Veröff. Museum für Naturkunde Chemnitz	37	2014	55-66

Fraßgalerien von Mikroarthropoden in Koniferenhölzern des frühen Perms von Crock, Thüringen

Ronny Rößler & Ralph Kretzschmar, Chemnitz, Zhuo Feng, Kunming, Robert Noll, Tiefenthal

Kurzfassung

Besonders gut erhaltene, mit Koprolithen gefüllte Fraßgänge werden in permineralisierten Koniferenhölzern aus dem unteren Rotliegend (Perm) von Crock (Thüringen) vorgestellt. Im Vergleich zu mehreren anderen fossilen Beispielen beziehen wir die Fraßbilder auf Hornmilben (Acari: Oribatida), eine Gruppe sehr vielfältiger und bedeutender, Detritus und Pilze fressender Mikroarthropoden, die in nahezu allen heutigen festländischen Ökosystemen von den Tropen bis in die Antarktis vorkommen. Darüber hinaus ist der Fossilbericht über Detritus fressende Organismen und deren Fraßmuster nicht nur reich und vielfältig, er reicht bis in das späte Silur zurück, eine Zeit, als das tierische Leben gerade begann, die Begrünung der Festländer zu begleiten. Dennoch ist die Paläoökologie der oribatiden Milben in der geologischen Vergangenheit noch wenig bekannt. Die hier vorgestellten fossilen Hinweise offenbaren vier interessante Aspekte von Ernährungsweisen: 1) eine bevorzugte Nutzung der stärker lignifizierten Teile des Holzes entlang von Zuwachszonen, 2) auf die Tracheiden und nicht das Parenchym ausgerichteter Verzehr, 3) Fraß in Geweben, in denen die Kotpillen am Boden der ausgehöhlten Fraßgänge angereichert wurden und 4) dass die Nahrung offensichtlich nicht aus zersetzenden Fäulnispilzen bestand, sondern das Holz verdaut wurde mit Hilfe eigener Darm-Mikroorganismen. Diese Ernährungsgewohnheiten erweitern unsere Sicht auf fossile Hornmilben, deren Fraßgalerien im fossilen Holz und unterstreichen deren herausragende Rolle bei der Zersetzung besonders verdauungsresistenter pflanzlicher Gewebe in terrestrischen Ökosystemen des Perms.

Abstract

Remarkably good preserved and coprolite-filled tunnel works are presented in permineralised conifer wood from the lower Permian Rotliegend (Asselian) of Thuringia. In comparison to several fossil examples we refer this feeding habit to oribatid mites (Acari: Oribatida), a group of very diverse and important detritivorous and fungivorous micro-arthropods found in nearly all modern terrestrial ecosystems from the tropics to the Antarctic continent. Moreover, the fossil record of detritivorous organisms and their feeding patterns is diverse and can be traced back to the late Silurian, when animal life has been accompanied the greening of the terrestrial realm. However, the palaeoecology of oribatid mites in deep geological time still remains poorly understood.

The fossil evidence presented here reveals four interesting aspects of feeding patterns: 1) a preferred consumption of more lignified elements of the woody tissues along growth-ring cycles, 2) targeted tracheids for consumption against parenchyma, 3) feeding on tissues that allowed fecal pellet accumulation at the bottom of the tunnels, and 4) feeding did apparently not happen on ambient decomposing fungi such as rots, but rather processed tissues from self-contained gut microorganisms. These specialised feeding habits enlarge our view of fossil oribatid mites, their boring galleries in fossil wood and underline their outstanding function in decomposition of digestively refractory plant material in Permian terrestrial ecosystems.

Anschrift der Autoren
PD Dr. Ronny Rößler & Ralph Kretzschmar, Museum für Naturkunde, Moritzstraße 20, D-09111 Chemnitz
Prof. Dr. Zhuo Feng, Yunnan Key Laboratory of Palaeobiology, Yunnan University, Kunming 650091, China
Robert Noll, In den Birkengärten 30, 67311 Tiefenthal

Einleitung

Vor wenigen Jahren rückte das kleine Kieselholzvorkommen von Crock am Südrand des Thüringer Waldes überraschend wieder in den Fokus. Neuaufsammlungen und eine erste Bearbeitung der dabei identifizierten Kieselhölzer durch Witter et al. (2011) vermochten die Funde von hier nach über einem Jahrhundert bei Sammlern und Paläontologen wieder in Erinnerung zu bringen. Im Vergleich zu dem bekannten, in der Jahrhunderte alten Literatur tief verwurzelten Versteinerten Wald von Chemnitz (Cotta 1832, Rössler 2001), in dem ein ganzes Waldökosystem mit seinen Pflanzen und Tieren aus dem Perm an Ort und Stelle konserviert wurde (Rössler et al. 2012), haben die isolierten, etwas älteren Kieselholzfunde von Crock einen entscheidenden Vorteil: Ihre Zellerhaltung ist so exzellent, dass selbst winzige anatomische Details im Lichtmikroskop gut erkennbar sind. Im Unterschied zu Chemnitz sind die fossilen Hölzer von Crock als echte Permineralisationen zu bezeichnen (vgl. Taylor et al. 2009: 1042), da das Zellgerüst noch kohlig erhalten vorliegt und nur die Zellhohlräume silifiziert sind.
Im Juni 2011 haben wir die Fundstellen um den Irmelsberg besucht und eigene Aufsammlungen gemacht. Neben fossilführenden Hornsteinen, die sich noch in Bearbeitung befinden und in einer späteren Publikation thematisiert werden sollen, wurden 15 Kieselhölzer gesammelt. Schnell war klar, dass die schwarze Farbe unter der bräunlich gebleichten Verwitterungspatina (Abb. 1) auf gute Zellerhaltung hinweisen könnte. Deshalb wurden Dünnschliffe (quer, radial, tangential) angefertigt, deren Durchsicht rasch die Ausnahmeerhaltung bestätigte. Es handelt sich dabei durchweg um Koniferenhölzer, die in die Sammlung des Museums für Naturkunde Chemnitz Eingang fanden.

Abb. 1
Kieselholzfunde vom Irmelsberg bei Crock.

Fundort, Fundschichten und Besonderheiten

Die kleine Ortschaft Crock liegt in der Nähe von Schleusingen, etwa in halber Entfernung zwischen den Städten Suhl und Coburg. In historischer Zeit wurde hier Steinkohlenbergbau betrieben, mehrere Schächte und Stollen erschlossen das eher karge Vorkommen aschereicher Kohle seit etwa 1820 (Meinhold 1980). Im Gegensatz zu der langen Geschichte der Steinkohlengewinnung im Thüringer Wald, konnte hier wie auch an anderen Orten wie z. B. Manebach, Ruhla oder Ilfeld trotz vielfältiger Versuche im Laufe der Jahrhunderte kaum eine größere und überregionale wirtschaftliche Bedeutung erzielt werden.
Im Liegenden der Steinkohlen führenden Sedimente lagern in der sog. Schleusinger Randzone Konglomerate und Brekzien, welche je nach Liefergebiet lokal eine verschiedene Zusammensetzung aufweisen. Sie werden nach Lützner et al. (2012) in die Ilmenau-Formation des basalen Rotliegend gestellt und liefern bei Crock rund um den Irmelsberg auch Fragmente fossiler Hölzer und fossilführende Silizite. Den Kieselhölzern werden wir uns in dieser Arbeit noch im Detail zuwenden, doch darin erschöpft sich keinesfalls die Bedeutung Crocks für die Paläobotanik.
Von hier kennen wir mehrere interessante Pflanze-Tier-Interaktionen aus dem Fossilbericht. Aus der Schliffsammlung des Paläobotanikers Christian Ernst Weiß (1833-1890) im Museum für Naturkunde Berlin bilden Barthel et al. (2010) ein Gymnospermenholz ab, das einen mit Koprolithen gefüllten Fraßkanal zeigt. Nun stand die Frage, ob derartige Belege auch

heute noch würden zu finden sein. Die kürzlich gesammelten, hier vorgestellten Gymnospermen-Kieselhölzer zeigen vielfältige Fraßspuren, darunter ein bislang unbekanntes Muster kleinster, mit Koprolithen gefüllter Fraßgalerien. Letzteres wurde von Feng et al. (2014) in einer palökologischen Studie bereits einem größeren Leserkreis erschlossen, soll aber hier im Kontext sämtlicher Funde nochmals aufgegriffen werden.
Eine weitere, aus Crock gewonnene Pflanze-Tier-Interaktion fand bereits vor über einem halben Jahrhundert Eingang in die paläobotanische Literatur, zeigt aber sehr anschaulich, dass die Ausdeutung der Fakten mitunter mehrere Interpretationen zulässt und die Wahrheit erst Stück für Stück den fossilen Sachzeugen abgerungen werden muss. Diese Pflanze-Tier-Interaktion hängt mit den Steinkohlen führenden Ablagerungen von Crock zusammen, die nach Lützner et al. (2012) der im Hangenden der Ilmenau-Formation auflagernden Manebach-Formation zugeordnet werden. Im Gegensatz zu sämtlichen anderen Steinkohlen im Thüringer Wald sind jene von Crock weniger hoch inkohlt, sodass nur diese Kohlen und Begleitsedimente mazerierbar sind und sich damit für die Gewinnung von Kutikulen der Floren- und Faunenelemente eignen. Neben Torf bildenden Waldmoor-Pflanzengesellschaften mit Calamiten, Sphenophyllen und Pecopteriden wurden von Crock vor allem nahezu monotypische Bestände von *Autunia conferta* aus dem Hangenden der Flöz-Oberbank bekannt. Deshalb stammen aus Crock auch die ersten Kutikularpräparate dieser Peltaspermacee (Gothan 1915, Kerp & Barthel 1993, Barthel 2006). Eine solche Fundschicht, die fast ausschließlich aus einer einzigen Pflanzenart besteht, sollte geradezu prädestiniert sein, Erkenntnisse über Organzusammenhänge dieser Pflanze zu ermöglichen. Darum war das Bemühen der Forscher groß, solche Zusammenhänge in Crock zu finden. Bei der Mazeration des Fossilmaterials wurden z. B. auch stäbchenförmige, bis zu 30 mm lange und 4-5 mm dicke Aggregate präpariert. Diese zeigten bis zu 6 Lagen von Kutikulen übereinander, oftmals assoziiert mit *Vesicaspora*-Pollen (Barthel, mündliche Mitteilung). Remy (1953) hatte diese Aggregate als *Thuringia callipteroides* beschrieben und für die zugehörigen Pollenorgane der *Autunia conferta* gehalten. Während einer Forschungsreise nach Berlin erkannte der Meyen (1984) an Sammlungsmaterial von Crock die häufige Assoziation der *A. conferta*-Fiedern mit anderen Pollenorganen, die ebenfalls von Remy im gleichen Jahr 1953 als *Pterispermostrobus gimmianus* Remy beschrieben worden waren. Zuvor hatten Barthel & Kozur (1981) diese Pollenorgane auch im Zusammenhang mit *Autunia naumannii* nachgewiesen. Dagegen kam Meyen (1984) bei der Untersuchung der eigenartigen „*Thuringia*-Stäbchen" zu dem Schluss, dass es sich hierbei nicht um das Pollenorgan einer Gymnosperme, ja überhaupt kein Pflanzenorgan handeln kann, sondern um Koprolithen – erzeugt von „*Autunia* fressenden kleinen Tetrapoden oder größeren Myriapoden".
Neben den Massenansammlungen von *Autunia conferta*-Blättchen und den daraus präparierten Kutikulen lieferte Crock aber auch Sporen in situ aus fertilen Organen, so beispielsweise von *Autunia conferta, Palaeostachya thuringiaca* und *Sphenophyllum thonii* (Remy 1954, 1958, 1961).

Die fossilen Hölzer vom Irmelsberg

Fossile Hölzer aus dem Permokarbon sind im Thüringer Wald im Vergleich zu anderen Erhaltungsformen nicht so häufig, und dennoch reicht auch ihre Fundgeschichte bis in das 18. Jahrhundert zurück (Barthel & Rössler 1997). Die im Laufe der Zeit berühmt gewordenen schwarzen Kiesel aus Manebach zeigen neben Cordaitenhölzern und wenigen *Calamitea*-Bruchstücken vor allem detailreich überlieferte *Psaronius*-Baumfarne mit zahlreichen, im Wurzelmantel verborgenen Kletterern, Epiphyten und endophytischen Pilzen (Barthel et al. 2010). Weitere Psaronien blieben Einzelfunde und verbergen als Flußgerölle den Zusammenhang zu ihrem Wuchsort (Daber 1989, Barthel & Fischer 1980, Barthel 2005). Darüber hinaus kennen wir auch schöne farbige Koniferenhölzer aus Rotterode (Barthel 2007: 63), aber auch Gymnospermenhölzer aus Tabarz, die eine sog. Punktstein-Erhaltung zeigen, wie sie von den oberkarbonischen Kyffhäuser-Hölzern bekannt ist (Mickle & Barthel 1992), sowie seltenere Belege von weiteren Fundstellen, nahezu durch die gesamte Schichtenfolge von der Ilmenau-Formation bis zur Rotterode-Formation (Barthel 2007).
Die Kieselholzfunde von Crock können zurück verfolgt werden bis Ende des 19. Jahrhunderts. Während der geologischen Kartierung fand der Landesgeologe Hermann Loretz (1836-1917) mehrere Kieselhölzer, welche von Weiss (1881) als Koniferenhölzer charakterisiert wurden. Nähere Beschreibungen dieser Funde lieferte Beyschlag (1882). Nach über 130 Jahren war es das große Verdienst von Witter et al. (2011), das Thema wieder aufzugreifen. Basierend auf eigenen Aufsammlungen beschrieben sie neben Koniferenhölzern auch erste Medullosen. Obwohl dies in Kenntnis der Rotliegendflora des Thüringer Waldes mit ihren zahlreichen Neuropteriden und Odontopteriden (Barthel 2006) zunächst nicht überraschen sollte, ist es vor allem bei fragmentären Kieselholzfunden schwierig, die „Sternringe" der Medullosen als solche zweifelsfrei zu identifizieren und von diarchen, Holz bildenden Gymnospermenwurzeln anderer Pflanzen zu unterscheiden. Letztere wachsen oftmals in Hohlräume anderer Pflanzen hinein, finden sich relativ häufig im Fossilbericht (Rössler 2006, Noll et al. 2004), aber sind selten näher bestimmbar und nur bei Erkennbarkeit weiterer Merkmale einer Farnsamergattung (z. B. *Callistophyton*, vgl. Rössler 2000) zuzuordnen. Unseres Erachtens sollten die Medullosenbestimmungen der letzten Jahre noch einmal kritisch überprüft werden.

Die jüngst am Irmelsberg gesammelten Kieselhölzer stellen durchweg Bruchstücke kleinerer Stämme oder Verzweigungen dar (Abb. 1, 2, 4), die nicht zuletzt wegen der hervorragenden Überlieferung der Zellstrukturen rasch als pyknoxyle Gymnospermenhölzer erkennbar waren. Dieser weit verbreitete Araukarien-ähnliche Holztyp wäre – falls, wie so oft bei Lesesteinen, lediglich Reste des Sekundärxylems vorliegen – als *Agathoxylon* Hartig 1848 zu bestimmen (Rössler et al. 2014). Hinter diesem relativ merkmalsarmen Holztyp, der nur aus Tracheiden und Parenchymstrahlen besteht, verbergen sich bereits im Paläozoikum mehrere natürliche Gruppen, darunter Koniferen, Cordaiten und frühe Ginkgophyten.

Abb. 2 Koniferenholz im Querschnitt mit *Tylodendron*-Mark, K6027.

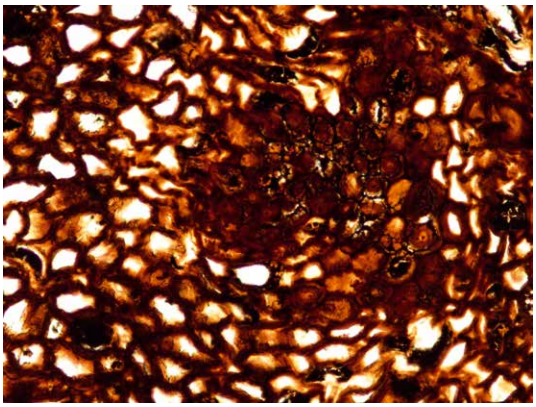


Abb. 3 Detail aus Abb. 2, Sklerenchymnest inmitten der parenchymatischen Markzellen.

Im Falle unserer Funde waren mitunter weitere anatomische Merkmale erkennbar, die jedoch im Hinblick auf eine nähere Bestimmung ganz unterschiedliche Signifikanz besitzen. Für die taxonomische Zuordnung nicht relevant sind Zuwachszonen, die regelmäßig nachgewiesen wurden und aus schmalem Spätholz und breitem Frühholz bestehen, wobei der Übergang zwischen beiden eher unscharf erfolgt. Sichtbar wird der Unterschied im Querschnitt vor allem durch eine variable Tracheidenausdehnung in radialer Richtung. Im Fall von K6029 sind an der Außenseite des Holzes noch Relikte der Rinde erkennbar (Abb. 4).

Von hoher taxonomischer Relevanz sind die folgenden Merkmale: Falls nicht nur das Holz, sondern auch Reste vom Zentrum der Achsen erhalten waren, konnten im Mark Sklerenchymnester erkannt werden, wie sie für Koniferen typisch sind (Abb. 2-5). Die keilförmig in den Markraum hinein ragenden Xylemsegmente, welche die charakteristischen rautenförmigen Oberflächen der *Tylodendron*-Marksteinkerne erzeugen, sind in K6029 gut erkennbar (Abb. 4-5).

Abb. 4 Junge Koniferenachse im Querschnitt mit *Tylodendron*-Mark, Holz und reliktisch erhaltener Rinde, K6029.

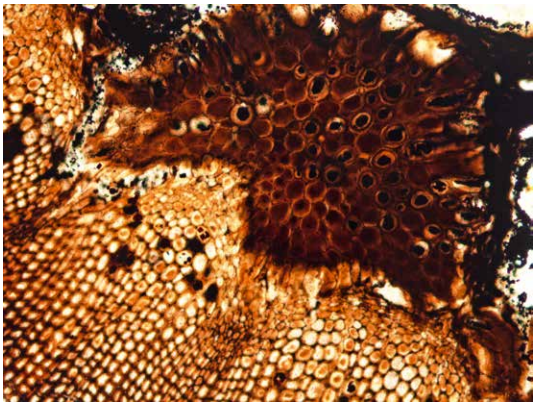
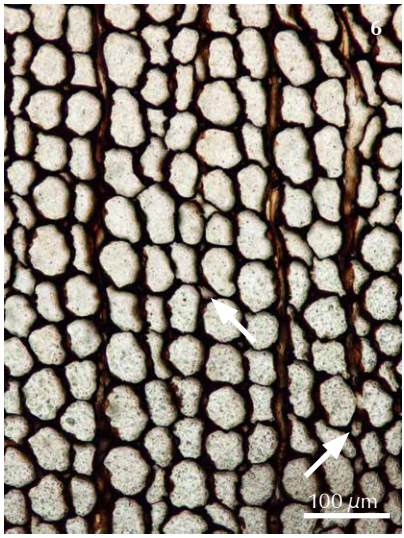


Abb. 5 Detail aus Abb. 4, Übergang Mark-Primärxylem mit Sklerenchymnest an der Markraum-Peripherie und in den Markraum hineinragende Holzkeile mit mesarchem Primärxylem.

Auch die vorwiegend kreisrunde Form der Tracheiden im Querschnitt suggeriert einen weiteren Hinweis auf die Koniferennatur der Hölzer: Dadurch kommt es nicht nur zum Einschluss von Interzellularen (Abb. 6), die Radialwände weisen hierbei wenig Berührungsfläche zwischen den Tracheiden auf und erzwingen in ihrer Längserstrechung vorwiegend einreihige, selten zweireihig alternierend angeordnete Hoftüpfel (Abb. 7). Die Pori der Hoftüpfel sind rund bis schräg (Abb. 8). In der Summe kann mit diesen Merkmalen zweifelsfrei die Koniferennatur belegt werden (Noll et al. 2005, Noll 2012). Die gute Erhaltung lässt ferner cupressoide Kreuzfeld-Tüpfel erkennen, jeweils 1-4 Durchbrüche pro Zelle (Abb. 9). Der Tangentialschnitt zeigt einreihige, selten zweireihige Markstrahlen, welche ein- bis vielstöckig ausgebildet sind (Abb. 10). Die bei sämtlichen Stücken im Radialschnitt immer wieder erkennbaren verwundenen Tracheidenenden des Sekundärxylems (Abb. 11) kennen wir später vor allem von Ginkgophyten (müdl. Mitt. Süss 2008). Möglicherweise ist dieses Merkmal im Permokarbon, einer noch frühen Evolutionsstufe pyknoxyler Hölzer, jedoch weiter verbreitet und weniger spezifisch als ursprünglich angenommen.



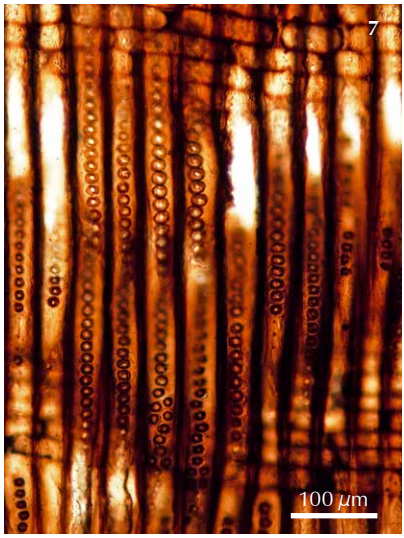
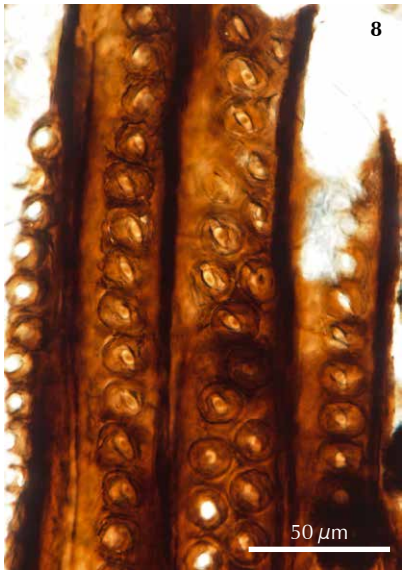


Abb. 6
Das Sekundärxylem im Querschnitt zeigt runde Tracheiden, die sich lateral wenig berühren und oft Interzellularen einschließen (Pfeile), K6025.

Abb. 7
Sekundärxylem im Radialschnitt mit einreihigen, selten zweireihig alternierend angeordneten Hoftüpfeln, K6030.



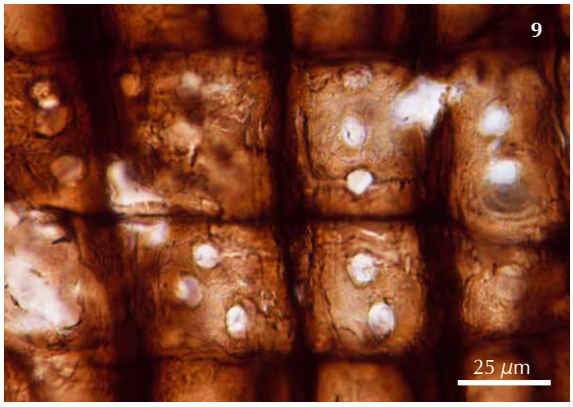


Abb. 8 Sekundärxylem im Radialschnitt mit einreihigen, selten zweireihig alternierend angeordneten Hoftüpfeln, Pori rund bis schräg, K6025.

Abb. 9 Das Sekundärxylem im Radialschnitt zeigt cupressoide Kreuzfeldtüpfel, K6024.

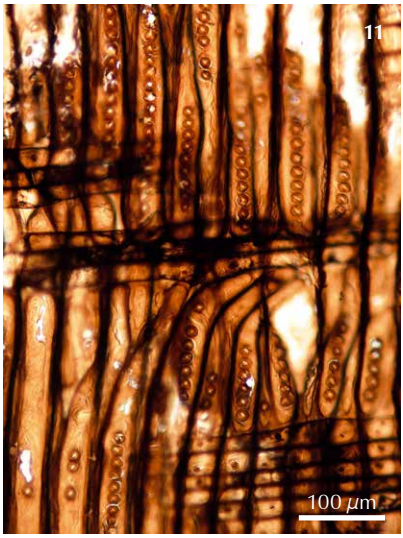


Abb. 10
Sekundärxylem im Tangentialschnitt mit ein- bis vielstöckigen, vorwiegend einreihigen Parenchymstrahlen, K6027.

Abb. 11
Verwundene Tracheidenenden im Sekundärxylem, K6036.

Eigenartige Fraßspuren im fossilen Holz

Unsere Funde sind insbesondere durch auffällige Fraßspuren gekennzeichnet. Während diese in der weit verbreiteten Fachliteratur aufgrund der Größenverhältnisse der angelegten Fraßgänge und der Charakteristik der darin massenhaft angesammelten Koprolithen (Norton et al. 1988, Labandeira et al. 1997, Feng et al. 2010) oribatiden Milben zugeordnet werden, sind Anlage und Ausbildung der Fraßspuren in unserem Material dennoch ungewöhnlich und zeigen Merkmale, welche in dieser Form noch nicht bekannt waren. Das Holz wird relativ dicht von kleinen labyrinthartigen Gängen durchzogen, die im Stammquerschnitt zwischen 0,11 und 0,53 mm Breite (tangential) und 0,21-1,6 mm Länge (radial) aufweisen. Mitunter ist das Holz derart mit Fraßgängen durchzogen, dass größere Kavernen von mehreren Millimetern Ausdehnung entstehen (Abb. 12). In den dicht mit Koprolithen gefüllten Hohlräumen „schwimmen“ dann auch Gewebefragmente unterschiedlicher Größe (Abb. 13).
Neu ist, dass die Fraßgänge in einem Holz konzentrisch entlang der Zuwachszonen angelegt wurden. K6024 zeigt im Querschnitt zehn derart konzentrisch verlaufende Bänder von Fraßgängen, die wie die Zuwachszonen des Holzes einen deutlichen Abstand zueinander aufweisen. Die Fraßgänge sind vorwiegend nahe der Zuwachszonengrenze angelegt, seltener in deren Zentrum, also paradoxerweise in jenen Bereichen des Holzes, in denen die Tracheiden den kleinsten

Abb. 12 Mit Koprolithen gefüllte Fraßgänge unterschiedlicher Ausdehnung im Holz, K6027.

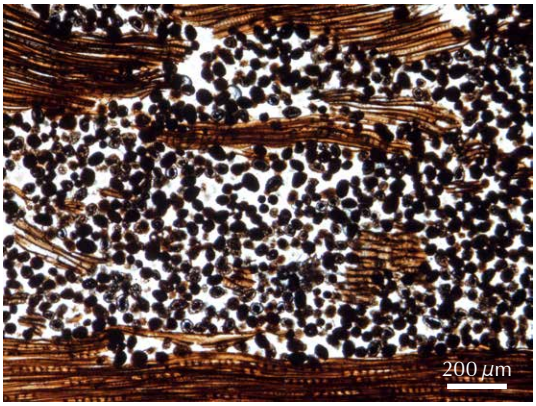


Abb. 13 Zersetztes Holz mit reliktischen Gewebefragmenten und zahlreichen Koprolithen, K6027.

Durchmesser aufweisen und am stärksten liginifiziert sind (Abb. 14). Einige größere Fraßgänge überbrücken in ihrer radialen Ausdehnung bis zu vier Zuwachszonen. Im Querschnitt zeigen die Fraßgänge ein nahezu rechtwinkliges Muster mit glatten inneren Oberflächen und Abbiegungen auf gleicher Höhe (Abb. 15). In Längsschnitten des Holzes zeigen die Fraßgänge auch vertikale Erstreckung von mehreren Millimetern (Feng et al. 2014).

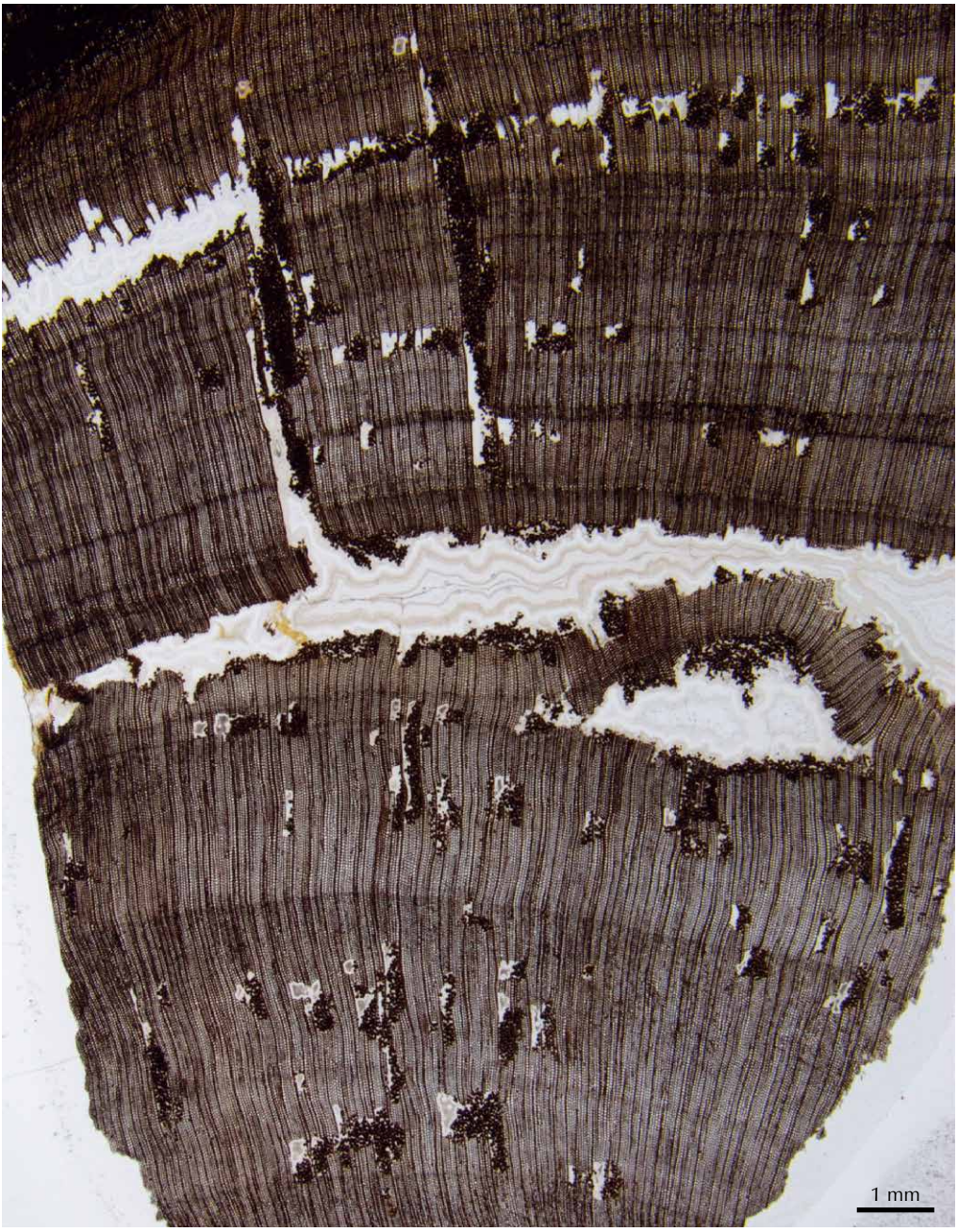


Abb. 14 Holzfragment im Querschnitt mit zahlreichen, konzentrisch nahe der Zuwachszonen angeordneten Fraßgängen, K6024.

Ebenfalls neu ist, dass sich die Fraßgalerien generell bevorzugt auf Tracheiden zu beschränken scheinen, die Fraßtunnel dabei häufig von Parenchymstrahlen begrenzt werden (Abb. 16). Während Fraßspuren oribatider Milben sehr zahlreich aus mehreren Erdzeitaltern und aus ganz unterschiedlichen taphonomischen Gegebenheiten bekannt wurden, war bislang keine Präferenz für bestimmte Bereiche des Holzes erkennbar, ja nicht einmal für bestimmte Pflanzengruppen (Scott & Taylor 1983, Norton et al. 1988, Ash 2000, Kellogg & Taylor 2004, Kelber 2007). Mitunter traten die Fraßspuren sogar verstärkt inmitten nicht oder wenig lignifizierter, lebender Gewebe wie Parenchym oder Phloem auf (Rothwell & Scott 1983, Rössler 2000) oder waren gar in Zusammenhang zu bringen mit Kallusbildung der Pflanzen als physiologische Reaktion auf den Fraß (Zhou & Zhang 1989). Dadurch wurde die Diskussion beflügelt, ob die Erzeuger nur tote organische Substanz recyceln oder bereits zu Lebzeiten der Pflanzen agieren. Oribatiden Milben zugeordnete Fraßspuren in fossilen Hölzern zeigen im Allgemeinen einen rundlichen Querschnitt und durchziehen das Holz in irregulärer Richtung (Zhou & Zhang 1989, Goth & Wilde 1992, Labandeira et al. 1997, Kellogg & Taylor 2004, Feng et al. 2010, Slater et al. 2012). In unserem Material überwiegt ein rechtwinkliges Ausbreitungsmuster der Fraßgänge, eine Konzentration auf stärker lignifizierte Bereiche ist genauso auffällig wie das regelrechte Aussparen der Parenchymstrahlen (Abb. 17) (Feng et al. 2014).

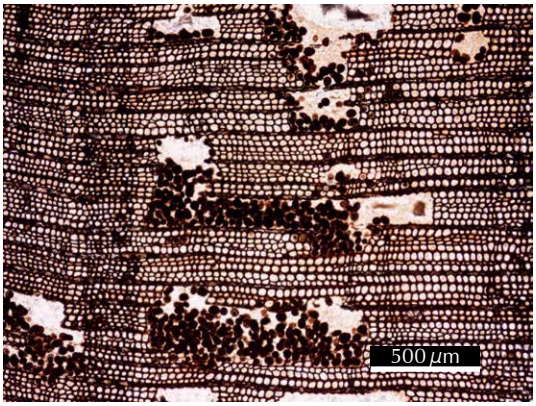


Abb. 15 Detail aus Abb. 14, rechtwinklig angelegte Fraßgänge mit glatten inneren Oberflächen.

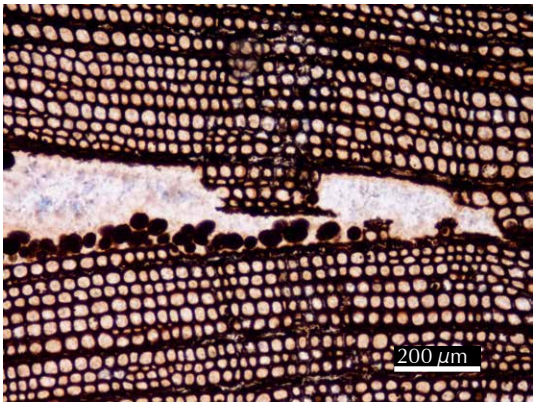


Abb. 16 Detail aus Abb. 14, die Fraßgänge werden von Parenchymstrahlen begrenzt.

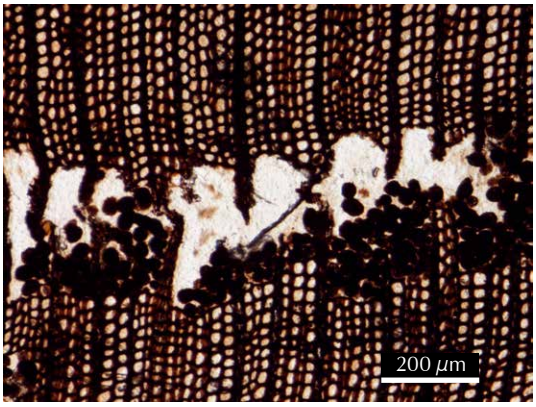


Abb. 17 Detail aus Abb. 14, die Fraßgänge sparen Parenchymstrahlen (Pfeil) regelrecht aus.

Eine weitere interessante Information ist der Koprolithen-Füllung in den Fraßgängen zu entnehmen: Locker gefüllte Gänge zeigen die Koprolithen – der Schwerkraft folgend – auf dem Boden liegend. Dieser Befund suggeriert, dass sich der Stamm/Ast während der Einlagerung der Koprolithen, zumindest aber während der Fossilisation in horizontaler Position befand (Abb. 18). Derartige Geopetalgefüge sind gar nicht so selten und wurden auch von anderen permischen Gymnospermenhölzern beschrieben (Goth & Wilde 1992, Feng et al. 2010). Einige Bereiche der Fraßgalerien werden durch Massenansammlungen von Koprolithen vollständig gefüllt. Dabei weisen die ovoid bis fast kugelig geformten Koprolithen ein dichtes komponentengestütztes Gefüge auf, ohne dass zwischen ihnen organischer Detritus oder Sediment erkennbar wäre.

Die Koprolithen von 23-64 µm Länge und 19-55 µm Breite bestehen durchweg aus verdauten Organika, pflanzliche Gewebeteile sind innerhalb der Koprolithen nicht mehr identifizierbar. Mitunter zeigen sie einen opaken Kern, der von einem fast durchsichtigen Saum und einer gerade noch transparenten bräunlichen äußeren Hülle umgeben wird (Abb. 19). Dieses Erscheinungsbild, welches auch von fossilen Hölzern aus dem Perm Chinas bekannt ist (Feng et al. 2010), führen wir auf die Erhaltung, möglicherweise auf Austrocknung zurück.

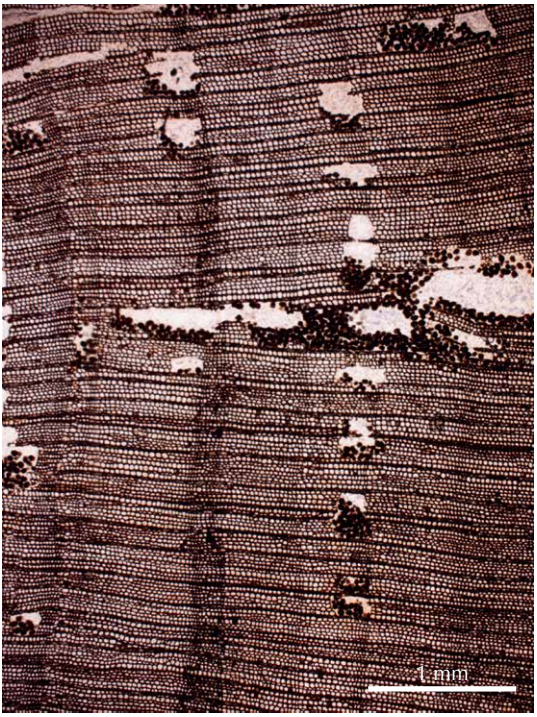
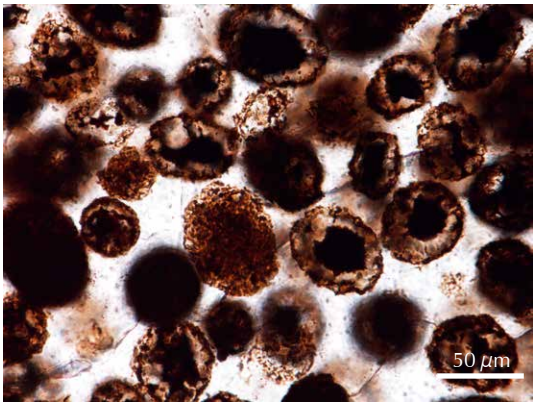


Abb. 18 Überlieferung eines Geopetalgefüges: Koprolithen liegen – der Schwerkraft folgend – auf dem Boden der Fraßgänge, K6024.

Abb. 19 Die Koprolithen zeigen keine identifizierbaren Gewebereste mehr, weisen oft einen dunklen Kern und transparente Säume auf, K6024.



Diskussion

Pflanze-Tier-Interaktionen spielen zweifellos eine Schlüsselrolle in heutigen terrestrischen Ökosystemen. Sie werden nicht nur in Bezug auf zahlreiche co-evolutive Beziehungen der Insekten und Angiospermen diskutiert, häufig wird ein genereller Zusammenhang mit dem Nährstoffrecycling, der Bodenfruchtbarkeit, der Struktur zahlreicher Nahrungsnetze und mit interspezifischen Assoziationen von Organismen hergestellt (Kellogg & Taylor 2004). Pflanze-Tier-Interaktionen gibt es in der Erdgeschichte, seit sich das Leben auf den Festländern zu entwickeln begann (Shear & Selden 2001). Detritus fressende Arthropoden (sog. Detritivoren) konnten in paläozoischen festländischen Ökosystemen dokumentiert werden vom ausgehenden Silur bis in das Perm (Labandeira 1998). Dabei wurden insbesondere Belege der detritivoren Lebensweise oribatider Milben untersucht, beispielsweise anhand fossiler Hölzer aus dem Perm der Antarktis (Kellogg & Taylor 2004) oder Chinas (Feng et al. 2010). Erkenntnisse zur Entstehung und Entwicklung von Herbivorie und Detritivorie in der Tierwelt sind im Verlauf der letzten Jahre stark angewachsen und es gelang, diese auf sämtliche Erdzeitalter und palaeogeographische Provinzen auszudehnen (Labandeira 1998, 2006a, b, 2007).

Oribatide Milben (Acari: Oribatida) bilden eine äußerst vielfältige, arten- und individuenreiche Gruppe von Detritivoren und Fungivoren (Schatz & Behan-Pelletier 2008, Walter & Proctor 2013). Unter den rezenten, Detritus fressenden, terrestrischen Invertebraten sind oribatide Milben sehr verbreitete „Holzbohrer“. Sie weisen eine Körpergröße von 0,2 bis 1 mm auf und werden durch eine feste Chitinpanzerung geschützt. Sie leben überwiegend an der Oberfläche oder in den obersten Schichten des Bodens, zeigen aber vielfältige weitere Anpassungen – auch bezüglich des Lebens in verrottenden Baumstümpfen, in der Laubstreu oder auf Flechten und Moosen (Dunger 1983). So bilden sie heute eine Hauptkomponente der Mikroarthropodenfauna in der Humusschicht der meisten Wald-Ökosysteme (Behan-Pelletier et al. 2008), wobei eine gewisse Bevorzugung feuchter Habitate erkennbar ist. Oribatide Milben hinterlassen typischer Weise Grabgänge von unter einem Millimeter Durchmesser und deponieren darin unzählige Kotpillen (Wallwork 1976, Labandeira et al. 1997), nahezu identisch mit jenen aus unseren Kieselhölzern von Crock.
Während Körperfossilien oribatider Milben bereits im Unterdevon von ihrer Präsenz in den Lebensräumen zeugen (Norton et al. 1988), wissen wir recht wenig über ihre Entwicklungsgeschichte in paläoökologischer Hinsicht (Labandeira 1998, 2007). Auch im Karbon finden sich Milbenreste selten bei der Mazeration gering inkohlter kohliger Feinklastika (Braun

1997). Die Fraßspuren oribatider Milben und deren Koprolithen konnten dagegen weltweit nachgewiesen werden, meist in paläozoischen permineralisierten oder versteinerten Hölzern, aber auch in fossilen Pflanzenresten, die in Hornsteinen oder Torfdolomit-Konkretionen (Coal Balls) konserviert wurden (Labandeira et al. 1997, Rössler 2000, Barthel 2002). Diese Erhaltungsformen bilden eine wichtige Basis, das Beziehungsgeflecht der Hornmilben innerhalb der abiotischen und biotischen Umwelt zunehmend besser zu verstehen. Der reiche Fossilbericht derartiger Fraßgänge in Kieselhölzern kann jedoch nicht darüber hinwegtäuschen, dass es bislang nicht gelungen ist, die Erzeuger *in situ* in fossilen Hölzern, also inmitten ihrer Lebensspuren nachzuweisen. Auch in unseren Funden haben wir diesen Beweis leider nicht antreten können, wenngleich die Geometrie der Grabgänge und der Koprolithen auf oribatide Milben als wahrscheinlichste Erzeuger hindeuten.

Die hier vorgestellten Fraßbilder an permischen Koniferenhölzern gehen offensichtlich ausschließlich auf makrophytophage Arten zurück und deuten an, dass die nach dem bevorzugten Futter der Hornmilben vorgenommene ernährungsbiologische Unterteilung in makrophytophage (diverse Pflanzenreste), mikrophytophage (Mikroorganismen wie Algen, Bakterien und Pilze) und panphytophage (gemischte Nahrung) Arten bereits im ausgehenden Paläozoikum begründet war.

Unsere Funde zeigen eine Ernährungspreferenz bezüglich lignifizierter Gewebebestandteile, während die Fraßgalerien von Parenchymstrahlen und anderen anatomischen Besonderheiten, wie z.B. Zuwachszonen, begrenzt werden. Ähnliche Verteilungsmuster der Grabgänge wurden in *Araucaria*-ähnlichen Hölzern aus der mittleren Trias und aus dem mittleren Perm der Antarktis (Stubblefield & Taylor 1986, Slater et al. 2012) sowie aus dem oberen Perm Australiens beschrieben (McLoughlin 1992). In diesen Vorkommen weisen Pilzhyphen auf externen Befall der Hölzer hin und werden als Holzfäule, hervorgerufen durch verschiedene Pilze, interpretiert (Labandeira & Prevec 2014). Dagegen konnten wir derartige Hinweise auf saprophytische Pilze wie die Auflösung der Zellwände oder Platzierung von Pilzhyphen an unserem Material nicht feststellen. Überhaupt sehen wir keinerlei Anzeichen für Pilzinfektionen der beteiligten pflanzlichen Gewebe und müssen die Vorstellung fungivorer Hornmilben in verfaulendem Holz wohl ausschließen. Da die Dichte der Tracheiden im Spätholz höher ist als jene im Frühholz müssen wir eine effektivere Ernährungsstrategie unterstellen, die die beteiligten Milben veranlasst, das stärker lignifizierte Spätholz bevorzugt zu verzehren. Die charakteristische konzentrische Verteilung der Fraßgalerien in unserem Material zeigt möglicherweise eine spezialisierte Ernährungsweise bei bestimmten permischen Hornmilben an. Spindelförmige, Koprolithen enthaltende Fraßgänge wurden aus Hölzern (*Australoxylon mondii*) der antarktischen, Kohle bildenden Waldmoore des späten Perms beschrieben (Weaver et al. 1997). Diese Fraßspuren kommen durchweg als Bänder im Spätholz vor. Während in unserem Material die Fraßspuren ebenfalls parallel den Zuwachszonen verlaufen, können diese direkt auf den Zuwachszonengrenzen angelegt sein oder auch selten im Zentrum benachbarter Gewebe. Der größere Durchmesser der Fraßgänge in den antarktischen Hölzern spricht für kleine Käfer als Erzeuger (Weaver et al. 1997, Slater et al. 2012). Kürzlich wurde ein Gymnospermenholz, *Septomedullopitys szei*, welches spindlförmige Höhlungen im Holz aufweist, aus dem oberen Perm von Xinjiang, NW China beschrieben (Wan et al. 2014). Diese Höhlungen sind frei von Pflanzendetritus, irregulär im Holz verteilt und werden interpretiert als weiße Holzfäule (Wan et al. 2014). Bemerkenswerter Weise beinhalten die verzweigten Fraßgänge in *S. szei* sowohl Koprolithen oribatider Milben als auch Pilzhyphen (Wan et al. 2014) und deuten so auf eine komplexe trophische Assoziation zwischen dem Holz, den invasiven Pilzen und den Mikroarthropoden hin. Derartige Informationen bezüglich der Ernährungsweise beteiligter Arthropoden sind geradezu essenziell für das umfassende Verständnis der Wechselbeziehungen in den terrestrischen Ökosystemen des ausgehenden Paläozoikums (Scott 1980, Scott & Taylor 1983, Shear & Kukalová-Peck 1990, Scott et al. 1992).

Ebenso interessant für die Charakterisierung von Arthropoden-Pflanzen-Wechselbeziehungen sind Hinweise wie z.B. Oben-Unten-Indikatoren von Koprolithen in Fraßgängen, wie z.B. in *Shenoxylon mirabile*, einer Konifere aus dem oberen Perm Chinas (Feng et al., 2010, 2011). Eine ähnliche Verteilung der Koprolithen in unserem Material zeigt, dass die toten Gewebe Teile liegender Stämmen waren, die eine Zersetzergemeinschaft beherbergt hat aus vorwiegend oribatiden Milben mit spezifischen Nahrungsgewohnheiten.

Dank

Die Autoren danken Prof. Manfred Barthel, und Dr. Stephan Schultka, Berlin, für Diskussion und Hinweise zu Sammlungsstücken und Literatur, Prof. Jörg W. Schneider, Freiberg, für Hinweise zur Stratigraphie und Mathias Merbitz, Chemnitz, für die Anfertigung von Dünnschliffen und Unterstützung beim Sammlungsmanagement. Die Publikation wurde unterstützt von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (RO 1273-3/1).

Literatur

Ash, S.R. (2009): Evidence of oribatid mite herbivory in the stem of a Late Triassic tree fern from Arizona. – J. Paleontol., **74**: 1065-1071.

Barthel, M. (2002): The magott stones from Windberg Ridge, Germany. In: Dernbach, U. & Tidwell, W.D.I. (Eds.): Secrets of petrified plants – Fascination from millions of years. S. 64-77; Heppenheim (D'ORO-Verlag).

Barthel, M. (2009): Die Rotliegendflora des Thüringer Waldes. Sonderveröffentlichung. – Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen, Teil 1 (2003) **18**: 3-16, Teil 2 (2004) **19**: 19-48, Teil 3 (2005) **20**: 27-56, Teil 4 (2006) **21**: 33-72, Teil 5 (2007) **22**: 41-67, Teil 6 (2008) **23**: 39-62.

Barthel, M. & Fischer, H. (1980): Ein *Psaronius*-Fund aus pleistozänen Gera-Schottern. – Fundgrube, **16** (2): 63; Berlin.

Barthel, M. & Rössler. R. (1997): Tiefschwarze Kieselstämme aus Manebach. – Veröff. Naturhist. Museum Schleusingen, **12**: 53-61.

Barthel, M.; Krings, M. & Rössler, R. (2010): Die schwarzen Psaronien von Manebach, ihre Epiphyten, Parasiten und Pilze. – Semana, **25**: 41-60.

Behan-Pelletier, V. & Walter, D.E. (2000). Biodiversity of oribatid mites (Acari: Oribatida) in tree canopies and litter. In: Coleman, D.C. & Hendrix, P.F. (Eds.) Invertebrates as Webmasters in Ecosystems. S. 187-202; Wallingford, UK (CAB Publishing).

Behan-Pelletier, V.M.; St. John, M.G. & Winchester, N. (2008): Canopy Oribatida: Tree specific or microhabitat specific? – Eur. J. Soil Biol., **44**: 220-224.

Beyschlag, F. (1882): Geognostische Skizze der Umgegend von Crock im Thüringer Walde. – Zeitschrift f. Naturwiss., **55** (4 F., 1) (1878): 571-647; Berlin, Anhang S. 646-647: Das Crocker Steinkohlenbergwerk.

Braun, A. (1997): Vorkommen, Untersuchungsmethoden und Bedeutung tierischer Cuticulae in kohligen Sedimentgesteinen des Devons und Karbons. – Palaeontographica A, **245**: 83-156.

Daber, R. (1989): Stefanzeitliche Verkieselungen im Vessertal/Thüringer Wald. – Fundgrube, **25** (1): 8-9; Berlin.

Dunger, W. (1983): Tiere im Boden. 3. Aufl., 280 S.; Wittenberg Lutherstadt (A. Ziemsen Verlag).

Feng, Z.; Wang, J. & Liu, L.J. (2010): First report of oribatid mite (arthropod) borings and coprolites in Permian woods from the Helan Mountains of northern China. – Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., **288**: 54-61.

Feng, Z., Wang, J., Liu, L.J. & Rössler, R. (2012): A novel coniferous tree trunk with septate pith from the Guadalupian (Permian) of China: ecological and evolutionary significance. – Int. J. Plant Sci., **173**: 835-848.

Feng, Z., Wang, J. & Rössler, R. (2011): A unique gymnosperm from the latest Permian of China, and its ecophysiological implications. – Rev. Palaeobot. Palynol., **165**: 27-40.

Feng, Z.; Schneider, J.W.; Labandeira, C.C.; Kretzschmar, R. & Rössler, R. (2014): A specialized feeding habit of Early Permian oribatid mites. – Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol., **417**: 121-125.

Goth, K. & Wilde, V. (1992): Fraßspuren in permischen Hölzern aus der Wetterau. – Senckenbergiana Lethaea, **72**: 1-6.

Gothan, W. (1915): Über die Methoden und neuen Erfolge bei der Untersuchung kohlig erhaltener Pflanzenreste. – Sitzungsber. Naturforsch. F., **1915**: 43-48; Berlin.

Kelber, K.-P. (2007): Die Erhaltung und paläobiologische Bedeutung der fossilen Hölzer aus dem süddeutschen Keuper. In: Schüssler, H. & Simon, T. (Hrsg.): Aus Holz wird Stein. Kieselhölzer aus dem Keuper Frankens. S. 37-100; Bergatreute/Aulendorf (Verlag und Offsetdruck Eppe GmbH).

Kellogg, D.W. & Taylor, E.L. (2004): Evidence of oribatid mite detritivory in Antarctica during the Late Paleozoic and Mesozoic. – J. Paleontol., **78**: 1146-1153.

Labandeira, C.C. (1998): Early history of arthropod and vascular plant associations. – Ann. Rev. Earth Planet Sci., **26**: 329-377.

Labandeira, C.C. (2006a): The four phases of plant-arthropod associations in deep time. – Geologica Acta, **4** (4): 409-438.

Labandeira, C.C. (2006b): Silurian to Triassic plant and insect clades and their associations: new data, a review, and interpretations. – Arthropod Syst. & Phyl., **64**: 53-94.

Labandeira, C.C. (2007): The origin of herbivory on land: initial patterns of plant tissue consumption by arthropods. – Insect Science, **14**: 259-275.

Labandeira, C.C.; Phillips, T.L. & Norton, R.A. (1997): Oribatid mites and the decomposition of plant tissues in Paleozoic coal-swamp forests. – Palaios, **12**: 319-353.

Labandeira, C.C. & Prevec, R. (2014): Plant paleopathology and the roles of pathogens and insects. – Int. J. Paleopathol., **4**: 1-16.

Lützner, H.; Andreas, D.; Schneider, J.W.; Voigt, S. & Werneburg, R. (2012): Stefan und Rotliegend im Thüringer Wald und seiner Umgebung. In: Deutsche Stratigraphische Kommission (Hrsg.; Koordination und Redaktion: H. Lützner & G. Kowalczyk für die Subkommission Perm-Trias): Stratigraphie von Deutschland X. Rotliegend. Teil I: Innervariscische Becken. – Schriftenr. Dt. Ges. Geowiss., **61**: 418-487.

McLoughlin, S. (1992): Late Permian plant megafossils from the Bowen Basin, Queensland, Australia: Part 1. – Palaeontographica B, **228**: 105-149.
Meinhold, R. (1980): Steinkohlenbergbau in Thüringen 1946-1949. – Z. geol. Wiss., **8**: 1321-1331; Berlin.
Meyen, S.V. (1984): Is *Thuringia* a gymnosperm synangium or a coprolite? – Z. geol. Wiss., **12** (2): 269-270; Berlin.
Mickle, J. E. & Barthel, M. (1992): *Psaronius*-Stämme im Oberkarbon des Kyffhäusers? – Abh. Ber. Mus. Nat. Gotha, **17**:11-14.
Noll, R. (2012): Anatomische Beobachtungen am Sekundärxylem permischer Koniferen- und Cordaitenhölzer der Donnersberg-Formation. – Veröff. Mus. Naturkunde Chemnitz, **35**: 29-38.
Noll, R.; Rössler, R. & Rojko, R. (2004): Neue permische Pflanzen und deren ungewöhnliche Wuchsorte. - Veröff. Mus. Naturkunde Chemnitz, **27**: 29-38.
Noll, R.; Rössler, R. & Wilde, V. (2005): 150 Jahre *Dadoxylon*. Zur Anatomie fossiler Koniferen- und Cordaitenhölzer aus dem Rotliegend des euramerischen Florengebietes. – Veröff. Mus. Naturkunde Chemnitz, **28**: 29-48.
Norton, R.A., Bonamo, P.M., Grierson, J.D., Shear, W.A., 1988. Oribatid mite fossils from a terrestrial Devonian deposit near Gilboa, New York. – J. Paleontol., **62**: 259-269.
Remy, W. (1953): Beiträge zur Kenntnis der Rotliegendflora Thüringens. Teil I. Zwei bisher unbekannte Pteridospermenfruktifikationen aus dem Thüringer Rotliegenden. – Sitz. Ber. Dr. Akad. Wiss. Berlin, Kl. Mathem. u. allg. Naturwiss., **1953** (1): 1-24; Berlin.
Remy, W. (1954): Beiträge zur Kenntnis der Rotliegendflora Thüringens. Teil II, Fruktifikationen. – Sitz. Ber. Dr. Akad. Wiss. Berlin, Kl. Mathem. u. allg. Naturwiss., **1954** (3): 5-20; Berlin.
Remy, W. & Remy, R. (1958): Beiträge zur Kenntnis der Rotliegendflora Thüringens. – Sitz. Ber. Dr. Akad. Wiss. Berlin, Kl. Chemie, Geologie u. Biologie, **1958**: 3; Berlin.
Remy, W. & Remy, R. (1961): Beiträge zur Flora des Autunien. II. *Tristachya crockensis* n. sp. und *Pterispermostrobus kontheri* n. sp. – Mber. Dr. Akad. Wiss. Berlin, **3** (9): 489-502; Berlin.
Rössler, R. (2000): The late Palaeozoic tree fern *Psaronius* - an ecosystem unto itself. – Rev. Palaeobot. Palynol., **108**: 55-74.
Rössler, R. (2006): Two remarkable Permian petrified forests: correlation, comparison and significance. In: Lucas, S.G.; Cassinis, G. & Schneider, J.W. (Eds.) Non-Marine Permian Biostratigraphy and Biochronology. – Geol. Soc. London, Spec. Publ., **265**: 39-63.
Rössler, R.; Philippe, M.; van Konijnenburg-van Cittert, J.H.A.; McLoughlin, S.; Sakala, J.; Zijlstra, G. et al. (2014): Which name(s) should be used for *Araucaria*-like fossil wood? - Results of a poll. – Taxon, **63**: 177-184.
Schatz, H. & Behan-Pelletier, V. (2008): Global diversity of oribatids (Oribatida: Acari: Arachnida). Hydrobiol., **595**: 323-328.
Scott, A.C. (1980): The ecology of some Upper Paleozoic floras. In: Panchen, A.L. (Ed.) The Terrestrial Environment and the Origin of Land Vertebrates. S. 87-115; New York (Academic Press).
Scott, A.C.; Stephenson, J. & Chaloner, W.G. (1992): Interaction and coevolution of plants and arthropods during the Palaeozoic and Mesozoic. – Phil. Trans. R. Soc. London B, **335**: 129-165.
Scott, A.C. & Taylor, T.N. (1983): Plant/animal interactions during the Upper Carboniferous. – Bot. Rev., **49**: 259-307.
Shear, W.A. & Kukalová-Peck, J. (1990): The ecology of Paleozoic terrestrial arthropods: the fossil evidence. – Can. J. Zool., **68**: 1807-1834.
Slater, B.J.; McLoughlin, S. & Hilton, J. (2012): Animal-plant interactions in a Middle Permian permineralised peat of the Bainmedart Coal Measures, Prince Charles Mountains, Antarctica. – Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., **363-364**: 109-126.
Stubblefield, S.P. & Taylor, T.N. (1986): Wood decay in silicified gymnosperms from Antarctica. – Bot. Gaz., **147**: 116-125.
Wallwork, J.A. (1976): The distribution and diversity of soil fauna. 355 S.; London, New York, San Francisco (Academic Press).
Walter, D.E. & Proctor, H.C. (2013): Mites: Ecology, Evolution & Behaviour: Life at a Microscale. 2nd Ed., 494 S.; Dordrecht (Springer).
Wan, M.; Yang, W. & Wang, J. (2014): *Septomedullopitys szei* sp. nov., a new gymnospermous wood from Lower Wuchiapingian (Upper Permian) continental deposits of NW China, and its implication for a weakly seasonal humid climate in mid-latitude NE Pangaea. – Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., **407**: 1-13.
Weaver, L.; McLoughlin, S. & Drinnan, A. (1997): Fossil woods from the Upper Permian Bainmedart Coal Measures, northern Prince Charles Mountains, East Antarctica. – AGSO J. Aust. Geol. Geophys., **16**: 655-676.
Weiss, Ch. E. (1881): Ueber das Rothliegende von Crock bei Eisfeld. – Z. Dt. Geol. Ges., **33**: 178.
Witter, W.; Witter, R. & Witter, C. (2011): Kieselhölzer aus dem Rotliegend von Crock in Südthüringen. – Semana, **26**: 25-36.
Zhou, Z.Y. & Zhang, B.L. (1989): A sideritic *Protocupressinoxylon* with insect borings and frass from the Middle Jurassic of Henan, China. – Rev. Palaeobot. Palynol., **59**: 133-143.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Veröffentlichungen des Museums für Naturkunde Chemnitz

Jahr/Year: 2014

Band/Volume: 37

Autor(en)/Author(s): Rößler Ronny, Kretzschmar Ralph, Feng Zhuo, Noll Robert

Artikel/Article: Fraßgalerien von Mikroarthropoden in Koniferenhölzern des frühen Perms von Crock, Thüringen 55-66