslawien) demonstriert die charakteristische Ausbildung der zonierten Bohrgefüge in totem Substrat auf Grund der oft sehr verschiedenen beteiligten Bohrorganismen: kleine und große Kammern von *Cliona* spp., dünne Gänge von *Polydora* sp., und die Löcher, z. T. mit Schalenresten und Byssusfäden (im Loch links unten), der Ätzmuschel *Lithophaga lithophaga* (L.). Foto: M. MIZZARO, Inst. f. Zoologie, Univ. Wien.

Abb. 12: Ein von einem anderen Stück des in Abb. 11 dargestellten Rollblocks angefertigter Ausguß aus Silikonkautschuk der Bohrgefüge; nach der Auflösung des Kalksteins durch Säure. Beachte die Orientierung und Lagebeziehungen der Lebensspuren hier und in Abb. 1, 6 und 8 (vgl. den Abschnitt über Grundsätzliche Unterschiede zwischen totem und lebendem Substrat hinsichtlich Bohrmuschelbefall).
Foto: M. MIZZARO, Inst. f. Zoologie, Univ. Wien.

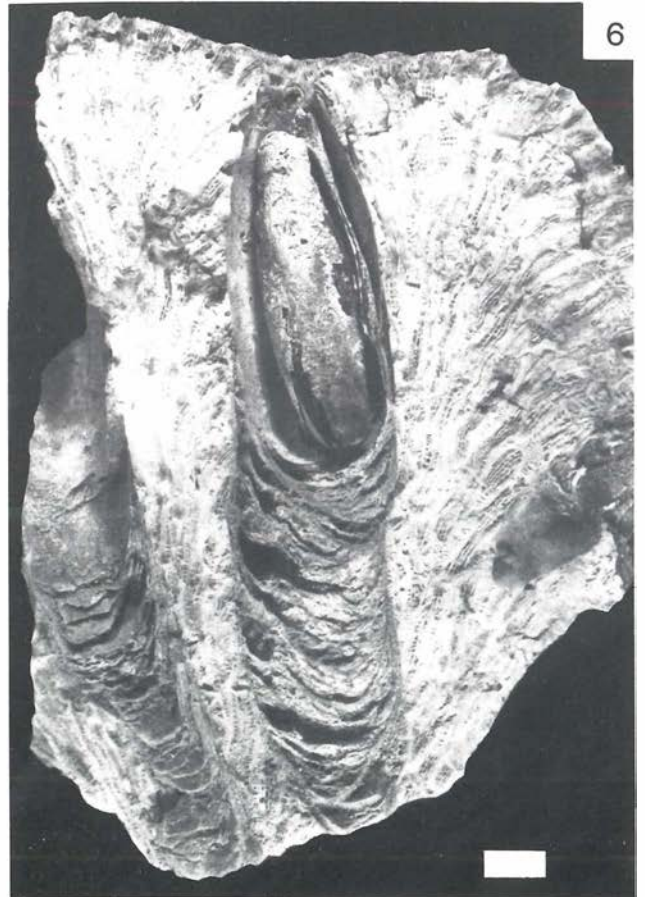
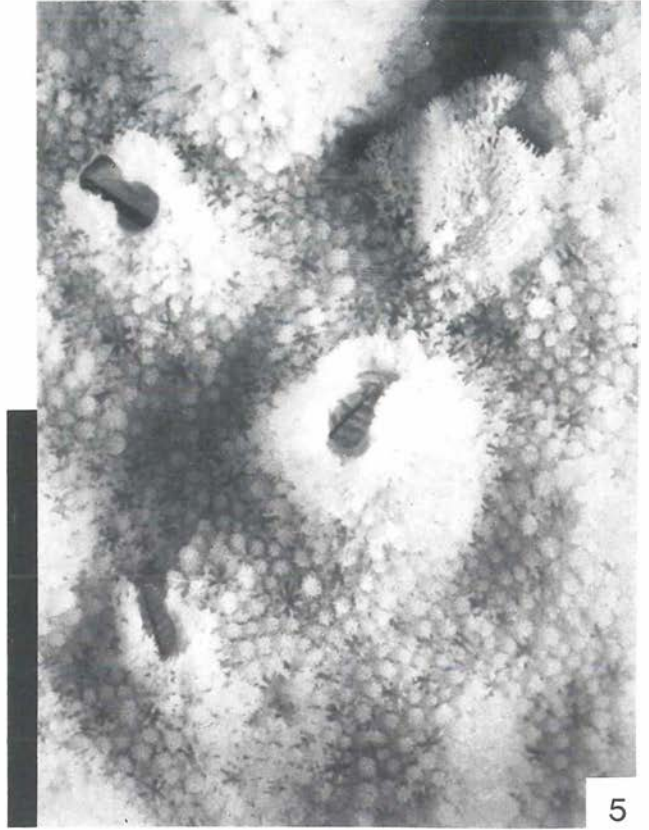
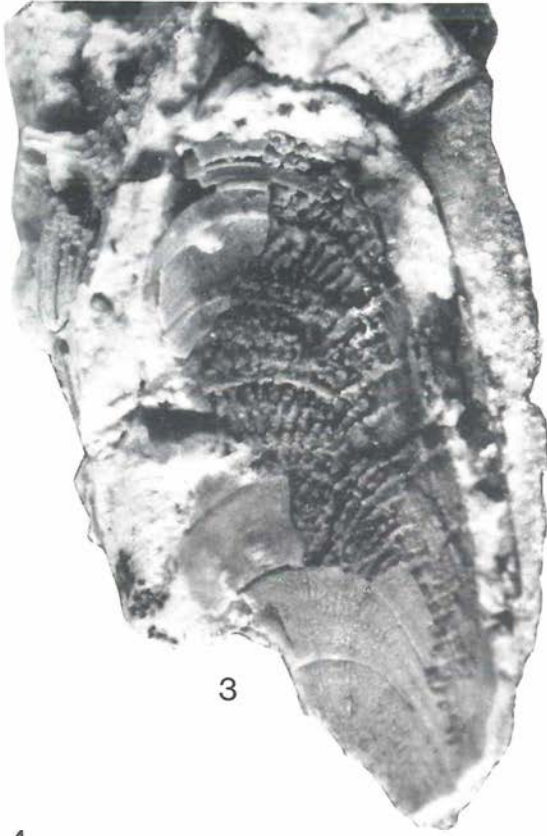
Von der Schriftleitung angenommen am 6. 10. 1982
Begutachtet von Prof. Dr. F. STEININGER

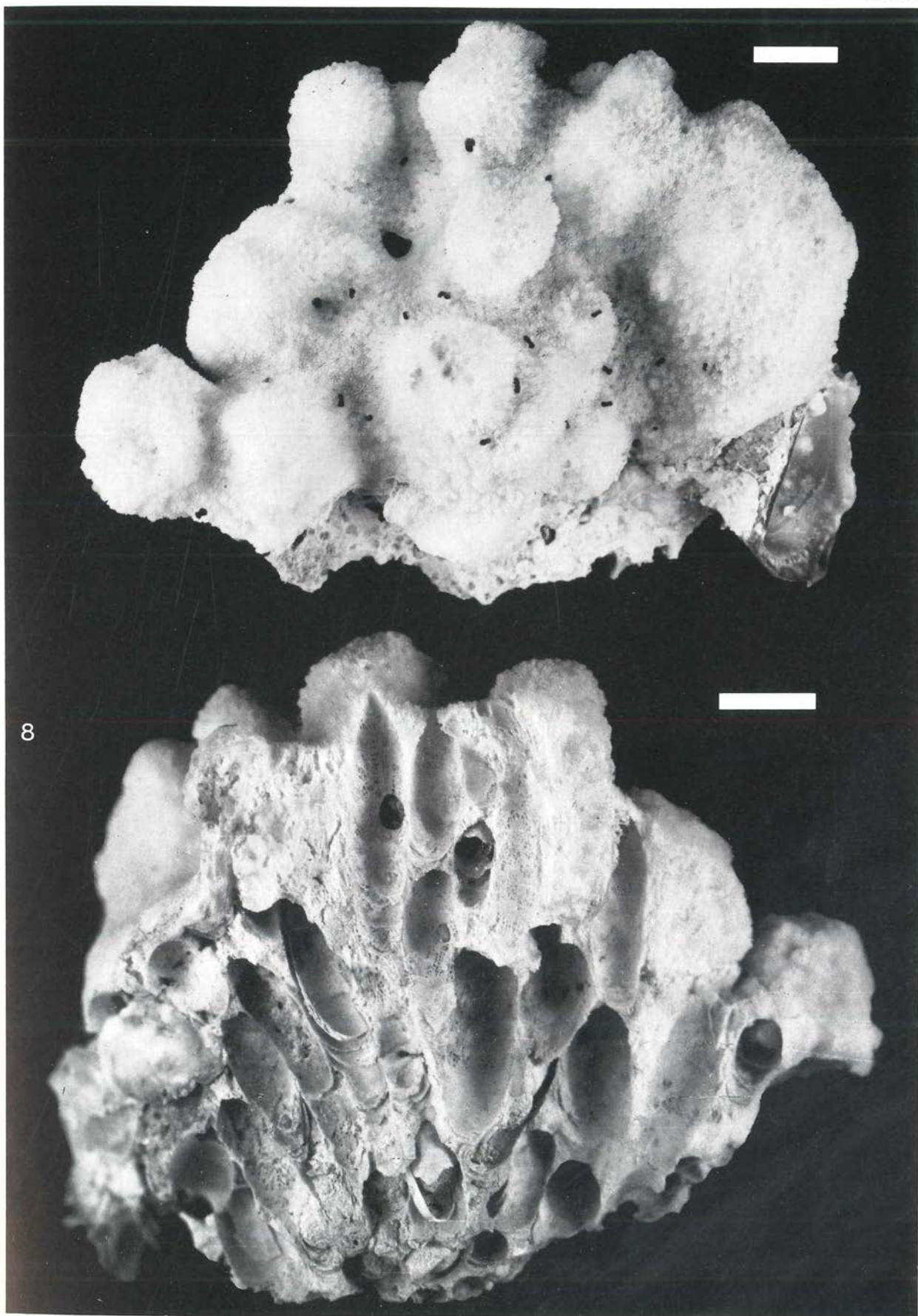


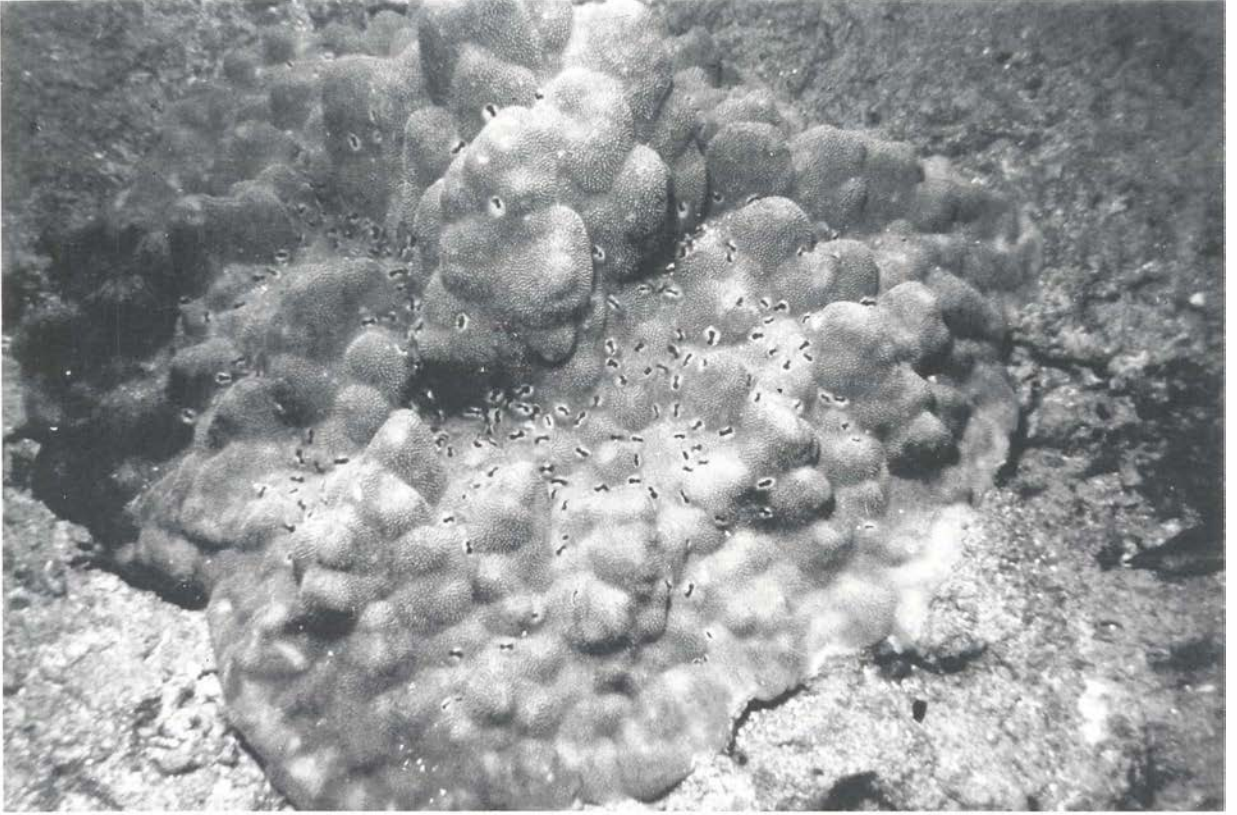
1

2









9

10

