

## Zum Häutungsverhalten einiger Trilobiten aus den Rupbach-Schiefern (spätes Oberemium bis frühes Eifelium; Südwestliche Lahn-Mulde, Rhenoharzynikum)

MIRCO ALBERTI

**Kurzfassung:** Mit Hilfe taphonomischer Befunde wird das Häutungsverhalten der Trilobiten *Aulacopleura (Paraaulacopleura)* n. sp., *Cyphaspides* n. sp., *Chotecops sollei* Struve, 1984 und *Kettneraspis* sp. aus dem Steinbruch „Gutenacker“ sowie *Diademaproetus* n. sp., *Rhenocynproetus* n. sp., *Cyphaspis* spp., *Harpes* sp., *Acastoides* n. sp., *Destombesina* n. sp., *Barrandeops* n. sp., *Kettneraspis seiberti* Basse, 2004, *Leonaspis kleini* Basse, 2004 und *Koneprusia* spp. von der Fundlokation „Heckelmanns Mühle“ beschrieben. Beide Örtlichkeiten befinden sich im Rupbachtal, einer bekannten Fundregion für fossile Faunen aus dem Unter-/Mitteldevon-Grenzbereich. Innerhalb der verschiedenen Trilobitenarten sowie innerartlich wurden hierin eine Vielzahl verschiedener Häutungsmodi nachgewiesen. Der Nachweis infaunaler Häutungen erklärt womöglich das Vorkommen unzerstörter Häutungsensembles in den hiesigen Schlammströmen (Lahars). Diese endobenthischen Häutungen lassen sich an bestimmten Häutungskonfigurationen erkennen. Dazu wird neben den bisher bekannten Mustern hier zusätzlich der „Akkordeon-Effekt“ eingeführt. Den in einigen Odontopleuridae besonders ausgebildeten vorderen Randanhängen der Pleuren wird eine Verankerungsfunktion zur Unterstützung des Häutungsvorgangs zugeschrieben. Mit der „Anker-Strategie“ wird eine spezielle Häutungsweise bei Arten mit ankerförmigem Cephalon, wie z. B. *Diademaproetus*, für möglich gehalten und beschrieben. Innerhalb der Fauna von „Heckelmanns Mühle“ folgten Häutungen eher individuellen Rhythmen während in „Gutenacker“ Ansammlungen von Häutungsresten auf zeitlich koinzidierende Häutungsereignisse hinweisen. Der letztere Lebensraum wurde offenbar von manchen Arten speziell zur Häutung aufgesucht.

**Abstract:** Some molting-habits and related taphonomic implications of the trilobites *Aulacopleura (Paraaulacopleura)* n. sp., *Cyphaspides* n. sp., *Chotecops sollei* Struve, 1984 and *Kettneraspis* sp. from the „Gutenacker“ quarry such as *Diademaproetus* n. sp., *Rhenocynproetus* n. sp., *Cyphaspis* spp., *Harpes* sp., *Acastoides* n. sp., *Destombesina* n. sp., *Barrandeops* n. sp., *Kettneraspis seiberti* Basse, 2004, *Leonaspis kleini* Basse, 2004 and *Koneprusia* spp. from the „Heckelmanns Mühle“ fossil site are described. Both sites are situated in the Rupbach-valley in the south-eastern part of the Rhenish Massif, known for its numerous transitional Lower/Middle Devonian faunas. The variety of supposed molt procedures was high both extra- and intraspecifically. Infaunal molting occurred in some cases and may explain the occurrence of moult ensembles inside of some debris flows (lahars). Infaunal molting can be recognized by typical molting configurations as according to previous work and/or the „accordion-effect“, introduced herein. The function of specific anterior pleural spines, developed in some Odontopleuridae is interpreted as an auxiliary means for exuviation. An „anchor molt strategy“ is considered possible and described for species with anchor-shaped cephalon, especially *Diademaproetus*. In the „Heckelmanns Mühle“-fauna molting rather

followed individual rhythms whereas in "Gutenacker" clustered molt remains are indicative of synchronized molting events. The latter site was apparently frequented especially for exuviation by some species.

## 1. Einleitung

Das Ruppbachtal ist ein Seitental der Lahn im südöstlichen Rheinischen Schiefergebirge (TK 25, Blatt 5613 Schaumburg). Hierin sind Gesteine aus dem Grenzbereich Unter-/Mitteldevon aufgeschlossen, die für eine reichhaltige Fossilführung bekannt sind. Die nach REQUADT & WEDDIGE (1978) als Rupbach-Schiefer bezeichnete Sedimentabfolge dokumentiert den Übergang von der flachmarinen rheinischen Fazies zur küstenfernen herzynischen Fazies am Südrand des Paläokontinents Laurussia. In ihrer späteren Ausprägung können sie als eine lokale Form der verbreitet vorkommenden Wissenbacher Schiefer angesehen werden. Wie in diesen wurde auch in den Rupbach-Schiefern Bergbau auf Dachschiefer betrieben. Die hierbei zu Tage geförderte Fauna zog schon früh das wissenschaftliche Interesse auf sich und veranlasste die damaligen Bearbeiter, u. a. KAYSER (1884) und MAURER (1876), für die Abfolgen die Bezeichnung „Orthocerasschiefer“ einzuführen. In der jüngeren Vergangenheit fiel das Interesse besonders auf die reichhaltige Trilobitenfauna verschiedener Rupbach-Schiefervorkommen. Allein aus den bekanntesten beiden Fundorten, dem ehemaligen Steinbruch „Gutenacker“ und dem Steinbruch „Heckelmanns Mühle“ sind mittlerweile ungefähr drei Dutzend verschiedene Trilobitenarten nachgewiesen, die insgesamt einen großen Teil des bekannten zeittypischen Formenspektrums repräsentieren. In ALBERTI (2013), BASSE (2002, 2003, 2006), BASSE & HEIDELBERGER (2002), BASSE & MÜLLER (1998, 2004, 2011), FLICK & STRUVE (1984) sowie FLICK et al. (2006) werden diese Faunen näher beschrieben. Trilobiten sind hier regelmäßig artikuliert zu finden. Neben den vollständigen Panzern finden sich auch zahlreiche disartikulierte Reste, die unterschiedliche Stadien des Zerfalls dokumentieren. Nicht wenige davon sind offensichtlich Exuvien. Das hiermit vorliegende Material wird zum Anlass genommen, die Häutung einiger Trilobiten aus dem Rupbach-Gebiet näher zu untersuchen. Einerseits weil sich darin Hinweise auf besondere Häutungsgewohnheiten finden. Andererseits auch, um damit vielleicht Hinweise für ein besseres Verständnis der Lebensräume zu erhalten.

Den folgenden Personen möchte ich für ihren Beitrag zu der vorliegenden Arbeit danken. Herr Ulrich Lemke, Wetter/Ruhr, half in gewohnt hilfsbereiter Weise mit schwer greifbarer Literatur aus. Herr Peter Müller, Langenhahn, stellte Fotos seiner hervorragenden Silikonabgüsse zu Verfügung. Den Herren Martin Basse, Bochum, Dr. Jürgen Gad, Mainz, und Allart P. Van Viersen, Maastricht, danke ich für die kritische Durchsicht meines Textentwurfs.

## 2. Häutung bei Trilobiten

Wie andere Arthropoden mussten sich auch Trilobiten wachstumsbedingt häuten. RICHTER (1937) erkannte, dass das dabei abgeworfene Integument unter gewissen Umständen in einer spezifischen Weise fossil erhalten bleiben konnte. Nach HENNINGSMOEN (1975) ist sogar von einer vergleichsweise guten Erhaltungschance für Exuvien auszugehen, da solche für Aasverwerter uninteressant waren. Aus der großen Formenvielfalt der Trilobiten und ihren jeweiligen morphologischen Eigenheiten mussten sich fast zwangsläufig unterschiedliche Häutungsmodi ergeben, was z. B. HENNINGSMOEN (1975) näher beleuchtete oder von McNAMARA & RUDKIN (1984) hervorgehoben wurde. Nähere Untersuchungen z. B. durch BUDIL & BRUTHANSOVÁ (2005),

BUSCH & SWARTZ (1985) sowie SPEYER (1985) wiesen sogar unterschiedliche Häutungsformen innerhalb einzelner Arten nach. Je nach Art des Häutungsvorgangs blieben dabei die abgeworfenen Panzerreste in besonderen Assoziationen zurück, für die SPEYER (1985) den Begriff Häutungsensemble (moult ensemble) prägte. Höchstwahrscheinlich spielten für die Wahl des Häutungstyps auch äußere Einflüsse eine gewisse Rolle. Nach RUSTÁN et al. (2011) zwangen solche die Trilobiten gelegentlich sogar zu einer infaunalen Häutung, also innerhalb des Sediments.

### 3. Geologischer Überblick

Das untersuchte Material stammt aus dem Steinbruch „Gutenacker“, nahe der gleichnamigen Ortschaft und aus dem nach der nächstgelegenen Mühle benannten Steinbruch „Heckelmanns Mühle“, im Tal südlich des Ortes Steinsberg. Beide Steinbrüche befinden sich auf der TK 25, Blatt 5613 Schaumburg, im westlich der Stadt Limburg a.d. Lahn gelegenen unteren Rupbachtal, einem südlichen Seitental der Lahn, das regionalgeografisch dem Taunus angehört, welcher den südöstlichsten Gebirgstteil des Rheinischen Schiefergebirges darstellt. Geologisch gehört die Fundregion zur Lahn-Mulde, dem südöstlichen Teilgebiet des Südwest-Nordost streichenden Hessischen Synklinoriums, dem außerdem noch die Hörre-Zone sowie die nördlich davon gelegene Dill-Mulde angehören (Abb.1). Aus stratigraphischer Sicht lässt sich die Lahn-Mulde hier durch das Einsetzen mitteldevonischer Ablagerungen vom übrigen Rheinischen-Schiefergebirge abgrenzen und repräsentiert insgesamt eine Ablagerungsgeschichte, die bis in das Mississippium reicht. Die Abgrenzung wird dabei durch den spezifischen faziellen Umbruch an der Wende Unter-/Mitteldevon begründet. Als Teil der Rhenoherynischen Zone lag der Ablagerungsraum im Kontinentalschelf vor dem südlichen Rand der laurussischen Kontinentalplatte. Bis in das hohe Unterdevon lagen hier noch Flachmeerbedingungen vor. Darin herrschte die durch grob-siliziklastischen Sedimenteintrag vom nahe gelegenen Kontinent charakterisierte rheinische Fazies vor. Ab dem höchsten Unterdevon (oberes Oberemsium) verlagerte sich der Küstensaum nach Norden, was im Ablagerungsraum einen Wechsel hin zur tiefmarin geprägten herzynischen Fazies, mit feinklastischer Sedimentation und verstärkten karbonatischen Anteilen zur Folge hatte (Abb.2). Ursache dieser Transgression waren u.a. epirogenetische Krustenbewegungen, als deren Folge auch unterschiedliche Phasen vulkanischer Aktivitäten einsetzten. Die zunächst keratophyrischen und später basischen Vulkanite finden sich in der Lahnmulde verbreitet als Tuffite, submarine Effusiva oder gröberkörnige Intrusiva (BENDER et al., 1993). Verschiedene hierbei entstandene Vulkanstrukturen bildeten im späteren Mitteldevon die Fundamente für Riffbildungen, die bis in das ausgehende Oberdevon anhielten.

An ihrem Südwestrand streicht die Lahnmulde in mehreren Teilmulden aus dem rheinischen Unterdevon aus. Hiervon durchschneidet das untere Rupbachtal die nördlichste, sogenannte Balduinsteiner Mulde sowie die nächst südlich davon gelegene Wasenbach-Mulde, deren Füllung mit Sedimenten und Vulkaniten bis in das tiefe Oberdevon reicht (FLICK & STRUVE 1984). Prägend für die Rupbachregion sind hiervon besonders die Rupbach-Schiefer, deren Typuslokalität das untere Rupbachtal gleichzeitig ist (REQUADT 2008). Mehr oder weniger stark geschieferte, Karbonat-haltige Tonsteine und -schiefer, deren Alter von REQUADT & WEDDIGE (1978) Conodonten-stratigraphisch vom hohen Oberemsium bis ins frühe Givetium eingestuft werden konnte. Einen Überblick über die Makrofauna der Rupbach-Schiefer bietet ansatzweise die Fossilliste 10 in REQUADT (1990). Innerhalb der Rupbach-Schiefer dokumentiert sich der Übergang von der rheinischen Fazies zur herzynischen Fazies in petrofazieller

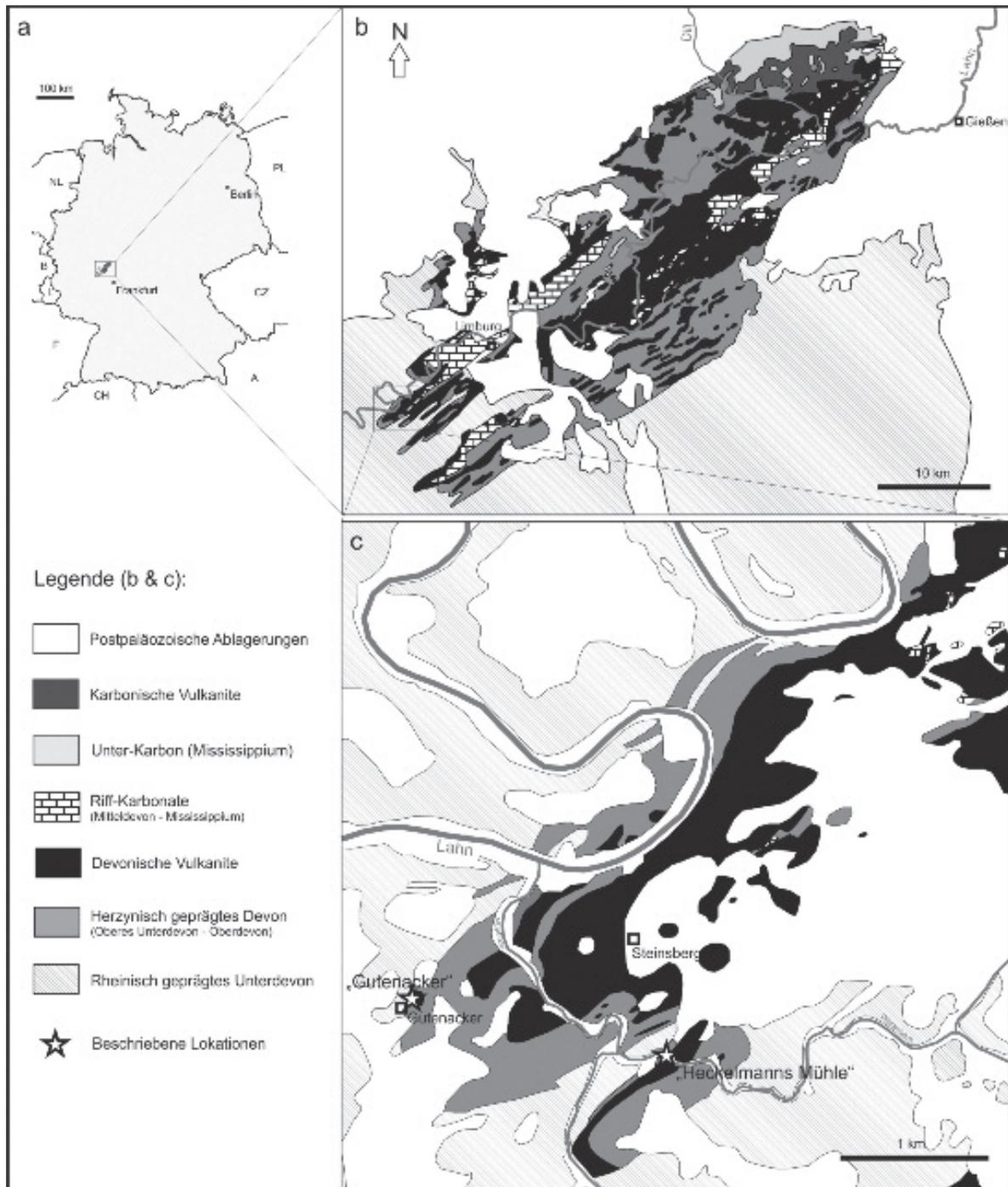


Abb. 1: Geologischer Überblick. a) Großräumige geographische Lage der Lahn-Mulde. b) Geologie der Lahn-Mulde (vereinfacht, nach FLICK 2010); nicht dargestellt ist die etwa altersgleiche Hörre-Zone im Nordosten der Lahn-Mulde. c) Geologie der südwestlichen Lahn-Mulde/Rupbach-Region (verändert, nach REQUADT 1990) mit Lage der beschriebenen Lokationen.

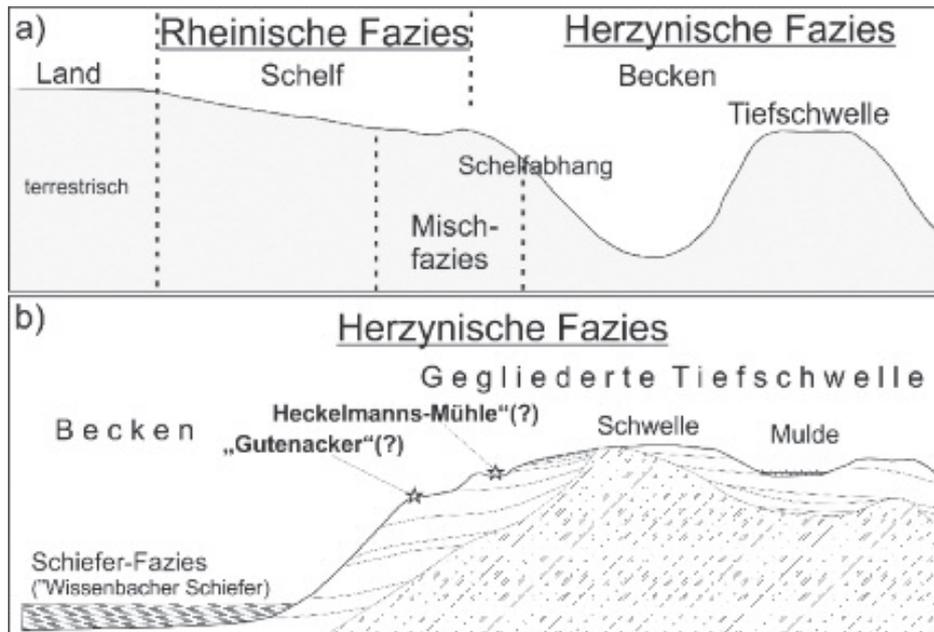


Abb. 2: a) Schematische Darstellung der unterschiedenen Faziesbereiche (verändert, nach SCHRAUT 1999). b) Schema des herzynisch ausgebildeten Ablagerungsraums (basierend auf SCHRAUT 1999) mit Eintragung vermutlicher Positionen der beschriebenen Fundorte.

Hinsicht bis zum Ende des Unterdevons, während der allmähliche biofazielle Fazieswechsel erst im unteren Mitteldevon seine volle Ausbildung erreicht. Auffällig ist dabei das zeitliche Nebeneinander verschiedener fazieller Ausprägungen in den frühen Rupbach-Schiefen des Rupbachtals. Altersgleiche Tonschiefer mit deutlich pelagischer Fauna (namensgebend für die alte Bezeichnung „Orthocerasschiefer“) finden sich zum Teil in enger räumlicher Nachbarschaft zu neritisch dominierten Faunen. Dies lässt auf eine ausgeprägte Reliefierung des damaligen Tiefseebeckens durch sogenannte Tiefschwellen schließen. Nach SCHRAUT (1999) war die Oberfläche solcher Rücken gegebenenfalls intern noch weiter in kleinräumige Schwellen und Becken untergliedert (vgl. Abb. 2). Als Folge der Einengungstektonik während der Variskischen Orogenese wurde die südwestliche Lahn-Mulde später in verschiedene Nord-west-vergente Spezialfalten und Schuppen zerteilt. Beide Fossilfundstellen liegen in der sogenannten Lahntaler Schuppe (REQUADT 2008), die die nordwestlichste Begrenzung der Lahn-Mulde im Gebiet darstellt.

#### 4. Lokation „Gutenacker“

Die Lokation „Gutenacker“ entspricht dem Fossilfundpunkt SCH 11 in REQUADT (1990) und ist in FLICK & STRUVE (1984) näher beschriebenen. Der östlich der Ortsgemeinde Gutenacker gelegene Steinbruch wurde ehemals auf die Gewinnung des hier anstehenden Keratophyrs betrieben, dessen alkalitrachytische Schmelze während der vulkanisch aktiven Givet-Adorf-Phase (FLICK & NESBOR, 1988) lagerartig in Rupbach-Schiefer eingedrungen ist. Diese blau-grauen, beige-verwitternden Tonsteine wurden beim Eindringen der Schmelze bereichsweise kontaktmetamorph beeinflusst. Wo dies nicht durch die Kontaktwirkung (z. B. Verhärtung) unterbunden wurde, weisen die Gesteine eine schwach ausgebildete, schichtparallele Schieferung auf. Die im Liegenden des Lagergangs aufgeschlossenen Rupbach-Schiefer beinhalten eine reichhaltige

Fossilführung. Darin dominieren pelagisch-hemipelagische Faunenelemente, wie Orthoceren und Goniatiten. Dazwischen findet sich aber auch eine Trilobitenfauna, die teilweise neritisch anmutet. FLICK & STRUVE (1984) rekonstruierten für den Ablagerungsraum eine mögliche Wassertiefe bei oder unter 50 m. Der starke pelagisch-hemipelagische Fauneneinfluss lässt dabei eine Position am äußeren Hang einer Tiefenschwelle für wahrscheinlich erscheinen (vgl. Abb. 2 b). Hierfür spricht auch der Nachweis von *Struveaspis* sp., der ansonsten typischerweise in den Wissenbacher Schiefen vorkommt. Das Alter der Ablagerungen grenzten FLICK & STRUVE (1984) auf das sehr frühe Eifelium im Unter-/Mitteldevon-Grenzbereich ein. Für ein bereits eifelisches Alter spricht auch das Vorkommen des Goniatiten *Pinacites jugleri* (SCHUBERT 1996).

### 5. Lokation „Heckelmans Mühle“

Die Lokation „Heckelmans Mühle“ wird gelegentlich auch nach der nächstgelegenen Ortschaft als „Steinsberg“ bezeichnet. Es handelt sich dabei um eine Sammelbezeichnung mehrerer Fundstellen, die sich beiderseits eines steil gestellten alkalibasaltischen Lagergangs (Diabas) befinden, der in der vulkanischen Givet-Adorf-Phase schichtparallel in Rupbach-Schiefer eingedrungen ist (FLICK & NESBOR 1988). Mit der Gewinnung des Diabas in einem Steinbruch wurde auch das fossilführende Nebengestein in dessen Seitenrändern aufgeschlossen. Vom Verfasser werden darin bislang elf Fundstellen (Fundlagen) unterschieden, die den Rupbach-Schiefen zuzuordnen sind (Abb. 3) und nicht immer mit den von FLICK et al. (2006) beschriebenen Fundstellen übereinstimmen müssen. Übereinstimmend sind die Fundstellen 2 (hier) und „7“ in FLICK et al. (2006), 3 (hier) und „8“ in FLICK et al. (2006) sowie 5 (hier) und „12“ in FLICK et al. (2006). Die hier aufgeführten Fundstellen 4 sowie 6 bis 10 wurden dem Abbau folgend erst nach 2006 aufgeschlossen, so dass FLICK et al. (2006) diese noch nicht kannten. Die Fundvorkommen 6 bis 10 belegen, in Abweichung zu FLICK et al. (2006) und REQUADT (1990), dass auch im südwestlichen Bereich des Steinbruches Rupbach-Schiefer das Liegende des Diabas-Lagergangs bilden. REQUADT (1990) erwähnt (mit Ausnahme von SCH 9 in Fossiliste 10) bemerkenswerterweise kaum Makrofossilvorkommen in Rupbach-Schiefen von „Heckelmans-Mühle“.

Horizonte mit deutlich ausgeprägtem Schlammstromcharakter stellen die Fundvorkommen 9 und 10 dar. Um Fundpunkt 8 fanden sich Horizonte mit auffällig vielen Crinoidenwurzeln. Mit dem Fundpunkt 7 ist ein breiter Bereich zwischen den Fundpunkten 6 und 8 bezeichnet und damit verschiedene Fundlagen, die aufgrund der örtlichen Aufschlussituation bisher nicht näher unterteilt werden konnten. Dem Befund nach befinden sich auch darunter noch verschiedene Schlammstromlagen. Die vergleichsweise starke Schieferung der Rupbach-Schiefer um Fundpunkt 6 lässt kaum eindeutige Aussagen zu deren ursprünglicher Genese zu. Die mit den Fundstellen erschlossenen Ablagerungen reichen (sicher) vom späten Oberemsium des Unterdevon bis ins mittlere Eifelium des Mitteldevon, wobei sich die Unterdevon-/Mitteldevon-Grenze im Hangenden des nach Südosten einfallenden Lagergangs befindet. REQUADT (1990) gibt eine stratigraphische Reichweite der im Steinbruch aufgeschlossenen Rupbach-Schiefer bis in das Givetium an. Die Schieferung der mittel- bis dunkelgrauen, beige bis weiß verwitternden, zum Teil siltigen Tonsteine ist unterschiedlich stark ausgeprägt, von nicht feststellbar nahe zum Lagergang bis hin zu Dachschiefer-artiger Ausbildung in den jüngeren Abschnitten im Hangenden des Diabas. Die Schieferung ist dabei mehr oder weniger schräg zur ehemaligen Schichtung angelegt. Vor allem in den unterdevonischen Anteilen sind einige Einschaltungen festzustellen, die sich als

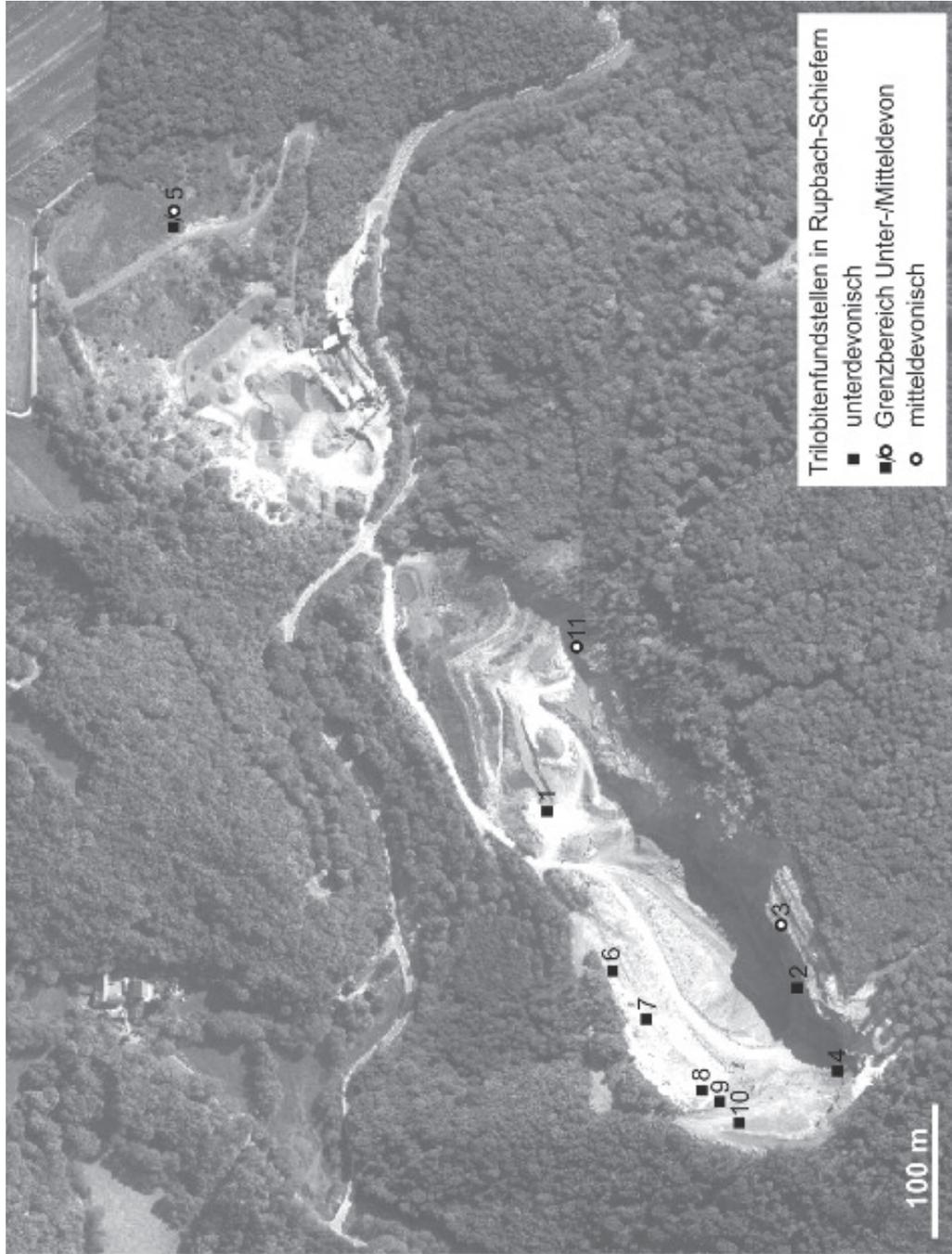


Abb. 3: Steinbruch an der Heckelmann-Mühle mit Eintragung der berücksichtigten Trilobitenfundstellen. Alle bezeichneten Punkte sind dem Rupbach-Schiefer zuzuordnen und belegen damit, abweichend von FLICK et al. (2006) und REQUADT (1990), das Vorkommen von Rupbach-Schiefern im Liegenden des Diabas-Lagergangs im südwestlichen Steinbruchbereich. Abbaubedingt nicht mehr vorhanden sind die Vorkommen 1 bis 4. Fundstelle 5 wurde mit Erdaushub verkippt. Geobasisinformation: Orthofoto des Landesamtes für Vermessung und Geobasisinformation Rheinland-Pfalz vom 6. Mai 2011.

Schlammstromablagerungen deuten lassen. Die geringe laterale Verbreitung mancher dieser Horizonte lässt auf eine gewisse Relieffierung des seinerzeitigen Ablagerungsraums schließen. Im näheren Grenzbereich Unter-/Mitteldevon sind bisweilen Schillartige Lagen festzustellen, deren Bildung in Anlehnung an FLICK et al. (2006) möglicherweise im Zusammenhang mit distalen Tempestiten zu sehen ist, deren Produkte in dem, insgesamt wohl unterhalb der Sturmwellenbasis anzunehmenden Ablagerungsraum sedimentiert wurden. Neben den vulkaniklastischen Schlammströmen nennen FLICK et al. (2006) auch das Vorkommen rhyolithischer Aschelagen aus subaerischem Vulkanismus in den tief mitteldevonischen Abschnitten.

Die artikulierten und damit für das gegenständliche Thema vornehmlich interessanten Trilobitenreste finden sich hauptsächlich in den unterdevonischen Ablagerungen der Lokation. Diese zeichnen sich gleichzeitig auch durch eine besondere Arten- und Formenvielfalt aus. Bisweilen kommen darin zeitgleich mindestens 14 der mehr als zwei Dutzend in „Heckelmans Mühle“ bisher nachgewiesenen Trilobitenarten vor. Als besonders reich an Individuen haben sich dabei einzelne Schlammstromhorizonte erwiesen. Die Fauna weist insgesamt einen eher neritischen Charakter auf. Wahrscheinlich ist von einem gut durchlichteten Lebensraum auszugehen, der im Vergleich mit SCHRAUT (1999) in einer Wassertiefe zwischen 30 und 50 Meter gelegen haben dürfte. Jedenfalls aber in geringerer Tiefe als der Lebensraum der Fauna von „Gutenacker“. Hierfür spricht auch das nur gelegentliche Auftreten pelagisch-hemipelagischer Faunenelemente. Entsprechende Lebensräume fanden sich auf bzw. an den damaligen Tiefschwellen. Mit Blick auf die vorhandenen Schlammstromablagerungen dürfte sich der Ablagerungsraum hier in einem der Trogbereiche befunden haben, vermutlich am Außenrand der Schwelle, wie in Abb. 2 b dargestellt. Mit den Schlammströmen lässt sich möglicherweise auch das große Spektrum vorkommender Trilobitenarten erklären, das auch in den jeweils darauffolgenden, autochthon gebildeten Ablagerungen zunächst nicht wesentlich abzunehmen scheint. KIRNBAUER & WENNDORF (1995) wiesen hierzu am Beispiel des unteremsischen „*Limoptera*-Porphyroids“ nach, dass entsprechende Ereignisse eine Art „Impfung“ von Lebensräumen mit Ökotoptop-fremden Faunenelementen bewirken konnten, die unter geeigneten Umständen auch nachhaltigen Niederschlag fand.

## 6. „Das Schlammstrom-Problem“

Das häufige Vorkommen vollständiger Trilobiten in den Ablagerungen des Steinbruchs „Heckelmans Mühle“ wird auf eine rasche Einbettung zurückgeführt. FLICK et al. (2004) machen dafür Schlammströme aus vulkaniklastischem Material (Lahars) verantwortlich, deren Ursprung südlich des Ablagerungsraums angenommen wird. Tatsächlich lassen sich in einigen Ablagerungen deutliche Hinweise hierfür finden. Diese jeweils Dezimeter-mächtigen Schlammstrombänke weisen keine interne Gradierung auf, was sie etwa von Turbiditen unterscheidet, wie sie regulär aus den Sedimentwolken von Trübeströmen abgelagert werden. Weiteren Hinweis gibt, neben anderen sedimentologischen Auffälligkeiten, vor allem die nicht eingeregelterte, chaotische Einbettung der Fossilien in den entsprechenden Lagen (vgl. Abb. 4). Die Ablagerungen müssen offenbar aus vergleichsweise dichten Masseströmen herrühren. Umso überraschender ist der Befund, dass sich auch hierin Trilobitenreste finden, die ganz offensichtlich mehr oder weniger vollständige Häutungsensembles gemäß SPEYER (1985) repräsentieren. Dies ließ bisweilen gewisse Zweifel an der Schlammstrom-Natur der Sedimente aufkommen. Eigentlich sollte anzunehmen sein, dass die aus der

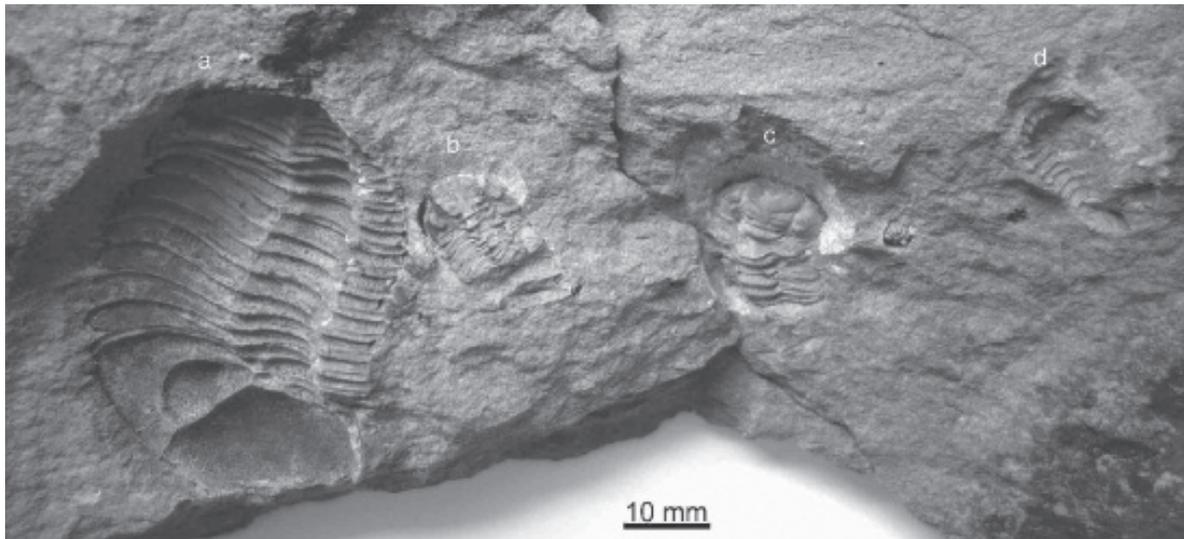


Abb. 4: Faziesstück aus einem Schlammstromhorizont der Lokalität „Heckelmanns Mühle“. Ein *Barrandeops* n. sp. L (a) ist kopfüber zu drei *Acastoides* sp. (b) bis (d) eingebettet. Bei dem disartikulierten Individuum (c) handelt es sich vielleicht um eine Exuvie. Individuum (d) wurde in seitlicher Lage eingebettet.

Häutung resultierenden Ensembles in den Schlammströmen so aufgearbeitet wurden, dass sie danach nicht mehr im ursprünglichen Verband zusammen liegen. Selbst wenn man annimmt, dass unter Umständen einzelne zusammenhängende Sedimentschollen in den Schlammströmen mittransportiert wurden, hätte auch das viel öfter, eine stärkere Zerstörung der Häutungsensembles zur Folge haben müssen. Außerdem wäre innerhalb so mitgeschleppter Schollen von einer besseren Einregelung der Fossilien auszugehen. Zum Vergleich wurden sämtliche Crinoiden, deren vermeintlicher Wurzelhorizont sich im Liegendkontakt eines der Schlammstromhorizonte findet, weitestgehend disartikuliert bzw. verdriftet. Die vorliegenden Exuvien finden sich aber offensichtlich weitgehend in ungestörtem Zustand; so, als ob sie an Ort und Stelle zurückgelassen wurden.

Für den Sachverhalt sind möglicherweise die Beobachtungen von RUSTÁN et al. (2011) von besonderem Belang. Nämlich, dass Trilobiten bisweilen auch zu infaunaler Häutung imstande waren. Im Folgenden werden manche Befunde vorgestellt, die darauf hindeuten, dass wohl auch innerhalb der betroffenen Trilobitenfauna infaunale Häutungen stattgefunden haben.

## 7. Material

Für die vorliegende Arbeit wurden 261 Trilobitenfossilien von der Fundstelle „Gutenacker“ in Augenschein genommen (Abb. 5). Allein aus den unterdevonischen Bereichen des Steinbruchs „Heckelmanns Mühle“ wurden mehr als 4100 Trilobitenfossilien betrachtet (Abb. 6). Hierbei nicht mitgezählt sind unzählige weitere Stücke aus den Schill-artigen Ablagerungen im Unterdevon-/Mitteldevon-Grenzbereich des nördlichen Steinbruchteils sowie aus den mitteldevonischen Schiefern des Aufschlusses. Die betrachteten Funde umfassen vereinzelt Panzersegmente bis hin zu vollständigen Trilobitenpanzern sowie eine Anzahl von Exuvien, die in der Regel als sogenannte Häutungsensembles erkannt wurden. Die Fossilien wurden im Zeitraum der vergangenen 25 Jahre zusammengetragen. Bedingt durch die Aufschlussituation

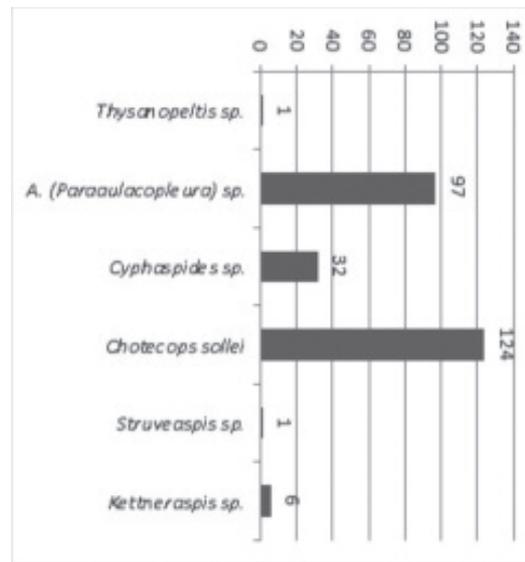


Abb. 5: Häufigkeitsverteilung der untersuchten Trilobiten von der Fundstelle „Gutenacker“.

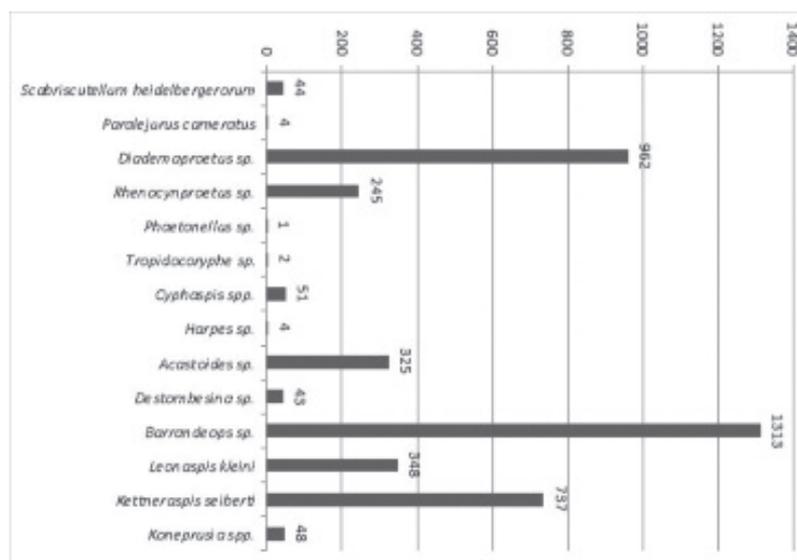


Abb. 6: Häufigkeitsverteilung der untersuchten Trilobiten aus den unterdevonischen Partien des Aufschluss „Heckelmans Mühle“.

konnte eine zonierte Aufsammlung hierbei allenfalls ansatzweise erfolgen. Angaben zur ursprünglichen Orientierung (Schichtober-/ -unterseite) sind in der Regel nicht mehr möglich. Soweit nicht anders angegeben (SMF = Forschungsinstitut Senckenberg und PWL = Naturhistorisches Museum Mainz / Landessammlung für Naturkunde Rheinland-Pfalz), befinden sich die Exemplare in privater Sammlung. Eine umfangreiche Bearbeitung der hier behandelten Trilobitenfaunen erfolgt aktuell durch BASSE & MÜLLER (in Vorb.), deren Ergebnisse bei der Fertigstellung der Arbeit leider noch nicht veröffentlicht waren. In Kenntnis der vorgesehenen Veröffentlichung von BASSE & MÜLLER (in Vorb.) können die hier noch in offener Nomenklatur bezeichneten

Trilobiten danach aller Voraussicht nach teilweise wie folgt gleichgesetzt werden: *Aulacopleura* (*Paraaulacopleura*) n. sp. G = *Aulacopleura* (*Paraaulacopleura*) *lemkei*; *Cyphaspides* n. sp. G = *Cyphaspides* *albertii*; *Diademaproetus* n. sp. L = *Diademaproetus* *habenichti*; *Rhenocynproetus* n. sp. L = *Rhenocynproetus* *vanvierseni*; *Acastoides* n. sp. L = *Acastoides* *poschmanni*; *Destombesina* n. sp. L = *Destombesina* *schumacherorum*; *Barrandeops* n. sp. L = *Barrandeops* (*Lahnops*) *steinmeyeri*; *Koneprusia* spp. = *Koneprusia* *martini*. Aktuell verstehen sich diese allerdings noch als Nomina nuda.

### „Gutenacker“-Trilobiten

In der Lokation „Gutenacker“ fanden sich bisher die Trilobiten *Thysanopeltis* sp., *Aulacopleura* (*Paraaulacopleura*) n. sp. G, *Cyphaspides* n. sp. G, *Chotecops sollei* Struve, 1984, *Struveaspis* sp. G und *Kettneraspis* sp. G. Mehr oder weniger vollständige bzw. artikulierte Exemplare lassen sich dabei fast ausnahmslos als Häutungsreste bestimmen. Sofern daran nähere Beobachtungen möglich waren, sind diese nachfolgend beschrieben.

### *Aulacopleura* (*Paraaulacopleura*) n. sp. G

Im Häutungsinventar von *Aulacopleura* (*Paraaulacopleura*) n. sp. G sind zwei grundsätzliche Muster festzustellen, die regelmäßig auch in Kombination auftreten können. Fast immer zeigt sich eine Auftrennung der Gesichtsnähte und die Separation mindestens einer, oft aber beider Librigenae. Hieraus gingen in erster Linie typische Konfigurationen vom Typ „axial shield“ (HENNINGSMOEN 1975) hervor, die sich durch Thorakopygidien mit anhängendem Cranidium kennzeichnen. Daneben scheinen aber auch Häutungsöffnungen zwischen den einzelnen Thoraxsegmenten wirksam gewesen zu sein. Vielfach finden sich Konfigurationen, bei denen der Thorax in zwei oder mehr Teile zerlegt ist. Eine Bevorzugung bestimmter Segmente ist dabei nicht festzustellen. Bisweilen wurde auch das Pygidium gesondert abgeworfen. Man kann sich gut vorstellen, dass solche Zerlegungen durch Thoraxkontraktionen mit buckelnden und/oder windenden Bewegungen hervorgerufen wurden (vgl. Häutungsmodell von *Rhenocynproetus*, Abb. 18). Je nachdem, wie gut wohl das Häutungshemd abtrennte, erfolgten diese Bewegungen scheinbar mehr oder weniger heftig (vgl. Abb. 7 f-i). Nicht selten finden sich kleinere Ansammlungen mit den Häutungsresten mehrerer Individuen oft gleicher Größe. Gegen eine strömungsbedingte Zusammenspülung spricht dabei in manchen Fällen die Unversehrtheit der Häutungsensembles (vgl. Abb. 7 g). Häutungen waren für bestimmte Gruppen von *Aulacopleura* (*Paraaulacopleura*) n. sp. G (vielleicht sogar für alle Individuen im Lebensraum) offenbar zeitgleiche Ereignisse.

### *Cyphaspides* n. sp. G

Häutungsensembles von *Cyphaspides* n. sp. G weisen ein sehr gleichförmiges Muster auf. Die Häutungsöffnungen bildeten sich zwischen den Thoraxsegmenten, so dass der Rumpf bei Exuvien regelmäßig in mehrere Teile zerlegt ist. Die Gesichtsnähte waren dagegen offenbar sehr stabil verschmolzen und bei der Häutung vollkommen unwirksam. Selbst isolierte und unter Umständen zwischenzeitlich weit verdriftete Kopfschilde finden sich immer nur komplett. Ein Nach-vorn-kippen des Cephalons, wie etwa beim Salterschen Modus hat nicht stattgefunden. Vielmehr lässt sich öfters ein rückwärts gerichtetes Aufbiegen des Cephalons feststellen (vgl. Abb. 10 c). Abgesehen von etwaigen seitlichen Verdrehungen liegen die Häutungselemente der zerlegten Exuvien fast immer in der originären Orientierung. Die Konfigurationen lassen vermuten, dass die Häutung von *Cyphaspides* n. sp. G, ähnlich wie bei *A. (Paraaula-*

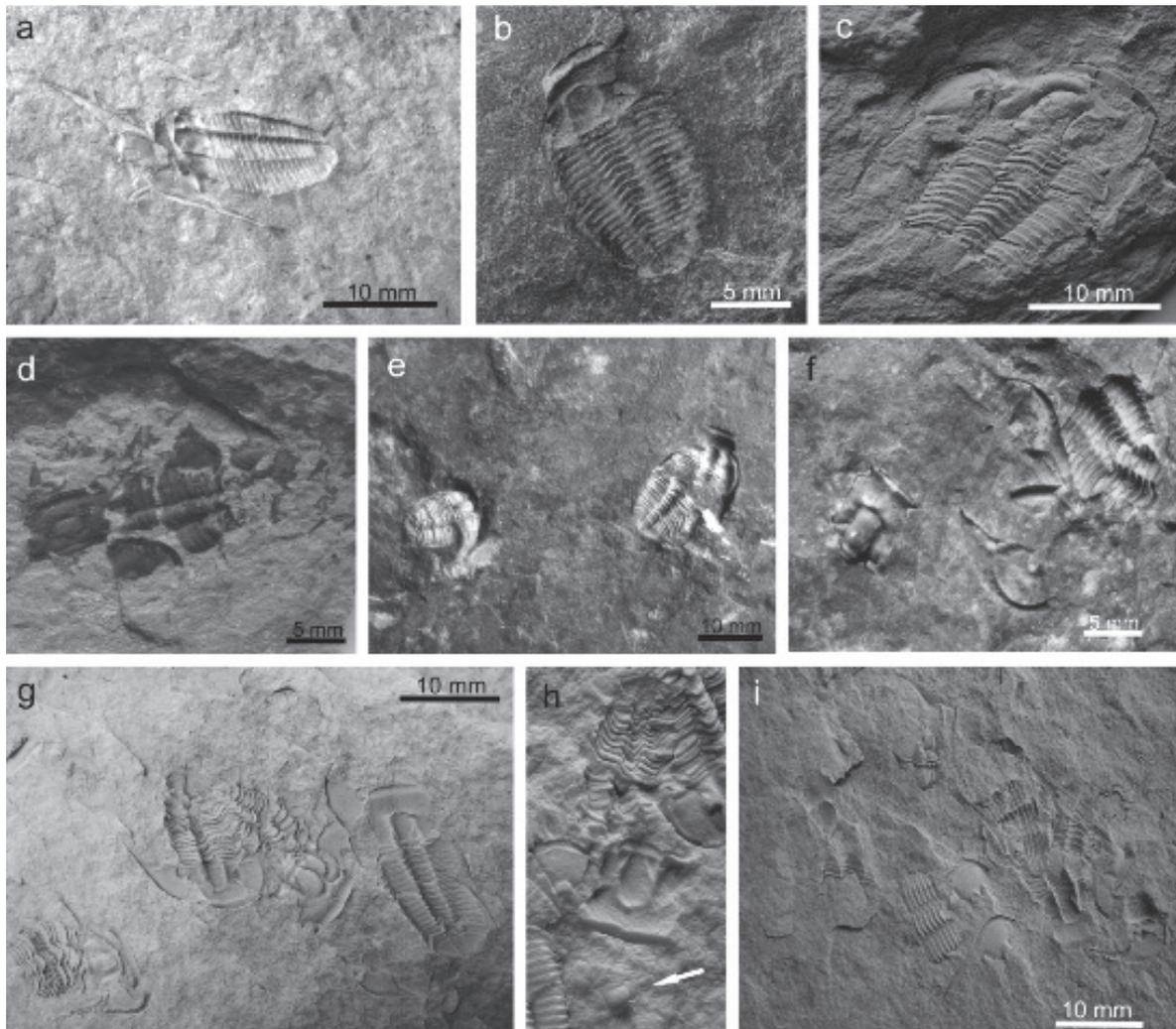


Abb. 7: Häutungsreste von *Aulacopleura* (*Paraaulacopleura*) n. sp. G von der Lokation „Gutenacker“. a) Unzerstörtes Ensemble in typischer „axial shield“-Konfiguration mit den abgetrennten Librigenae. b) Isoliertes „axial shield“. c),d),e) Häutungsensembles mit zerlegtem Thorax. f) Die zerstreute Lage der Häutungselemente dieses Individuums deutet vermutlich auf heftige Häutungsbewegungen hin. g) Gruppe von vier vollständigen Häutungsensembles. h) Zerlegtes „axial shield“ mit davor abgeworfenem Hypostom (Pfeil) aus der in g) gezeigten Gruppe. Diese Exuvie wurde außerdem, vermutlich infolge der Häutungsbewegungen, kopfüber zu den übrigen drei Häutungshemden abgelegt. i) Zerstreut zusammenliegende Häutungsreste dreier Individuen.

*copleura*) n. sp. G, mit buckelnden, windenden Thoraxkontraktionen einhergegangen ist (Abb. 8). Dabei scheinen die Häutungsbewegungen aber nie so heftig gewesen zu sein, wie bei einigen *Aulacopleura*. Die Häutungselemente von *Cyphaspides* finden sich in aller Regel kaum zerstreut.

Einzelne Nachweise kleiner Gruppen von Häutungsensembles weisen darauf hin, dass Häutungen scheinbar auch für *Cyphaspides* n. sp. G gleichzeitige Ereignisse darstellten. Auffällig ist dabei die deutliche Dominanz einer bestimmten Größenklasse (Abb. 9). Aus einem bestimmten Grund wurde das Habitat anscheinend von den Individuen einer bestimmten Altersgruppe bevorzugt. Und das offenbar regelmäßig, da die entsprechenden Trilobiten aus verschiedenen Fundhorizonten stammen. Aus der

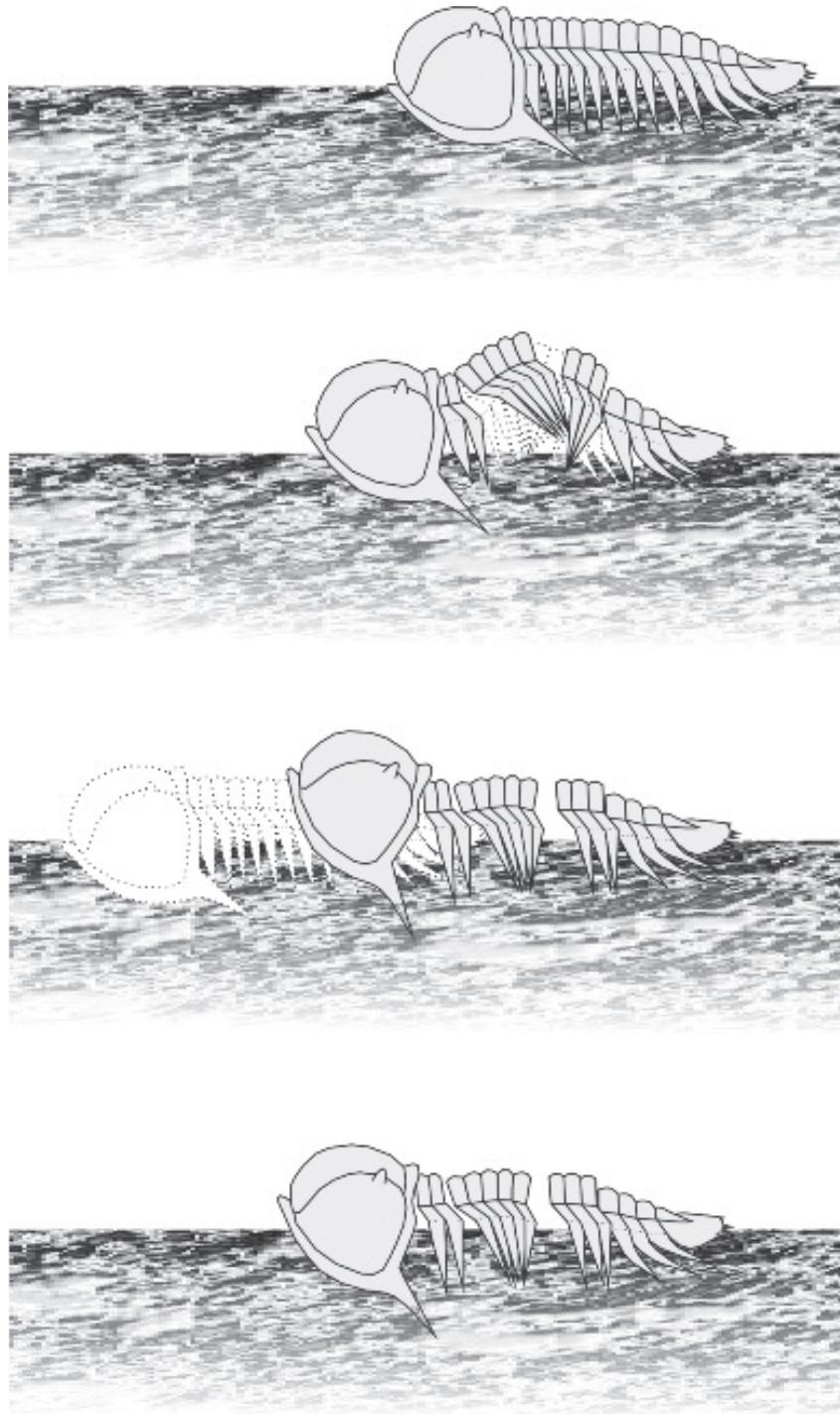


Abb. 8: Modell des mutmaßlichen Häutungsvorgangs von *Cyphaspides* n. sp. G. Möglicherweise entledigte sich das Tier mit buckelnden, windenden Thoraxbewegungen seines Häutungshemdes. Hierbei wurde wahrscheinlich auch in einer nach rückwärts gerichteten Kontraktionsbewegung das mit Hilfe der Wangenstachel im Boden festgehakte Kopfschild abgestreift. Mit dem rückwärtigen Aufbiegen des Cephalons entstand eine Öffnung, durch die das Tier den alten Panzer nach vorne verlassen konnte.

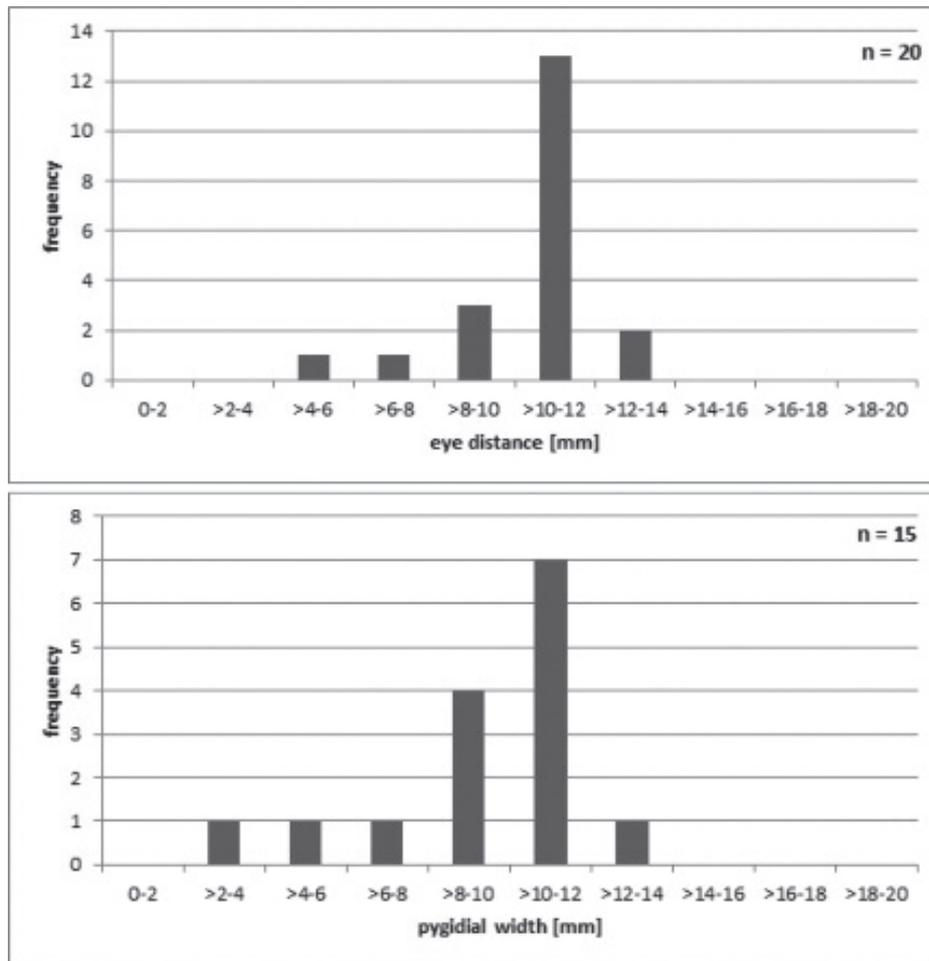


Abb. 9: Häufigkeitsverteilung der an *Cyphaspides* sp. aus „Gutenacker“ gemessenen Augenabstände (oben) und Pygidiumbreiten (unten) (jeweils 2 mm-Größenklassen). Die deutlich dominierende Größenklasse entspricht Tieren von um 25 mm Länge.

monospezifischen Größenverteilung lässt sich zudem ableiten, dass das „Gutenacker“-Habitat offensichtlich nicht der ständige Lebensraum von *Cyphaspides* war, sondern von diesem hauptsächlich zur Häutung aufgesucht worden ist.

#### *Chotecops sollei* Struve, 1984

Reste von *Chotecops sollei* finden sich im Steinbruch „Gutenacker“ am häufigsten. FLICK & STRUVE (1984) stellten bereits fest, dass es sich bei den teilweise massenhaften Vorkommen nicht um die Ergebnisse katastrophaler Sterbeereignisse handelt, sondern eher um Häutungsreste, die an ihrem Häutungsplatz zurückgelassen wurden oder zusammengeschwemmt worden sind.

Grundsätzlich lassen sich dabei zwei Typen unterscheiden. Zum einen Häutungsensembles aus ausgestreckten Thorakopygidien und separiertem Cephalon, die im Folgenden, unabhängig von der jeweiligen Orientierung der Häutungselemente zueinander, als „salterioide“ Typen bezeichnet werden. Der hierzu führende Häutungsprozess dürfte dem Salterschen Modus prinzipiell dahingehend entsprochen haben, dass das Cephalon vom gestreckten Thorakopygidium abgetrennt wurde und zwar höchstwahrscheinlich in einer der „Body-upright Moulting Procedure“ (SPEYER 1985;

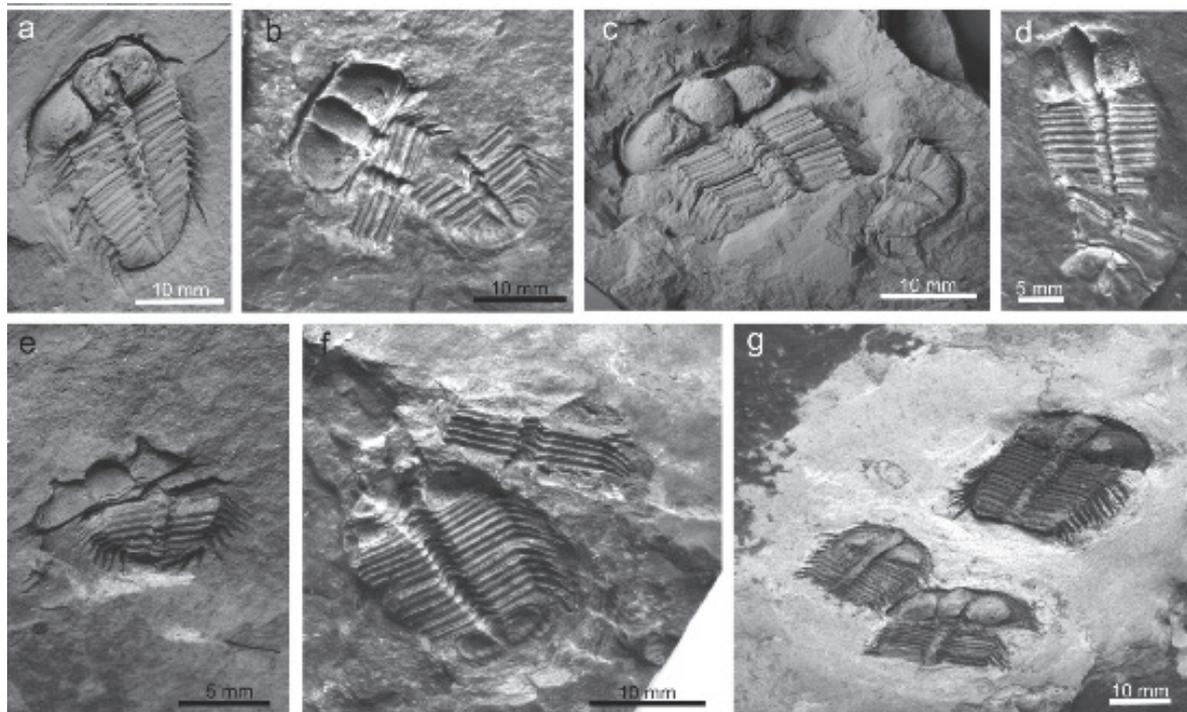


Abb. 10: Exuvien von *Cyphaspides* sp. von „Gutenacker“. a)-d) Individuen mit in typischer Weise zerlegtem Thorax ( b) befindet sich im PWL). Die Art der Zerlegung deutet auf buckelnde, windende Rumpfbewegungen während der Häutung hin. Durch das in c) zu erkennende, rückwärts gerichtete Aufbiegen des Cephalons entstand eine Öffnung, durch die das Tier sein Häutungsheim nach vorne verlassen konnte, nachdem das Kopfschild zuvor durch eine vermutlich rückwärtsgerichtete Bewegung abgestreift worden war. Womöglich dienten dabei die Wangenstachel zur Verankerung der Kopfschildes im Boden. e) Sehr kleines Individuum mit untypischerweise vorwärts umgeklapptem Cephalon. f), g) Kleine Gruppen von Exuvien mit bis zu drei Individuen. Auch bei den Exuvien in g) ist jeweils das Kopfschild rückwärts aufgebogen.

Abb.12) entsprechenden Weise. Saltersche Einbettungen im engen Sinne konnten bislang nicht nachgewiesen werden. Daneben finden sich Häutungselemente, die sehr wahrscheinlich aus Häutungen hervorgingen, die man sich wohl entsprechend der „Body Inversion Moul Procedure“ (SPEYER 1985) vorzustellen hat. Die hieraus stammenden Konfigurationen mit eingerolltem Rumpf machen den wesentlichen Teil größerer Häutungsakkumulationen bzw. -clusters aus (vgl. Abb 13 g,h). Dagegen finden sich die Konfigurationen vom „salteroiden“ Typ eher als vereinzelte Häutungsreste. Über den Grund dieses Phänomens lässt sich nur spekulieren. Möglicherweise war die „Body Inversion Moul Procedure“ die hinsichtlich etwaiger Fressfeinde kritische Prozedur, da hierbei die weniger gepanzerte Ventralseite offenbart werden musste. Sie wurde deshalb bevorzugt im Schutz weiterer Individuen angewandt. Grundsätzlich belegen die Häutungsakkumulationen, dass Häutungen für *Chotecops sollei* zeitlich koinzidierende Gruppenereignisse darstellten. Ob die vereinzelt, oft „salteroiden“ Häutungsreste davon auch zeitlich unabhängig stattgefunden haben, oder lediglich räumlich getrennt, ließ sich bisher nicht bestimmen. Die geselligen Häutungsereignisse scheinen jedenfalls altersübergreifend gewesen zu sein. In manchen Anreicherungen finden sich nämlich Reste jeglicher Größenklassen (Abb. 13 h). Allerdings lässt sich dabei nicht immer ausschließen, dass diese vielleicht zusammenge-

schwemmt worden sind. Andere Akkumulationen bestehen dagegen aus Individuen ähnlicher Größe (Abb. 13 g). Vermutlich scharten sich die Trilobiten zum Häuten gerne in altersgleichen Gruppen zusammen, wengleich dieses Verhalten bei *C. sollei* nicht so besonders ausgeprägt gewesen zu sein scheint, wie zum Beispiel bei *Cyphaspides* n. sp. G. Bei letzterer Art scheinen die unterschiedlichen Altersgruppen sogar verschiedene Habitate zur Häutung aufgesucht zu haben.

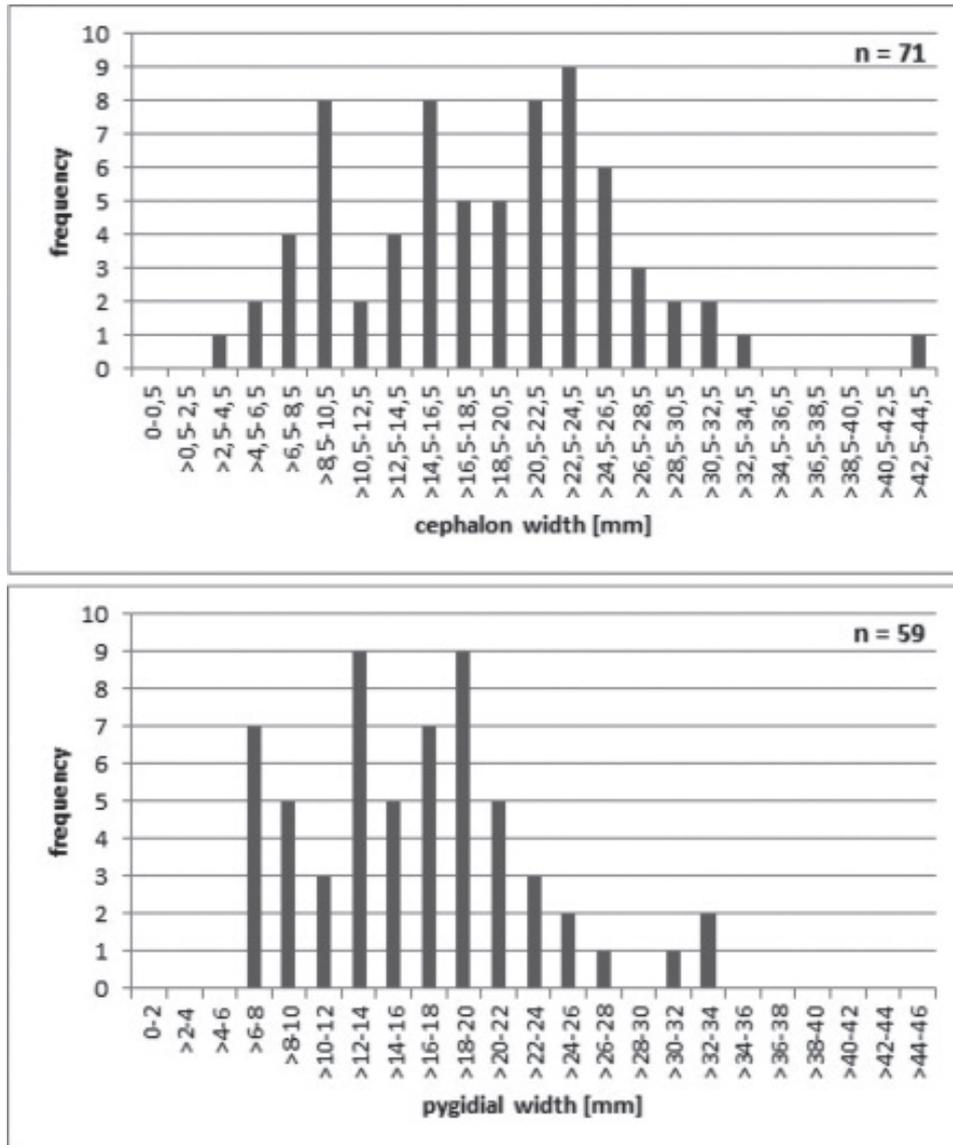


Abb. 11: Oben: Häufigkeitsverteilung der an *Chotecops sollei* aus „Gutenacker“ gemessenen Cephalon-Breiten (2 mm-Größenklassen). Im Histogramm zeigen sich mehrere „peaks“, die wohl unterschiedliche „instars“ repräsentieren. Aus der Verteilung lassen sich in Anlehnung an die statistischen Betrachtungen von BUSCH & SWARTZ (1985) mindestens sieben „instars“ rekonstruieren. Von sechs dieser Häutungsstufen wird hiermit die Präsenz in „Gutenacker“ nachgewiesen.

Unten: Mit der Häufigkeitsverteilung der Pygidium-Breiten der Spezies (2 mm-Größenklassen) wird das obere, breit aufgefächerte Verteilungsmuster grundsätzlich bestätigt.

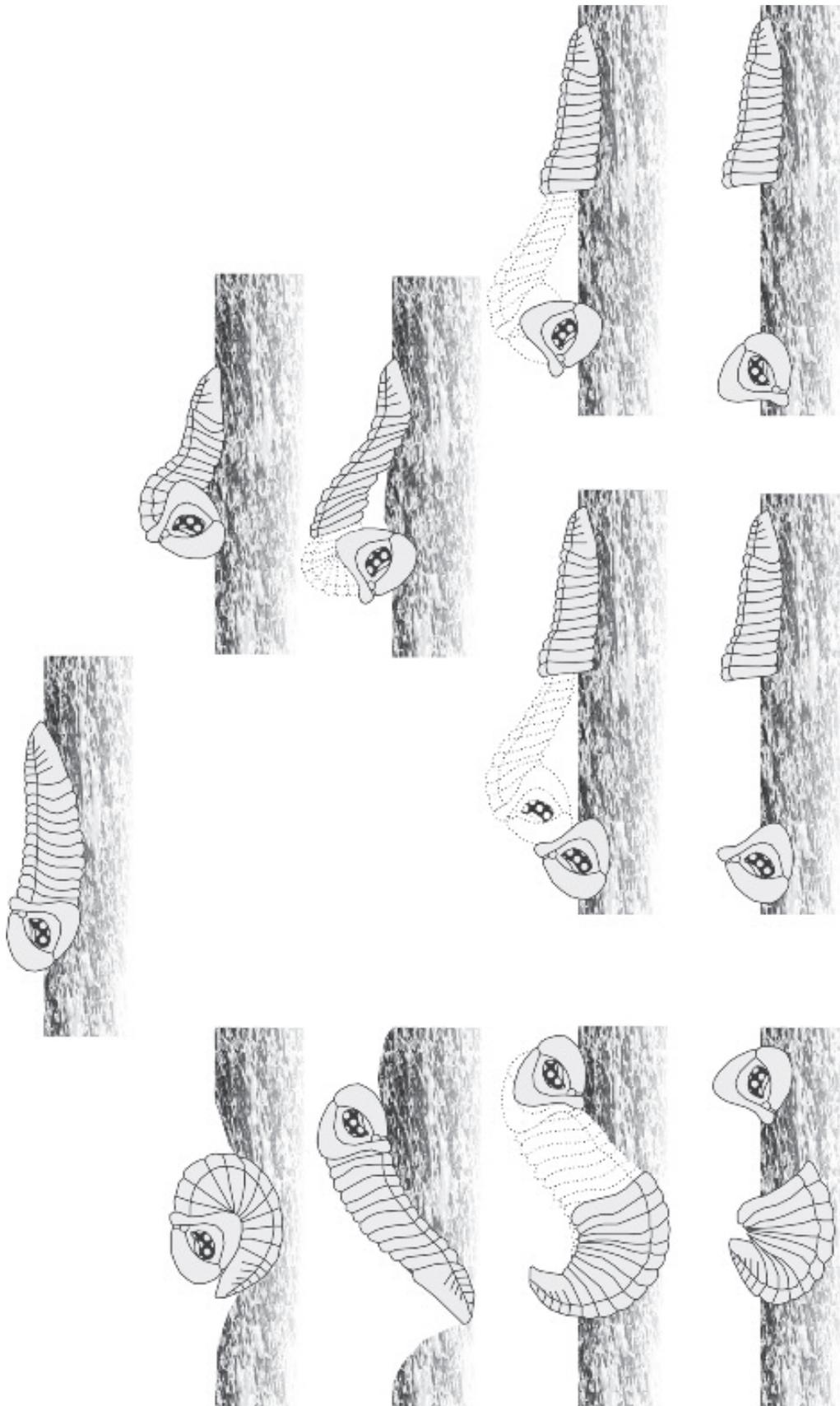


Abb. 12: Die in „Gutenacker“ vorkommenden Häutungsensembles von *Chotecops* lassen sich mit den Häutungsmodellen nach SPEYER (1985) erklären. Die linke Abfolge stellt dabei vereinfacht die „Body Inversion Moulting Procedure“ dar. Die rechten Abfolgen zeigen „Body-upright Moulting Procedures“. Hieraus gingen Ensembles vom „salteroiden“ Typ hervor. Eine Saltersche Einbettung im engen Sinne ging dabei aus der ganz rechten Abfolge hervor.

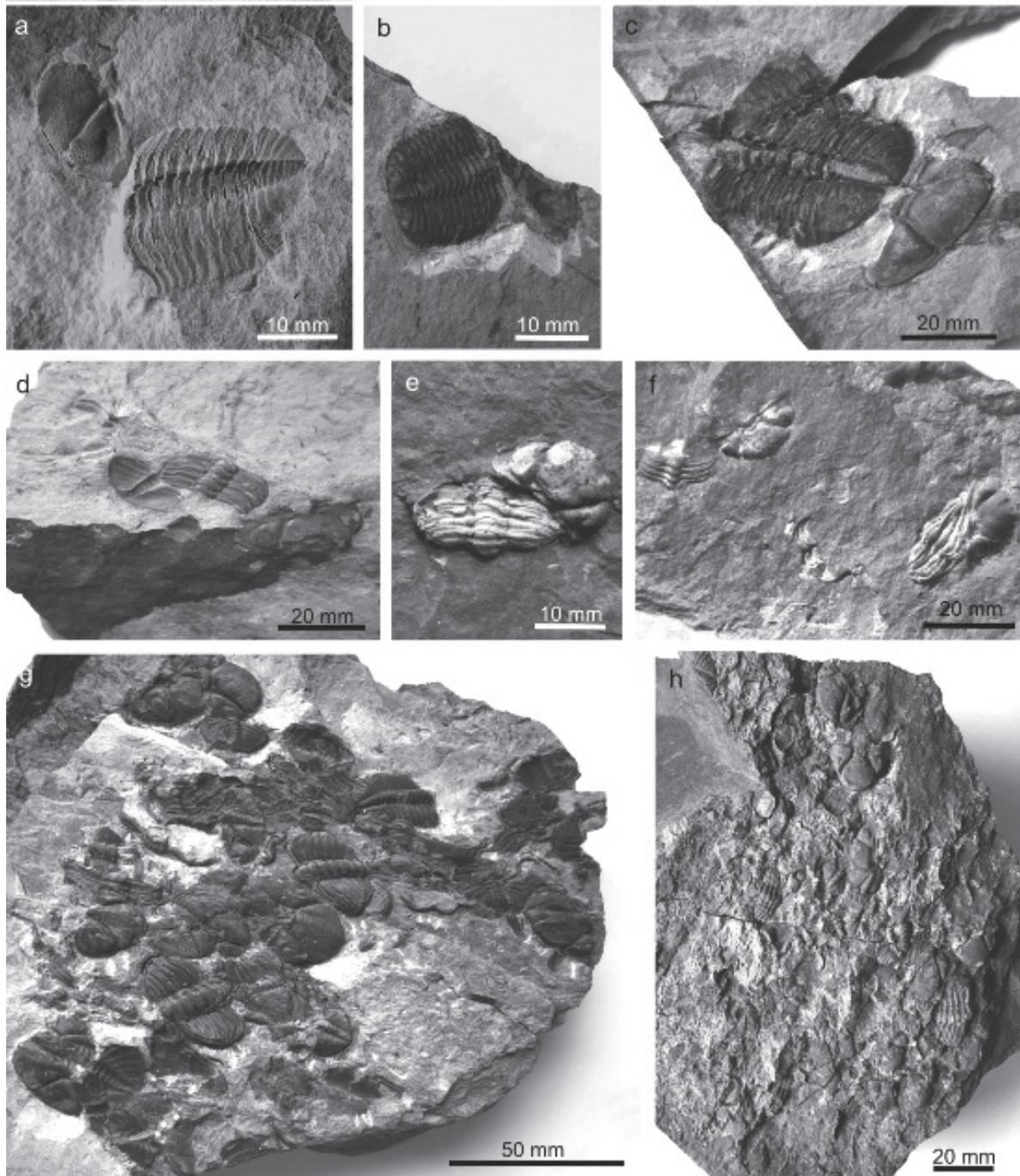


Abb. 13: Häutungsreste von *Chotecops sollei* Struve, 1984 von der Lokation „Gutenacker“. a),b),c) Häutungsensembles vom „salteroiden“ Typ, aus gestrecktem Thoracopygon und abgeworfenem Cephalon bestehend. Bei b) liegt das Cephalon kopffüher. Bei c) ist das Cephalon hinter dem Thoracopygon abgelegt. d) Leicht zerfallene Exuvie. e) Häutungsensemble, aus Cephalon und eingerolltem Rumpf bestehend. f) Reste zweier Individuen. Links ein Häutungsensemble entsprechend der in e) gezeigten Konfiguration. Der zweite Panzer ist weitgehend zerfallen und zerstreut. Dazwischen liegt das Hypostom eines der beiden Individuen. g),h) Häutungsakkumulationen, aus mehr oder weniger eingerollten Rümpfen sowie isolierten Cephalo und Pygidien mehrerer Individuen bestehend. Die Exuvien in g) stammen von Tieren ganz ähnlicher Größe. Die in h) zusammen liegenden Häutungsreste verschieden großer Tiere erscheinen dagegen bereits stärker zerfallen und sind vielleicht zusammengeschwemmt worden.

Vom Fundort „Gutenacker“ ist insgesamt ein breites Größenspektrum von *C. sollei* belegt. Sechs von mindestens sieben „instars“ (= spezifische innerartliche Häutungsstufen) der Art sind hier sicher nachgewiesen (Abb. 11). Auch wenn kaum komplette Trilobitenpanzer (stellvertretend für etwaige „Tierleichen“) von „Gutenacker“ bekannt sind, legt das die Vermutung nahe, dass es sich dabei wohl um den regulären Lebensraum der Art gehandelt hat.

#### ***Kettneraspis* sp. G**

Von *Kettneraspis* sp. G liegt das Fossil eines kompletten Panzers aus „Gutenacker“ vor (Abb. 14). Zwar lässt sich dieser nicht eindeutig als Exuvie bestimmen. Jedoch ähnelt dessen buckelförmig aufgebogene Haltung stark der einiger Exuvien des morphologisch ähnlichen *Kettneraspis seiberti* Basse, 2004, deren mutmaßlicher Häutungsmechanismus in Abb. 29 erklärt wird. Wie *K. seiberti* besitzt auch die hiesige Art einen gezähnelten Cephalonrand, der entsprechend eine unterstützende Funktion bei dem Häutungsmechanismus gehabt haben könnte. Unklar ist bisher, inwieweit auch *Kettneraspis* sp. G dafür ähnlich stark ausgebildete vordere Randanhänge wie *K. seiberti* besessen hat.

Von *Thysanopeltis* sp. und *Struveaspis* sp. lagen lediglich einzelne, für das Thema nicht näher verwertbare Panzerteile vor.

#### **„Heckelmanns-Mühle“-Trilobiten**

Mehr als zwei Dutzend Trilobitenarten sind bisher von der Lokation „Heckelmanns-Mühle“ nachgewiesen. Neben den in Abb. 6 aufgeführten Gattungen und Arten zählen hierzu insgesamt (Unter- und Mitteldevon) noch *Thysanopeltis* sp.; *Macroblepharum pmuelleri* Basse, 2002; *Sculptoproetus?* sp.; *Tafilaltaspis* sp.; *Xiphogonium* sp.; *Aulacopleura (Paraaulacopleura)* sp.; *Cyphaspides* sp.; *Psychopyge psyche* Basse, 2003; *Radiaspis* sp. und *Perunaspis* sp. Sollte sich das Vorkommen weiterer in FLICK et al. (2006) genannter Arten noch bestätigen, ergäbe sich sogar eine Anzahl von mehr als 40 Arten. Vielfach konnten davon vollständige Tiere bzw. mehr oder weniger artikulier-

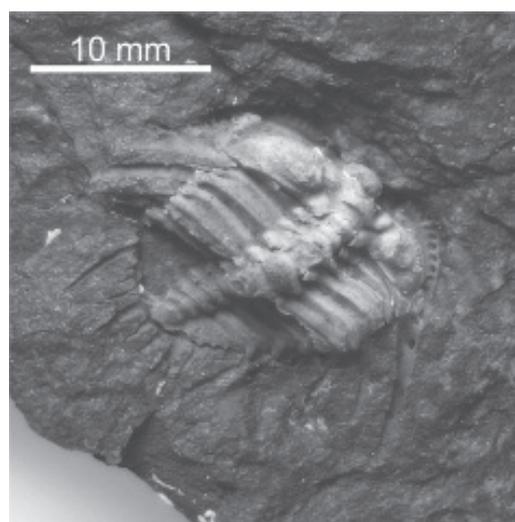


Abb. 14: Die aufgebogene Haltung dieses *Kettneraspis* sp. aus „Gutenacker“ ähnelt der Häutungskonfiguration mancher *Kettneraspis seiberti* BASSE vom Fundort „Heckelmanns-Mühle“. Ein mögliches Erklärungsmodell dafür ist in Abb. 29 dargestellt.

te Reste gefunden werden, von denen einige als Exuvien erkannt wurden. Für die vorliegende Untersuchung lagen näher zu beschreibende Häutungsreste von den folgenden Trilobiten vor.

### *Diademaproetus* n. sp. L

Exuvien von *Diademaproetus* n. sp. L lassen sich in vielen Fällen an der Ablösung einer oder beider Librigenae erkennen. Typische „axial shield“ Konfigurationen sind allerdings nicht bekannt. In nicht wenigen anderen Fällen weisen sich Exuvien der Art auch durch eine Ablösung des Pygidiums aus. Als vorrangige Häutungsöffnungen fungierten also die Gesichtsnähte und die Verbindung zwischen Thorax und Pygidium. Die Verbindungen zwischen den Thoraxsegmenten scheinen dagegen vergleichsweise stabil gewesen zu sein.

Auffälliges Merkmal von *Diademaproetus* sind dessen lang ausgezogene und stabile Wangenstacheln, wodurch das Cephalon entfernt an einen Anker erinnert. Einige Häutungsensembles lassen tatsächlich annehmen, dass die Wangenstachel im Häutungsprozess eine entsprechende Verankerungsfunktion hatten. Eine sogenannte „Anker-Strategie“ wird bei der Häutung von *Diademaproetus* für möglich gehalten (vgl. Abb. 15). Hierzu wurden vermutlich die Wangenstachel in den Boden gehakt, damit sich die Tiere in einer rückwärtigen Bewegung dagegen stemmen konnten, um sich aus dem Cephalon zu befreien. Dabei rissen gelegentlich die Gesichtsnähte auf und die abgelösten Freiwangen wurden, wie in Abb. 16 a-f erkennbar, nach außen gedreht. Diese scharnierartige Seitwärtsdrehung lässt sich durch die Rückwärtsbewegung des Tieres erklären und mit dem dabei, entgegen ihrer eigentlichen Ausrichtung erfolgten Herausziehen der langen Wangenfortsätze. Voraussetzung hierfür war natürlich, dass die Tiere dafür elastisch genug waren; was aber für das „Butterstadium“ während der Häutung angenommen werden kann. In einigen Fällen wurde die Rückwärtsbewegung durch Einrollen des Rumpfes erzielt. Beispiele hierfür sind in Abb. 16 a und b abgebildet. Nachdem die Gesichtsnähte aufgerissen waren, haben die Tiere ihr Häutungshemd wahrscheinlich durch die hierbei entstandene Öffnung verlassen (rechte Abfolge im Modell, Abb. 15). Weniger klar ist der Häutungsprozess, der zu Häutungsensembles mit abgetrenntem Pygidium geführt haben kann. Solche machen einen beträchtlichen Anteil (~ 50 %) der bekannten Exuvien aus. Auch wenn dies der Annahme von HENNINGSMOEN (1975) entgegenpricht, dass die Häutung der Trilobiten immer in einer Vorwärtsbewegung erfolgt ist, hatten sich in solchen Fällen die Tiere möglicherweise doch in einer komplett rückwärts gerichteten Bewegung, entsprechend der linken Abfolge im Modell (Abb. 15), aus ihrem Häutungshemd befreit.

---

Abb. 15: Modellartige Darstellung zweier mutmaßlicher Häutungsstrategien von *Diademaproetus* n. sp. L. Beide haben gemeinsam, dass die Wangenstachel des ankerförmigen Cephalons im Boden verhakt wurden, damit sich das Tier zu seiner Befreiung in einer rückwärtsgewandten Bewegung dagegen stemmen konnte (= „Anker-Strategie“). Bei Häutungsprozessen entsprechend der rechten Abfolge wurde die Rückwärtsbewegung durch Einrollung des Thorax bewirkt. Das befreite Tier verließ sein eingerolltes Häutungshemd danach durch die aufgerissene Gesichtsnäht nach vorne. Nicht wenige Häutungsensembles lassen vermuten, dass das Häutungshemd, entsprechend der linken Abfolge, möglicherweise sogar komplett in einer rückwärts gerichteten Bewegung abgestreift wurde.

Zum Häutungsverhalten einiger Trilobiten aus den Rupbach-Schiefern

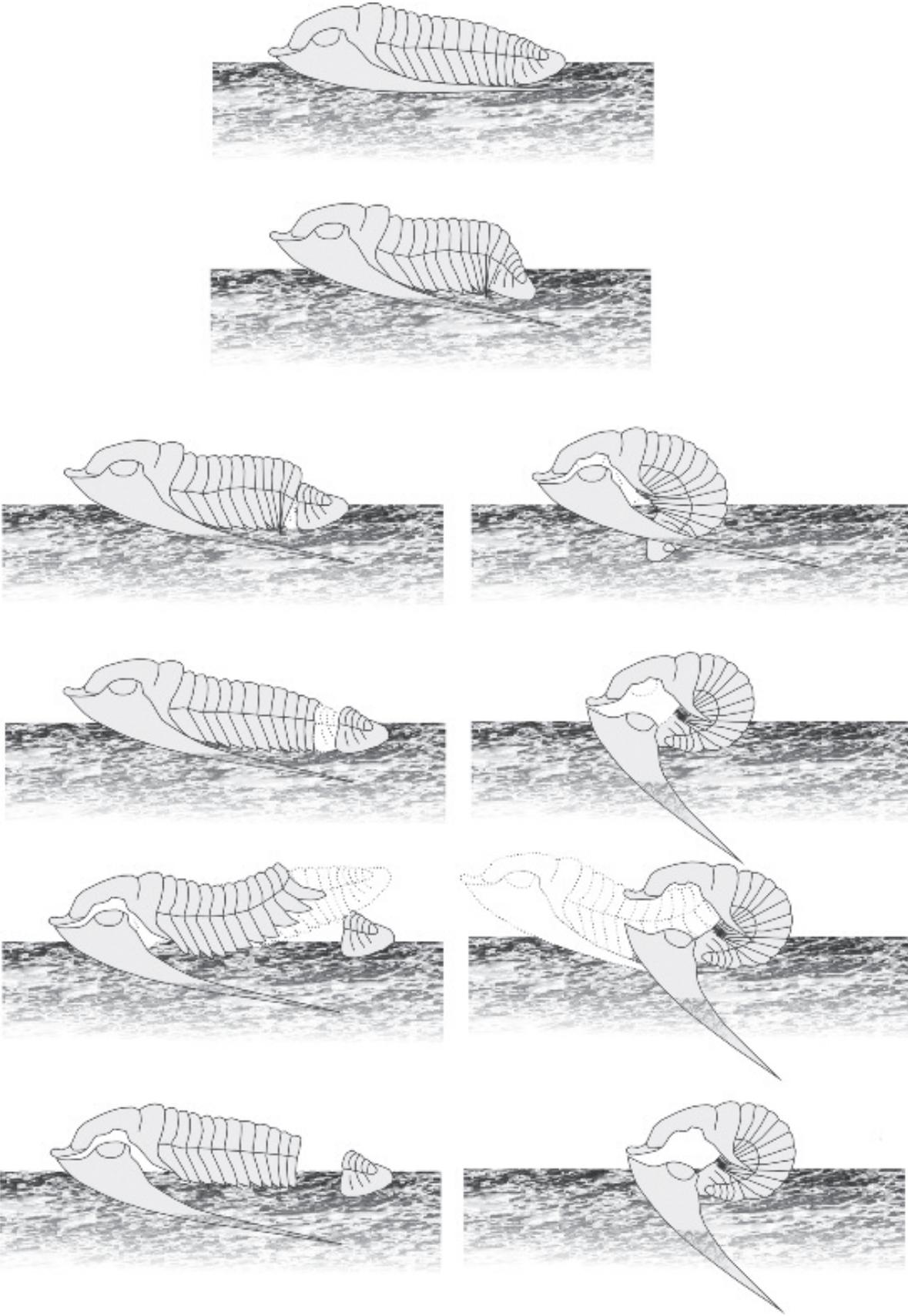




Abb. 16: Exuvien von *Diademaproetus* n. sp. L vom Fundort „Heckelmanns Mühle“. a),b),c) Individuen mit eingerolltem Thoracopygon und seitwärts weggedrehten Freiwangen. d) Kopf- und vordere Rumpfparte mit abgelösten, leicht seitwärts gedrehten Freiwangen. e) Ausgestrecktes Individuum mit deutlich weggedrehter linker Freiwange. f),g),h),i) Individuen mit teilweise abgelösten Freiwangen und abgetrennten Pygidien (bei h) fehlend). j),k),l),m) Gestreckte Individuen mit abgelösten Pygidien. n) Einer der wenigen Funde mit aufgetrennter Thoraxverbindung.

### *Rhenocynproetus* n. sp. L

Exuvien von *Rhenocynproetus* n. sp. L finden sich sehr regelmäßig mit zerlegtem Thorax und/oder abgelöstem Pygidium. Die Konfigurationen sind wahrscheinlich auf Thoraxkontraktionen im Zuge des Häutungsvorgangs zurück zu führen. Die hieraus resultierenden Bewegungen kann man sich buckelnd vorstellen, wie in der Abb. 18 dargestellt. Damit wurden verschieden große Rumpfparten und das Pygi-

dium abgelöst. Je nach Art der Zerstreung kann man dabei wohl auf unterschiedlich heftige Bewegungen rückschließen. Vielfach zeigt sich auch eine Auftrennung der Gesichtsnähte bis hin zur Ablösung einzelner Freiwangen. Diese wurde vermutlich auch durch die vorgenannten Bewegungen bewirkt. Gegebenenfalls wurden dazu die kurzen Wangenstachel im Boden verhakt.

Der in Abb. 18 modellhaft dargestellte Häutungsmodus scheint der reguläre gewesen zu sein, dem fast alle bekannten Exuvien der Art entsprechen. Eine Ausnahme bildet das in Abb. 17 f gezeigte Ensemble. Dessen hintere Partie weist Anzeichen eines „Akkordeon-Effekts“ auf (vgl. auch Abb. 23). Das Pygidium sowie die hinteren (zumindest) vier Thoraxsegmente wurden, vom Pygidium her beginnend, nacheinander abgestreift und in situ eingebettet. Für diese Form der Auslängung ist ein Reibungswiderstand vorauszusetzen, den nur ein umgebendes dichtes Medium, nämlich das Sediment geliefert haben kann.

Ebenso lässt sich nur mit der stützenden Wirkung des umgebenden Sediments die aufrechte Position der einzeln abgetrennten Thoraxsegmente erklären. Ohne stützende Umgebung wären diese sicherlich umgekippt. Die vorliegende Konfiguration lässt also auf einen Häutungsprozess schließen, der im oder zumindest teilweise im Sediment, das heißt infaunal stattgefunden hat. Unklar ist dabei, ob es sich dabei um einen gezielten Häutungsprozess des Tieres handelte oder ob das Tier nach einer unfrei-

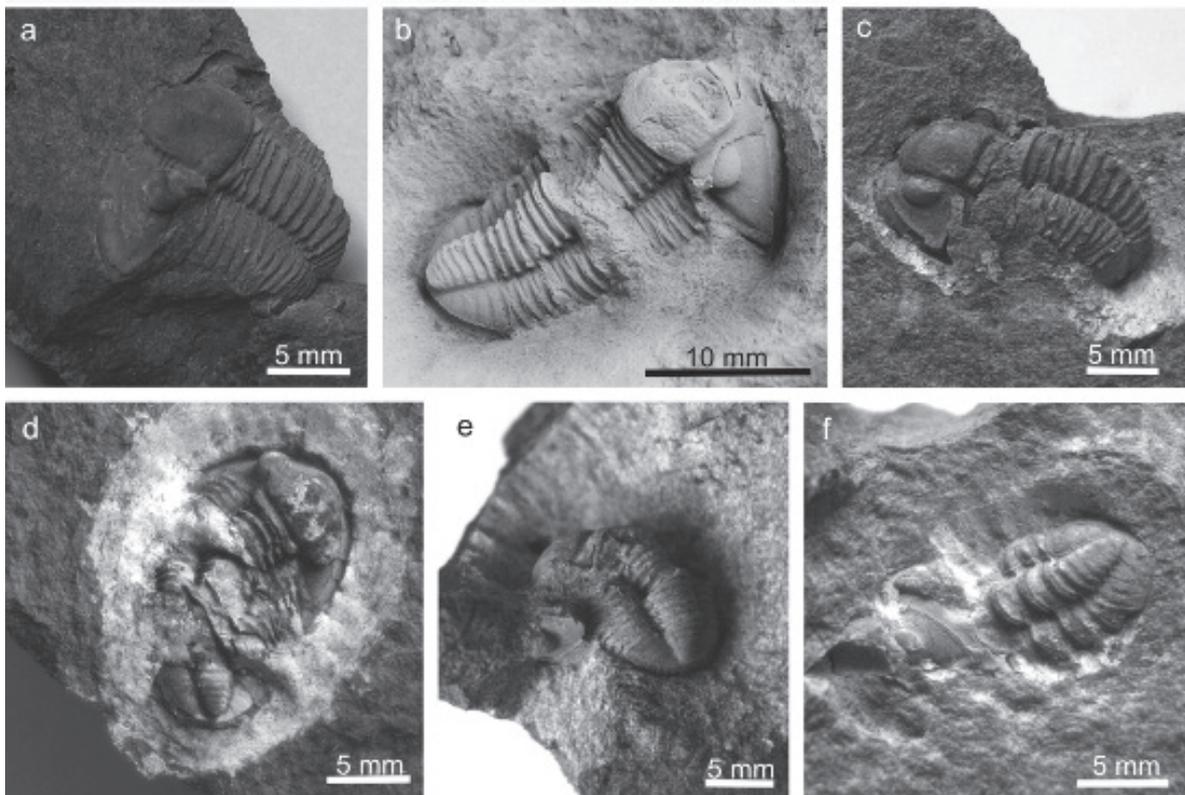


Abb. 17: Exuvien von *Rhenocynproetus* sp. vom Fundort „Heckelmanns Mühle. a)-e) Typische Konfigurationen, die auf mehr oder weniger heftige, buckelnde Thoraxbewegungen während des Häutungsprozesses hinweisen (vgl. Abb. 18). Bei a), b), c) und e) sind auch die Gesichtsnähte aufgetrennt. f) Individuum mit ausgelängter hinterer Thoraxpartie. Dieser „Akkordeon-Effekt“ lässt auf einen möglicherweise infaunalen Häutungsprozess schließen.

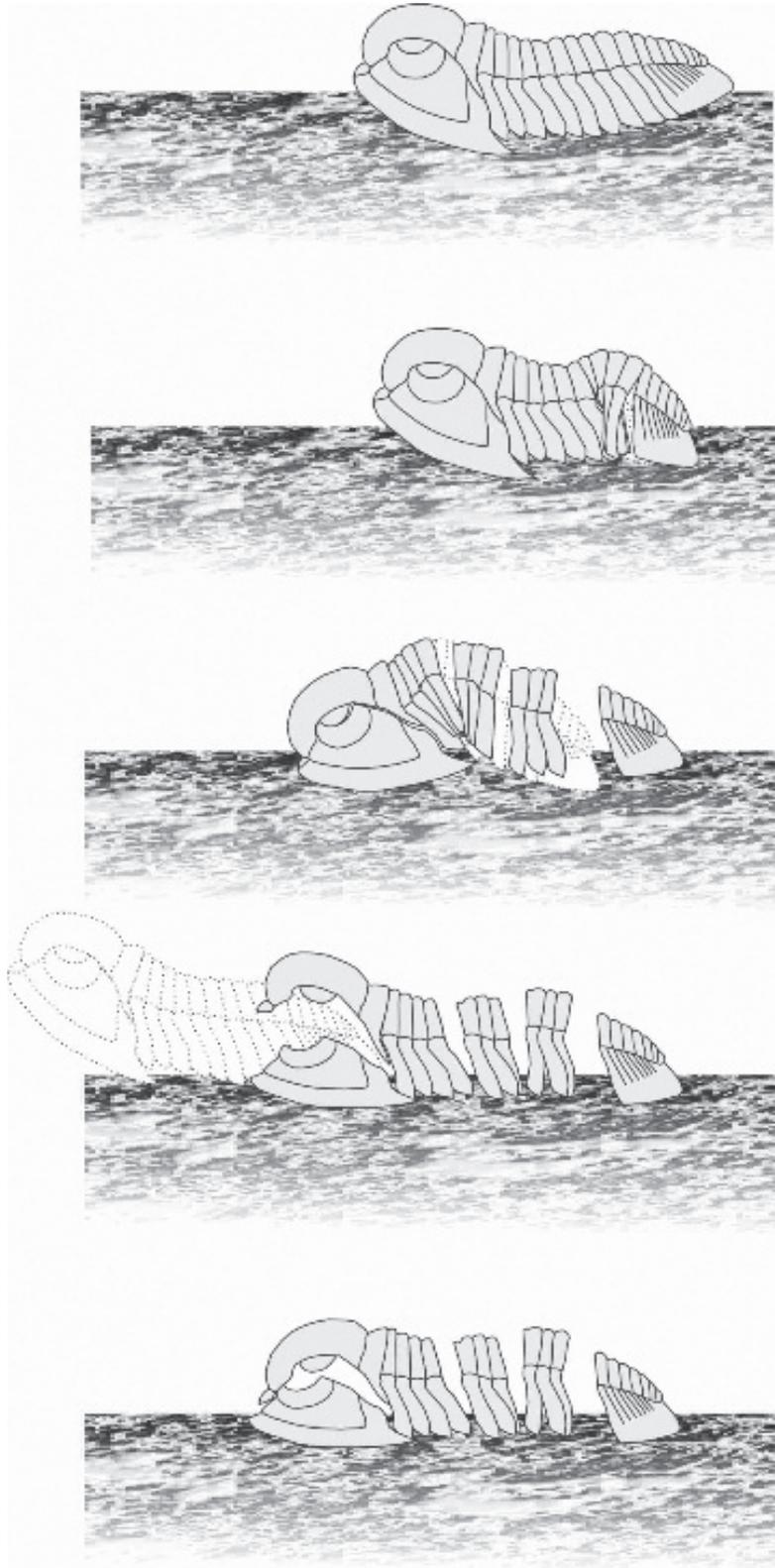


Abb. 18: Modell des mutmaßlichen regulären Häutungsvorgangs von *Rhenocynproetus* n. sp. L. Häutungsensembles der Art lassen darauf schließen, dass ihr Häutungsvorgang mit heftigen Thoraxkontraktionen einherging. Vielfach wurden dabei auch die Gesichtsnähte aufgerissen.

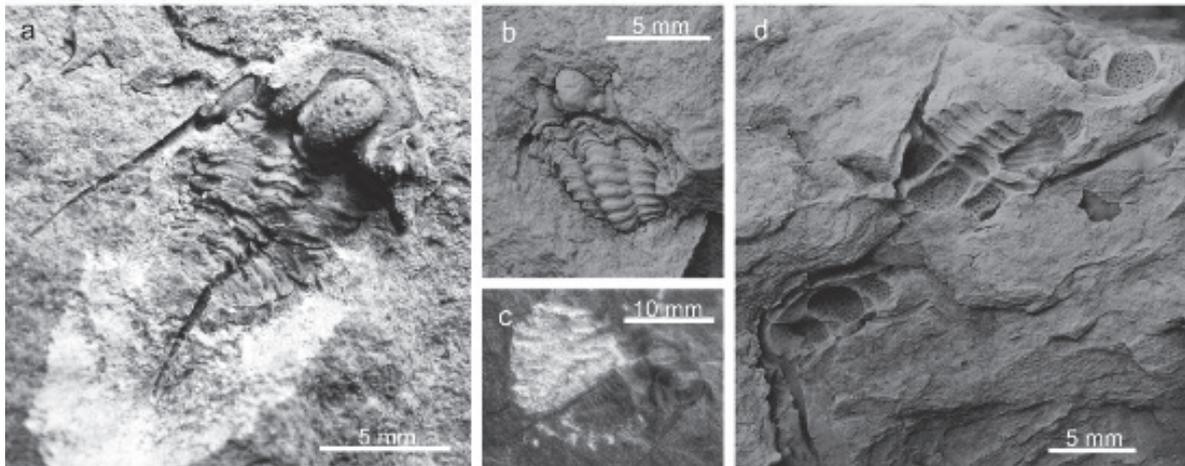


Abb. 19: Häutungsreste von *Cyphaspis* spp. aus der Lokation. Die jeweilige Zerlegung des Rumpfes lässt auf Thoraxkontraktionen im Zuge des Häutungsvorgangs schließen. Bei den Individuen in a) und c) zeigt sich eine Ablösung der Freiwangen. In d) liegen Panzerreste von drei *Cyphaspis* sp. L BASSE & MÜLLER beisammen. Zumindest der mittlere davon wird als Exuvie gewertet.

willigen Verschüttung im Schlammstrom zufälligerweise hierzu gezwungen war. Tatsächlich stammt das Fossil nämlich aus einer der mutmaßlichen Schlammstromlagen. Jedenfalls deutet der Fund an, dass *Rhenocynproetus* n. sp. L zu einer infaunalen Häutung in der Lage war.

#### *Cyphaspis* spp.

Die Gattung *Cyphaspis* ist in „Heckelmans Mühle“ mit mehreren Arten vertreten, die für die vorliegende Untersuchung nicht näher unterschieden wurden. Bei entsprechenden Exuvien treten sowohl die Thoraxsegmente als auch die Gesichtsnähte als Häutungsöffnungen in Erscheinung. Die Konfigurationen vollständiger Häutungsensembles lassen einen ähnlichen Häutungsprozess annehmen, wie er beispielsweise regulär für den vorgenannten *Rhenocynproetus* angenommen wird (vgl. Abb. 18). Die geringe Zerstreung der Häutungselemente lässt dabei auf wenig heftige Bewegungen schließen. Bei *Cyphaspis* sp. L sind auch Gruppenbildungen festzustellen (Abb. 19 d).

#### *Harpes* sp.

Auf die Besonderheiten im Häutungsprozess harpetider Trilobiten ist schon RICHTER (1920) eingegangen. HENNINGSMOEN (1975) beschreibt den Häutungsprozess als „Harpes-Häutungsmodus“ („Harpes mode of molting“). Dieser zeichnet sich dadurch aus, dass das Cephalon entlang einer durch den Cephalonrand verlaufenden Naht (Abb. 21), der „marginal-interlamellar suture“, in zwei Teile aufgetrennt wurde. Die hufeisenförmige untere Lamelle und die obere, den Hauptteil des Cephalons bildende Lamelle mussten dabei geöffnet werden, um die in der Krempe bestehenden zahlreichen Pfeilerverbindungen zwischen den beiden Lamellen aufzubrechen, die ansonsten ein Abstreifen des Integuments verhindert hätten. Anders als HENNINGSMOEN (1975) geht der Verfasser davon aus, dass sich dabei weniger eine Öffnung nach vorne gebildet hat, sondern die obere Lamelle vielmehr vorwärts aufgeklappt wurde, damit das Tier das somit nach hinten geöffnete Cephalon in einer rückwärtsgewandten Bewegung abstreifen konnte (vgl. Abb. 22). Das Anheben der oberen Lamelle

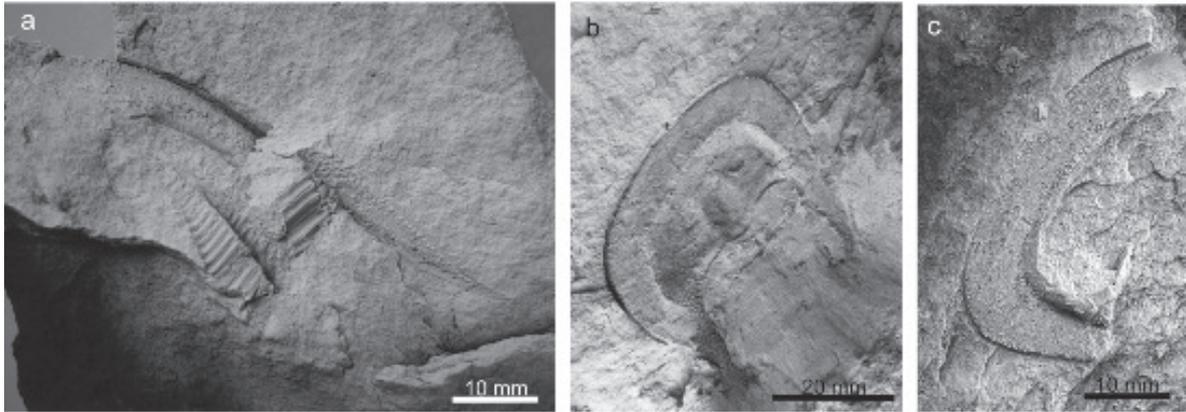


Abb. 20: *Harpes* sp. von der Fundstelle „Heckelmanns Mühle“. a) Fragment eines mutmaßlichen Häutungsensembles. Die nur teilweise vorhandene obere Lamelle liegt ohne erkennbaren Verbund auf der Hufeisen-förmigen unteren Lamelle. Der Rumpf ist nach hinten abgerollt und scheinbar vom Cephalon abgetrennt. b),c) Isoliertes Cephalon, bestehend aus b) oberer Lamelle (Negativabdruck) und c) unterer Lamelle (erkennbar am vorhandenen unteren Außenrand). Trotz der hieran nicht erkennbaren Auftrennung der Lamellen (vgl. Abb. 22) ist nicht sicher auszuschließen, dass es sich dabei doch um ein Häutungselement handelt.

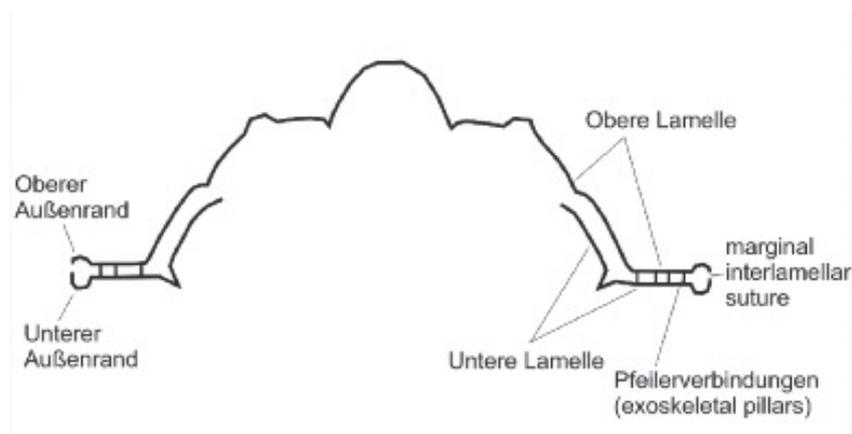


Abb. 21: Schematischer Querschnitt durch das Cephalon von *Harpes* (basierend auf MOORE 1959).

wurde möglicherweise durch ein Aufbäumen des zuvor eingerollten Rumpfes bewerkstelligt. Das Abstreifen des Cephalons geschah danach vermutlich in einer durch erneutes Einrollen bedingten rückwärtigen Bewegung. Hierbei haben sich gelegentlich weitere Verbindungen zwischen Cephalon und Thorax oder innerhalb des Thorax geöffnet, durch die das Tier seine Exuvie letztendlich verließ. Die scharnierartige Verbindung zwischen den Lamellen scheint stabil genug gewesen zu sein, damit das geöffnete Cephalon danach gelegentlich wieder zu klappte. Insofern kann es sich auch bei solchen isolierten Cephalo, die am Fundort regelmäßig aus zusammenhängenden oberen und unteren Lamellen bestehen (vgl. Abb. 20 b, c), um Häutungsreste handeln.

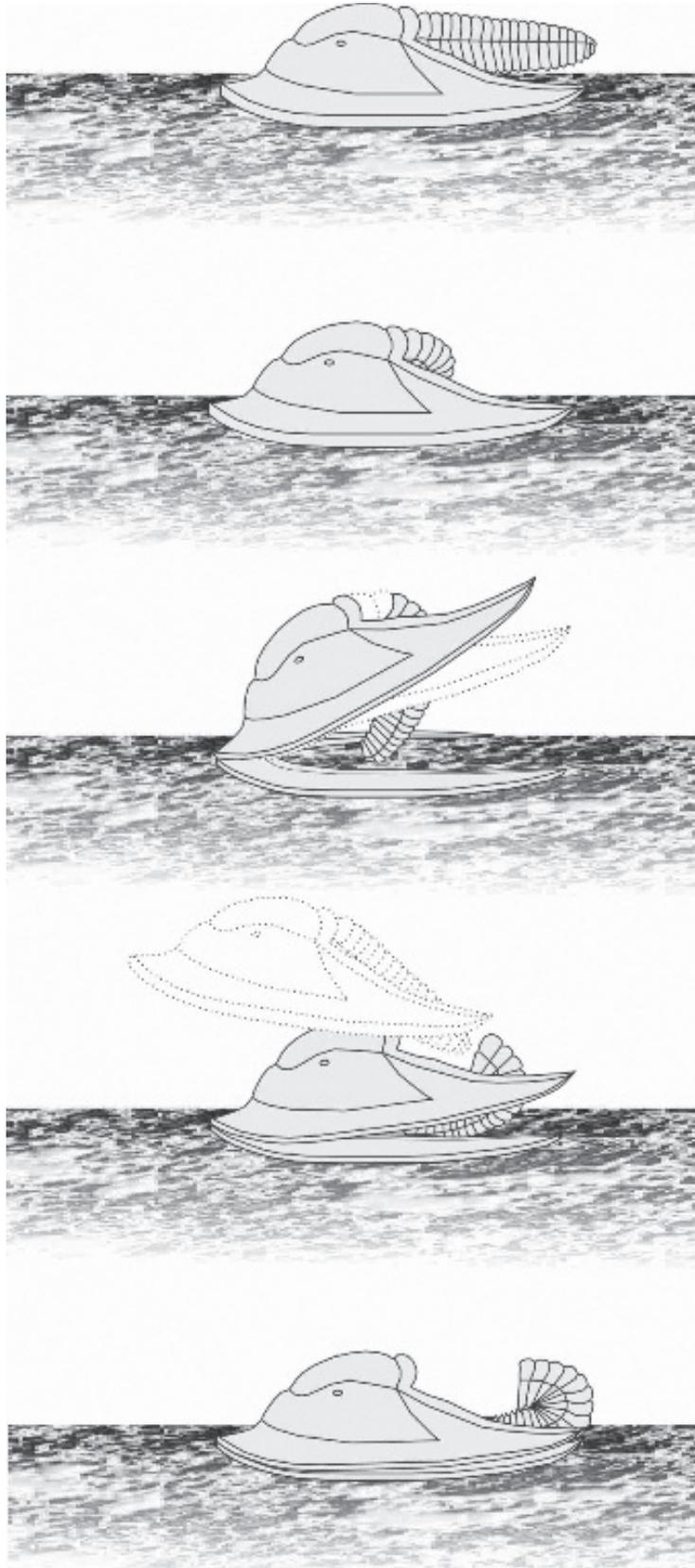


Abb. 22: Modell des mutmaßlichen Häutungsvorgangs von *Harpes* sp.

***Acastoides* n. sp. L**

Die bevorzugt wirksamen Häutungsöffnungen von *Acastoides* n. sp. L bildeten offensichtlich die Verbindungen zwischen Cephalon und Thorax sowie zwischen Thorax und Pygidium. Zahlenmäßig scheint der Anteil mit einer Auftrennung letzterer zu überwiegen. Die Gesichtsnähte waren unwirksam. Das Cephalon wurde als ganzes abgetrennt; allerdings nicht in Salterscher Weise. Die resultierenden Konfigurationen mit den Häutungselementen Cephalon/Thoracopygon oder Cephalothorax/Pygidium repräsentieren wohl reguläre, epibenthische Häutungsvorgänge. Daneben sind bei *Acastoides* n. sp. L auch Konfigurationen zu beobachten, die auf endobenthische Häutungsstrategien hindeuten. Das Grundmuster ist ansatzweise vergleichbar mit dem von RUSTÁN et al. (2011) beschriebenen Muster infaunaler Häutungsvorgänge von *Paciphacops* (*Paciphacops*) *argentinus* (Thomas 1906) aus dem oberen Silur Argentiniens. Ein weitgehend zusammenhängendes Thoracopygon mit aufgebogener vorderer Rumpfpattie und Cephalon (vgl. Abb. 24 f,g). Das spricht für sich genommen noch nicht für einen entsprechenden Häutungsrest, zumal hier die klare Separation des Cephalons fehlt. Ein dorsales Aufbiegen des Panzers wird normalerweise auch als ein Merkmal von Trilobitenleichen angesehen. Ausschlaggebend ist die Beobachtung, dass die vorderen Thoraxsegmente aufgetrennt sind (Abb. 24 f). Offenbar wurden diese von hinten (hier etwa Rumpfmittle) her beginnend, eines nach dem anderen abgestreift. Hierdurch wirkt das Häutungshemd Ziehharmonika-artig in die Länge gezogen. Die isolierten Segmente wurden zwar durch die Schleppwirkung des vorankriechenden Tieres leicht nach vorne gekippt, sind letztlich aber nicht umgekippt. Erklären lässt sich ein solches Muster mit der Stützwirkung von umgebendem Sediment, weshalb dieser „Akkordeon-Effekt“ (von Akkordeon = andere Bezeichnung für Ziehharmonika, Abb. 23) als Indiz für einen infaunalen Häutungsvorgang gewertet wird. Das Abstreifen der einzelnen Häutungselemente geschah mit Hilfe der Reibungswirkung des umgebenden Sediments. Hierbei konnten auch die im Vergleich zu den vorrangig wirksamen Öffnungsfugen zwischen Cephalon und Rumpf sowie Thorax und Pygidium scheinbar stabileren Verbindungen zwischen den einzelnen Thoraxsegmenten aufgetrennt werden. Der in Abb. 24 f gezeigte Fund einer entsprechenden infaunalen Häutungskonfiguration stammt nicht aus einer ausgesprochenen Schlammstromlage. Deshalb ist zu vermuten, dass infaunale Häutungen durchaus zum regelmäßigen Häutungsinventar von *Acastoides* n. sp. L gehörten. Was die Tiere zur Wahl des jeweiligen Häutungsmodus veranlasst hat, bleibt letztendlich ungeklärt. ALBERTI (2015) zeigt in diesem Zusammenhang auf, dass die „Heckelmans-Mühle“-Trilobiten in ihrem Lebensraum durchaus auf der Acht vor Fressfeinden sein mussten.

***Destombesina* n. sp. L**

Von *Destombesina* n. sp. L liegen zwei als solche bestimmbare Häutungsreste vor (Abb. 25). Hiernach waren für deren Ecdysis die Verbindungen zwischen den Thoraxsegmenten von Bedeutung. Inwiefern die in beiden Fällen beobachtete Auftrennung nach dem ersten Segment ein regelmäßiger Mechanismus war, oder ob dies lediglich einen zufälligen Befund darstellt, lässt sich aufgrund der geringen Objektzahl bisher nicht festlegen. Beim Häutungsprozess wurden wohl auch weitere Thoraxverbindungen aufgetrennt oder das Pygidium abgeworfen. Die Gesichtsnähte wurden beim Häutungsprozess offenbar nicht aufgetrennt. Die Konfigurationen scheinen prinzipiell den regulären Häutungsmustern von *Acastoides* n. sp. L (vgl. Abb. 24 a-d) zu ähneln.

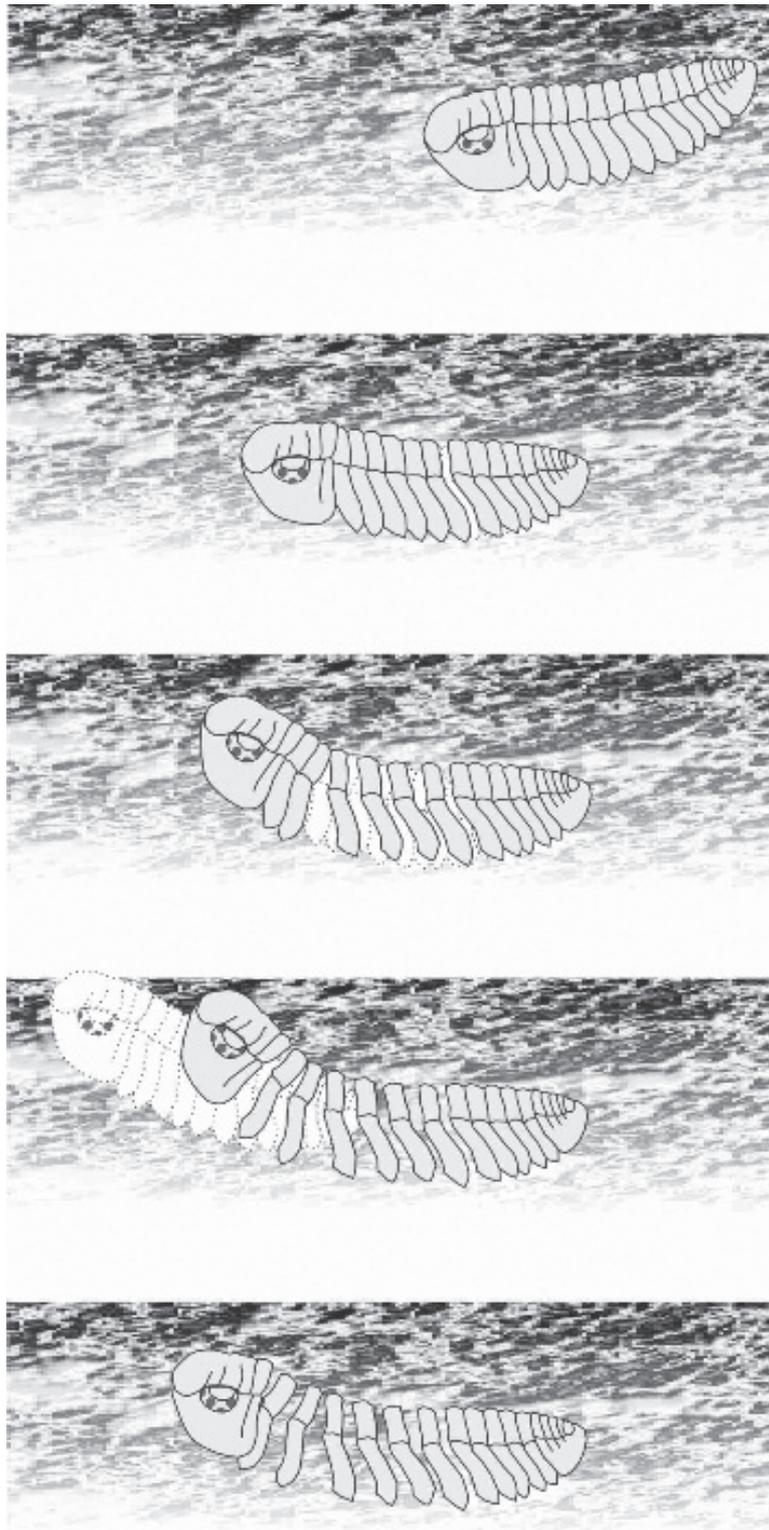


Abb. 23: Modell des infaunalen Häutungsvorgangs von *Acastoides* n. sp. L. Die abgetrennten Häutungselemente wurden im Sediment abgestreift und aufgrund der stützenden Wirkung des Sediments in der jeweiligen Position festgehalten. Wurden die einzelnen Segmente in der Vorwärtsbewegung des Tieres, von hinten anfangend, nacheinander abgelöst, blieb ein Ziehharmonika-artig ausgelängtes Häutungshemd zurück = „Akkordeon-Effekt“.

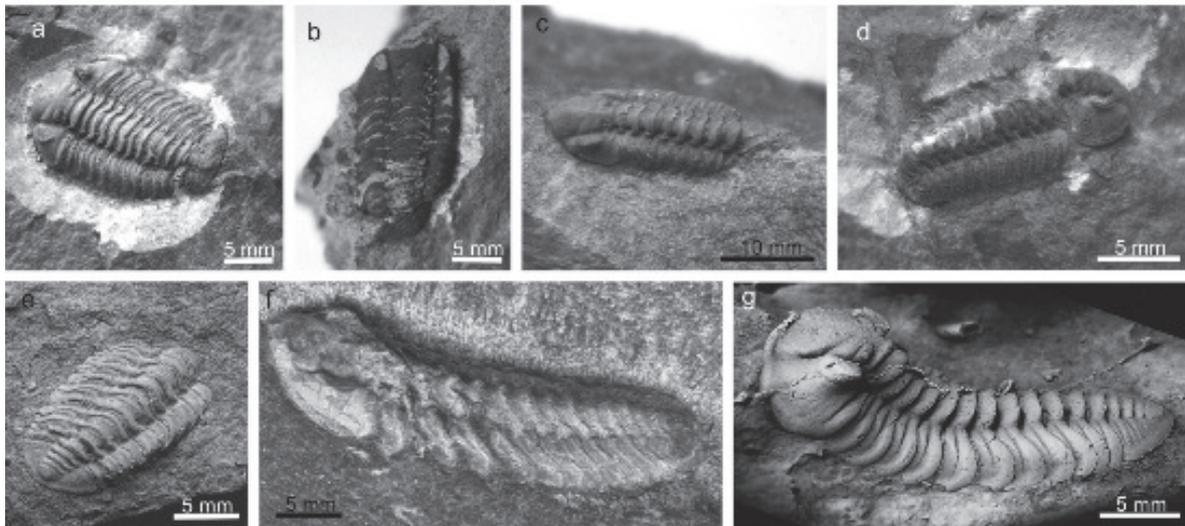


Abb. 24: *Acastoides* sp. von „Heckelmanns Mühle“. a),b) Häutungsensembles mit abgetrenntem Pygidium. c) Individuum mit fehlenden hinteren Thoraxsegmenten und Pygidium. d) Exuvie mit abgetrenntem Cephalon. e) Isoliertes Thoracopygon als typischer Häutungsrest eines d) entsprechenden Häutungsvorgangs. f) Häutungsensemble aus einem höchstwahrscheinlich infaunalen Häutungsvorgang. Indizien dafür sind die Auslängung der aufgetrennten Thoraxpartie unter Beibehaltung der prinzipiellen Form („Akkordeon-effekt“) sowie die Aufbiegung der vorderen Rumpfpartie und des Cephalons vergleichbar der Muster in RUSTÁN et al. (2011). g) Das Individuum (Abguss [SMF 88190-89] und Foto: Peter Müller) mit auffällig aufgebogener vorderer Rumpfpartie ist eventuell auch eine Exuvie aus einer infaunalen Häutung. Ein „Akkordeon-Effekt“ ist hieran allerdings nicht festzustellen.

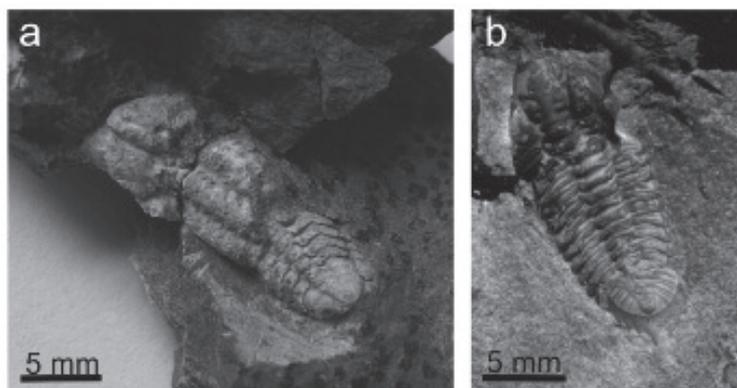


Abb. 25: Zwei Exuvien von *Destombesina* sp. von der Lokation „Heckelmanns Mühle“. Beide lassen eine Auftrennung des Thorax nach dem ersten Segment erkennen. Das Cephalon mit dem anhängenden ersten Thoraxsegment ist leicht seitlich verkippt. Bei a) ist eine weitere Verbindung im mittleren Thoraxbereich geöffnet, bei b) zwischen dem hintersten Thoraxsegment und Pygidium.

### ***Barrandeops* n. sp. L**

Unter den Häutungsensembles von *Barrandeops* sp. von „Heckelmanns Mühle“ lassen sich mindestens drei Grundtypen unterscheiden. Das sind erstens Konfigurationen vom „salteroiden“ Typ, zweitens Konfigurationen mit zerlegtem Thorax und drittens Konfigurationen infaunaler Häutungsvorgänge. Die zahlenmäßig dominierenden „salteroiden“ Ensembles bestehen grundsätzlich aus den Häutungselementen

Cephalon und Thoracopygon. Als Häutungsöffnung wurde dazu die Verbindung zwischen Cephalon und Thorax aufgetrennt. Als typischer Vertreter der Phacopinae besaß auch *Barrandeops* keine wirksamen Gesichtsnähte. In der Orientierung des Cephalons zum Thoracopygon zeigt sich eine große Variation; bis hin zur Lage des Cephalons hinter dem Thoracopygon in einigen Fällen. Tatsächliche Saltersche Einbettungen sind in „Heckelmanns Mühle“ kaum vertreten. Die zu diesen Häutungskonfigurationen führenden Häutungsvorgänge dürften grundsätzlich den Strategien phacopider Trilobiten nach SPEYER (1985) entsprochen haben, wie sie in Abb. 12 vereinfacht abgebildet sind. Eindeutige Konfigurationen aus etwaigen „Body Inversion Moulting Procedures“ scheinen in „Heckelmanns Mühle“ allerdings nicht vertreten. Eine dafür typische Einrollung des Thorax ist in wenigen Fällen, wie bei den Individuen in Abb. 26 b und d allenfalls ansatzweise festzustellen. Die gelegentliche Ablage der Rumpfpfartie hinter dem Kopfschild (= Lage des Kopfschildes am Hinterrand des Pygidiums; vgl. Abb. 26 h,i,j) geschah möglicherweise in der Vorwärtsbewegung des Tieres, wenn sich das thorakale Integument zuvor noch nicht vollständig abgelöst hatte. Der zweite in „Heckelmanns Mühle“ vorkommende Häutungstyp von *Barrandeops* n. sp. L ist für phacopide Trilobiten eher untypisch. Bei diesen Häutungen wurden (ansonsten wohl eher stabile) Verbindungen zwischen den Thoraxsegmenten aufgerissen, so dass der Thorax in zwei oder mehr Teile zerlegt worden ist (Abb. 26 k-n). Die Konfigurationen gleichen denen einiger der vorgenannten Proetida, wie zum Beispiel *Rhenocynproetus*, *Cyphaspides* oder *Cyphaspis*, deren Häutungsvorgänge entsprechend den Abb. 8 bzw. 18 mit mehr oder weniger heftigen buckelnden und/oder windenden Thoraxbewegungen erklärt werden; während dagegen die Saltersche Häutung von SPEYER (1985) als kontinuierlich ablaufender, ruhiger Vorgang, ohne sprunghafte (erratische) Bewegungen beschrieben wird. Es kann spekuliert werden, ob die gegenständlichen Konfigurationen vielleicht stressbedingt sind. Nämlich bereits eingesetzte Häutungsvorgänge infolge irgendwelcher störenden äußeren Einflüsse, wie zum Beispiel Sturmereignisse, Schlammströme o.ä., mit Hilfe der erratischen Bewegungen beschleunigt zum Abschluss gebracht werden mussten. Inwiefern auch der dritte Typus einer besonderen Situation, nämlich der Verschüttung in einem Schlammstrom geschuldet ist oder vielleicht doch zum regelmäßigen Repertoire von *Barrandeops* n. sp. L gehörte, lässt sich bisher nicht abschließend klären. Mit dem in Abb. 26 o gezeigten Individuum liegt jedenfalls der Nachweis eines infaunalen Häutungsvorgangs gemäß RUSTÁN et al. (2011) vor. Kennzeichnend dafür ist der perfekt artikulierte, leicht dorsal aufgekrümmte Rumpf mit abgetrenntem, unmittelbar davor liegendem und nach dorsal aufgeschobenem bzw. aufgebogenem Cephalon. Bei einzelnen, ansonsten artikulierten Individuen fehlt das Pygidium oder die hinterste Rumpfpfartie. Ohne Weiteres lassen sich solche nicht näher als Exuvien bestimmen. So kann das allein z. B. auch als Resultat einer Fressattacke o.ä. gedeutet werden. Mit dem Individuum in Abb. 26 p liegt jedoch ein Muster vor, das sich damit nicht erklären lässt, sondern viel wahrscheinlicher aus einem Häutungsvorgang hervorgegangen ist. Die Ziehharmonika-artige Auslängung der aufgetrennten hinteren Thoraxpartie erinnert dabei an einen „Akkordeon-Effekt“. Hierbei irritiert allerdings das Fehlen des Pygidiums, welches bei einem entsprechenden Vorgang im Sediment hätte abgestreift werden müssen. Ist es vielleicht denkbar, dass sich jenes Tier rückwärts aus seinem, möglicherweise im Schlammstrom fest steckenden Panzer befreit hat? Auch das würde die Annahme von HENNINGSMOEN (1975) widerlegen, dass das Häutungshemd immer nach vorne verlassen wurde. *Barrandeops* n. sp. L ist bisher, neben *Cyphaspis* sp. L, die einzige Art vom Fundort „Heckelmanns Mühle“, von der auch Gruppen von



Abb. 26: Häutungsreste von *Barrandeops* n. sp. L von der Lokation „Heckelmanns Mühle“. a)-j) Häutungsensembles von Häutungsvorgängen des „salteroiden“ Typs. Bei a)-g) wurde das Cephalon vor dem Thoracopygon abgelegt. Nur bei c) und e) wurden die Cephala kopfüber verdreht. Bei h) und i) wurde das Kopfschild hinter dem Rumpf abgelegt. j) Gruppe aus drei Häutungsresten. Beim linken Ensemble wurde das Cephalon hinter dem Thoracopygon abgelegt. Das rechte Ensemble wurde insgesamt kopfüber zu den beiden anderen Resten abgelegt. k),l),m),n) Häutungsensembles mit zerlegter Rumpfpartie. o) Individuum in ganz typischer Konfiguration eines infaunalen Häutungsvorgangs nach Rustán et al. (2011); ein unzerstörter, schwach dorsal gebogener Rumpf mit vom Rumpf abgetrenntem, dorsal aufgeschobenem Cephalon. p) Individuum mit fehlendem Pygidium und aufgelöster, ausgelängter hinterer Rumpfpartie.

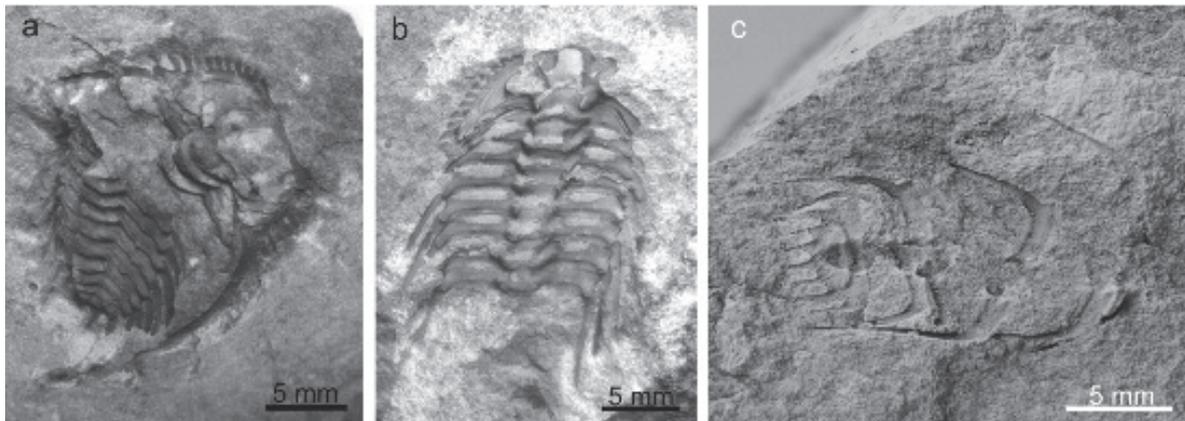


Abb. 27: Häutungsensembles von *Leonaspis kleini* Basse, 2004 von der Lokation „Heckelmanns Mühle“. a) Exuvie mit zerlegtem Thorax. b) Cephalothorax mit fehlender rechter Freiwanne und fehlenden hinteren Segmenten. c) Hintere Thoraxsegmente und Pygidium eines *Leonaspis*, die scheinbar in dessen „Spur“ vom Schwanzschild her beginnend, nacheinander abgelöst worden sind. Möglicherweise dokumentiert das Fossil einen „Akkordeon-Effekt“.

Häutungsensembles gefunden wurden (Abb. 26 j). Die in Gruppen zusammenliegenden Exuvien stammen von Tieren gleicher Größe und belegen für die Art (oder bestimmte Gruppen der Art) zeitlich koinzidierende Häutungsereignisse.

#### ***Leonaspis kleini* Basse, 2004**

Die wenigen mutmaßlichen Häutungsreste von *Leonaspis kleini* lassen bisher ein wenig einheitliches Häutungsmuster erkennen. Vorrangig wirksame Häutungsfugen bestanden offenbar zwischen den Thoraxsegmenten. Gelegentlich scheinen auch die Gesichtsnahte beim Häutungsprozess wirksam gewesen zu sein (vgl. Abb. 27 b). Stark ausgeprägte vordere Randanhänge, wie bei der morphologisch sehr ähnlichen Gattung *Kettneraspis* oder der auch stark bestachelten *Koneprusia* wurden bei *L. kleini* bisher nicht nachgewiesen.

#### ***Kettneraspis seiberti* Basse, 2004**

Der Häutungsprozess dürfte an stark bestachelte Arten, wie *Kettneraspis seiberti* (Abb. 30) eine besondere Herausforderung gestellt haben. Man muss sich vorstellen, dass von Seiten des zu entledigenden Integuments ein entsprechend hoher Widerstand entgegengebracht werden musste, damit das Tier die langen Stacheln abstreifen konnte. Im Habitat herrschten hier Weichböden vor. Gelegenheiten zum etwaigen Festklemmen des Häutungspanzers oder vergleichbares bestanden möglicherweise kaum, so dass allein der Reibungswiderstand im Sediment genutzt werden musste. Dieser ließ sich zum Beispiel durch infaunale Häutungsstrategien besonders effektiv nutzen oder aber mit Hilfe besonderer Verankerungselemente. An den Thoraxsegmenten, wie auch am vorderen Außenrand des Pygidiums von *K. seiberti* fallen in diesem Zusammenhang ventral gerichtete Strukturen auf (vgl. Abb. 28). HAAS (1968) beschrieb die geweihartig verzweigten Fortsätze der Vorderflansche beim verwandten *Kettneraspis leucothea* (Haas, 1968), nannte dafür jedoch keinerlei mögliche Funktion. Der Verfasser geht davon aus, dass die ankerartigen vorderen Randanhänge den Trilobiten tatsächlich zum Verhaken des Panzers im Sedimentboden gedient haben, wodurch auch die Häutungs Vorgänge wesentlich unterstützt wurden. Ob eine solche Verankerung möglicherweise auch für andere Lebensgewohnheiten der Tiere von Be-



Abb. 28: Dieser Silikonabguss eines Steinkerns von *Kettneraspis seiberti* Basse, 2004 von „Heckelmanns Mühle“ (Abguss [SMF 88190-153] und Foto: Peter Müller) zeigt hervorragend die ventral gerichteten, geweihartigen vorderen Randanhänge an der Unterseite des Tieres.

lang war, bleibt indes ungeklärt. Eine im gleichen Sinne unterstützende Funktion dürfte sehr wahrscheinlich auch der Zähnelung entlang der Vorderränder der Freiwangen zu zuschreiben sein. Unter den Häutungsensembles von *Kettneraspis seiberti* fallen im Wesentlichen zwei grundsätzliche Konfigurationen auf. Einerseits finden sich gestreckte Exuvien mit mehr oder weniger stark zertrennter Thoraxpartie. Vielfach ist dabei mindestens eine der Freiwangen abgelöst. Die Zertrennung des Thorax betrifft in der Regel die hinteren Partien und hat oft eine Auslängung derselben bewirkt. Oft ist das Pygidium deutlich separiert oder fehlend. Solche Ensembles rühren vermutlich von Häutungsvorgängen her, die der linken Abfolge im unten gezeigten Modell (Abb. 29) entsprechen. Hierzu hat das Tier sein Häutungshemd mittels der vorderen Randanhänge im Boden verhakt, um sich danach vorwärts aus dem festgehakten Panzer heraus zu ziehen, nachdem im Cephalon durch das Aufreißen der Gesichtsnähte eine Öffnung entstanden war. Die im Boden verhakten vorderen Randanhänge brachten offensichtlich einen Widerstand auf, der groß genug war, dass in der Vorwärtsbewegung des Tieres manche Thoraxverbindungen aufreißen konnten. Dabei auftretende Schleppwirkungen erklären die gelegentlichen Auslängungen der zertrennten Thoraxpartien. Weniger häufig findet sich eine zweite Konfiguration mit auffälliger, buckelnder Aufkrümmung des Thorax. Bei entsprechenden Exuvien fehlt oft das Cranidium. Gelegentlich wurden auch die Librigenae separiert. Der zu diesen Konfigurationen führende Häutungsprozess wird mit der rechten Abfolge in Abb. 29 erklärt. Hiernach hat sich das Tier aufgekrümmt und mit dem gezähnelten Cephalonrand im Boden verhakt, um den kontrahierten Körper danach nach vorne, gegen das Cephalon zu stemmen. Hierdurch wurde eine Öffnung der Gesichtsnähte erzwungen, durch die das Tier sein Häutungshemd verlassen konnte. Inwieweit der zweite Häutungsmodus möglicherweise speziell von Tieren angewandt wurde, bei denen die Öffnung der Gesichtsnähte zufälligerweise Schwierigkeiten bereitete, lässt sich nur spekulieren.

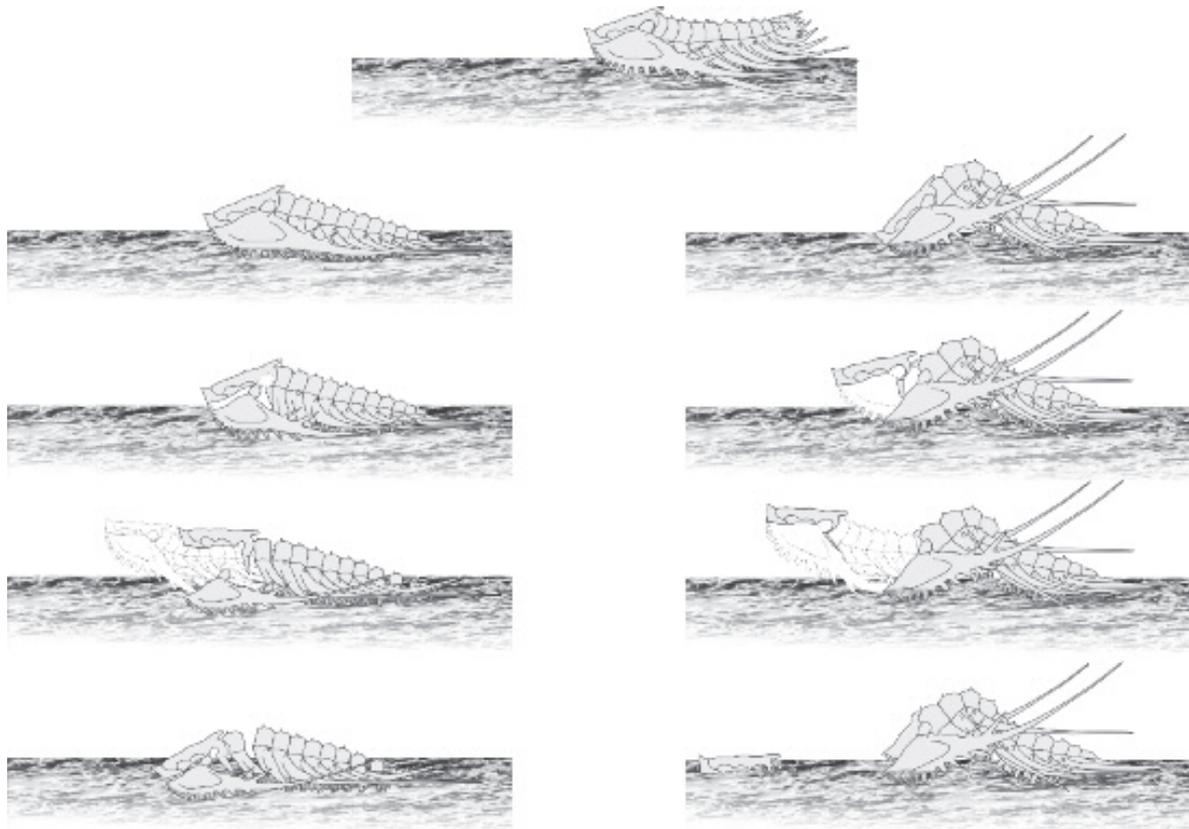


Abb. 29: Modelle zweier möglicher Häutungsarten von *Kettneraspis seiberti* Basse, 2004. In beiden Fällen wird davon ausgegangen, dass die vorderen Randanhänge zur Verankerung des Häutungshemdes im Boden dienen. Möglicherweise kann auch der Zähnelung am Cephalonrand (Freiwangen) beim Häutungsprozess eine vergleichbare Funktion zugeschrieben werden. Bei Häutungen entsprechend der linken Abfolge hat sich das Tier einfach aus dem im Boden festgehakten Panzer gezogen, nachdem durch das Aufreißen einer oder beider Gesichtsnähte eine Öffnung entstanden war. Bei Häutungen entsprechend der rechten Abfolge mussten sich die Tiere zusätzlich aufbuckeln und gegen die mittels Zähnelung in den Boden gehakten Freiwangen stemmen, um die Öffnung der Gesichtsnähte sowie die Befreiung aus den langen Wangenstacheln zu erzwingen.

### ***Koneprusia* spp.**

*Koneprusia* kommt am Fundort „Heckelmans Mühle“ in verschiedenen Formen vor. Allen gemeinsam ist eine sehr stark ausgeprägte Bestachelung, aufgrund derer man sich die Häutung als einen vergleichsweise schwierigen Akt vorstellen muss. In diesem Zusammenhang ist auffällig, dass bei *Koneprusia*, analog zum bestachelten *Kettneraspis seiberti*, besonders ausgeprägte vordere Randanhänge entwickelt sind (Abb. 31). Man kann sich gut vorstellen, dass die ventral gerichteten, zapfenförmigen und ihrerseits wiederum mit hakenartigen Fortsätzen besetzten vorderen Randanhänge, ähnlich einem Klettverschluss, zur Verankerung des Integuments im Boden gedient haben mögen, damit dieses von den Tieren zur Häutung abgestreift werden konnte. Wirksame Häutungsfugen bestanden offenbar zwischen den Thoraxsegmenten sowie den Gesichtsnähten. In einigen Fällen begann der Häutungsprozess offenbar mit einer Ablösung der hinteren Panzerteile (vgl. Abb. 32 a,b). Bei anderen mutmaßlichen Häutungsresten fällt eine aufgeboogene Haltung auf, wie sie auch bei *Kettneraspis* beobachtet wurde (Abb. 32 c,d).

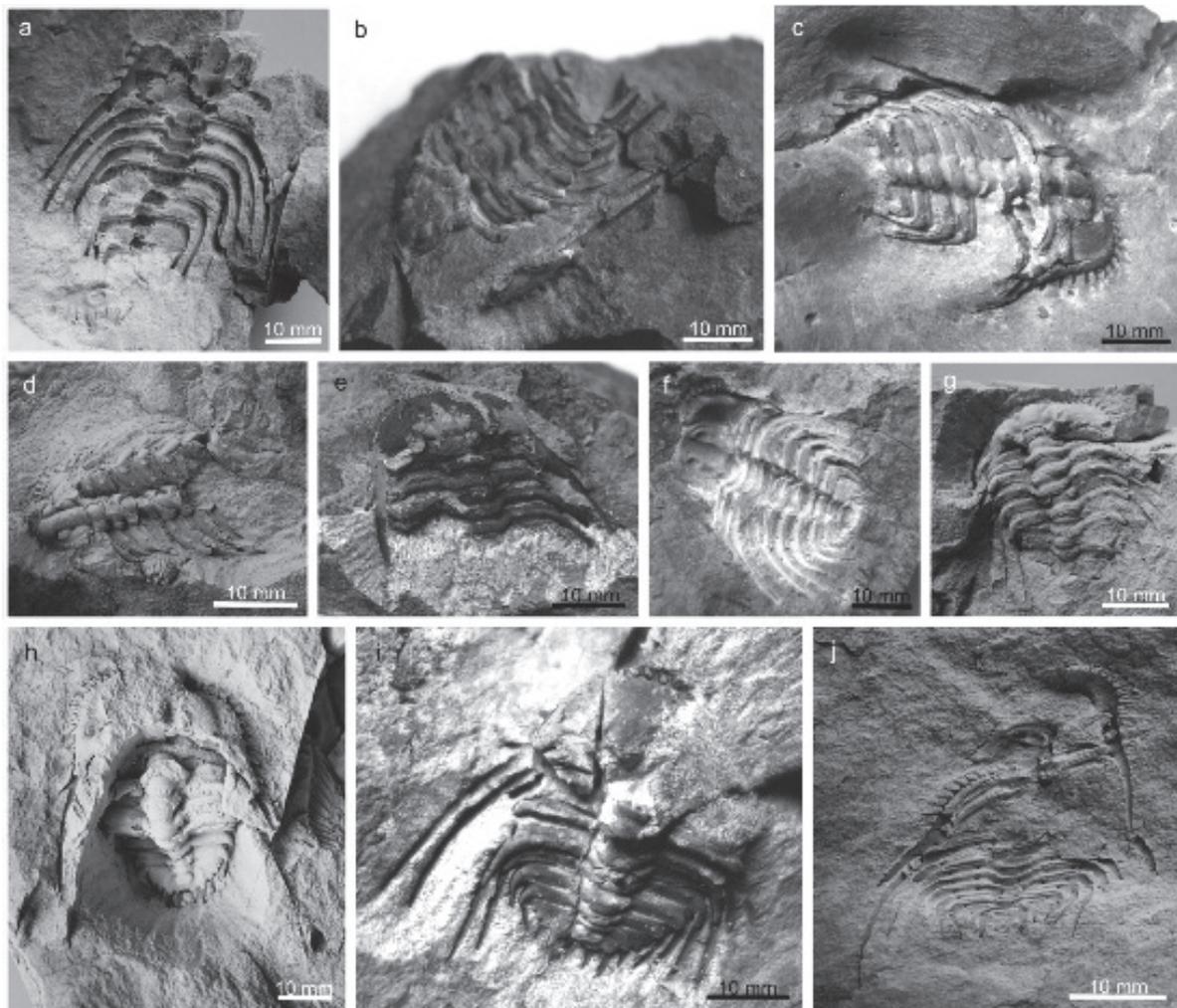


Abb. 30: Häutungsreste von *Kettneraspis seiberti* Basse, 2004 vom Fundort „Heckelmanns Mühle“. a),b) Negativabdruck (a) und Steinkern (b) eines Häutungsensembles mit abgelöstem Pygidium und abgetrennter linker Freiwange. Die hintere Thoraxpartie ist ausgelängt. c) Individuum mit fehlendem Pygidium, abgelöster rechter Freiwange und Auftrennung einzelner Thoraxnähte. d) Individuum mit fehlender linker Freiwange. Pygidium und hintere Thoraxsegmente sind abgetrennt, weitere Thoraxsegmente schwach aufgetrennt. e) Individuum mit fehlender hinterer Rumpfpattie. Die charakteristische Ablösung der Freiwangen und Auftrennung einzelner Thoraxsuturen lässt dieses als Häutungsrest erkennen. f) Häutungshemd mit fehlender linker Freiwange. g) Individuum mit Auftrennung und Auslängung der hinteren Rumpfpattie. h) Individuum mit buckelnd aufgebogenem Thorax. Die Cephalonpartie ist abgetrennt. Das Cranidium fehlt. i) Buckelnd aufgebogenes Individuum mit fehlender rechter Freiwange und Cranidium. Die vorderen Thoraxnähte scheinen durch die Buckelbewegung aufgetrennt worden zu sein. j) Individuum mit aufgelöster vorderer Thoraxpartie und zerlegtem Cephalon. Wahrscheinlich als Resultat eines aufbuckelnden Häutungsvorgangs.



Abb. 31: Seitenansicht einer *Koneprusia* n. sp. L von „Heckelmanns Mühle“ (Silikonabguss [SMF 88190-127] und Foto: Peter Müller). Deutlich sichtbar sind die stachel- bzw. hakenbesetzten, ventral gerichteten Fortsätze (vordere Randanhänge). Vermutlich haben diese zur Verankerung im weichen Boden gedient und waren somit bei der Häutung für die Befreiung aus dem stark bestachelten Panzer hilfreich.

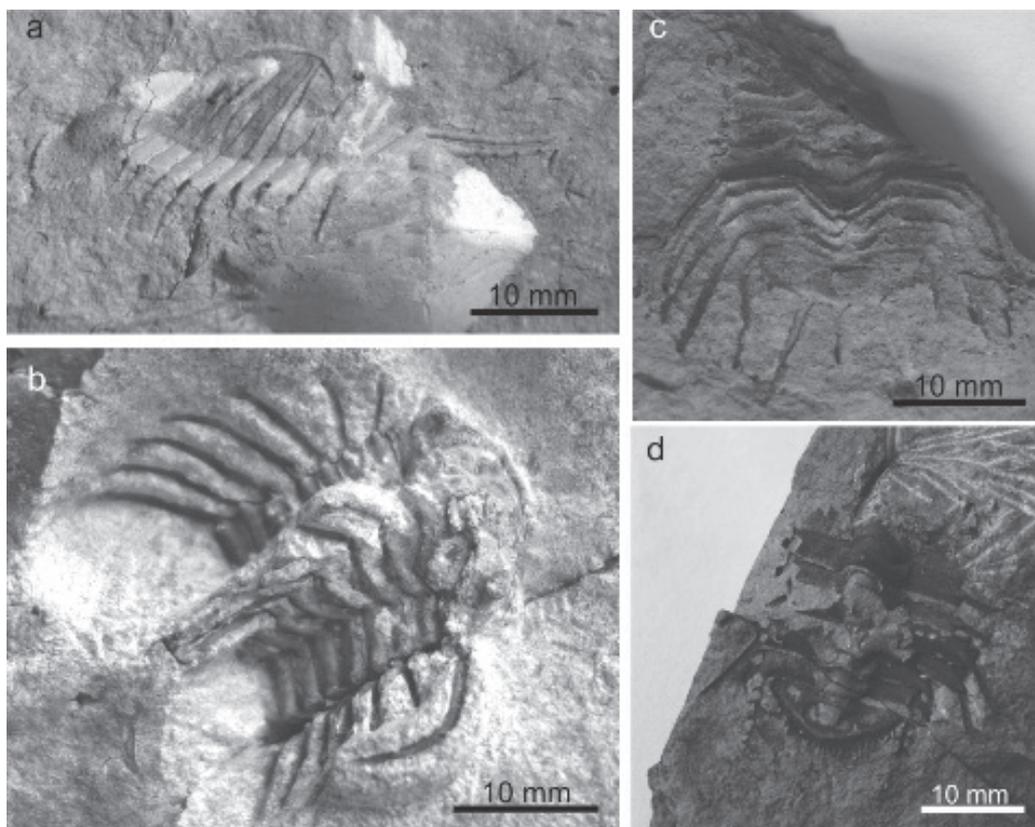


Abb. 32: Mutmaßliche Häutungsreste von *Koneprusia* sp. vom Fundort „Heckelmanns Mühle“. a) Individuum mit abgelösten hinteren Thoraxsegmenten. b) Bis zum siebten Thoraxsegment reichender Cephalothorax mit fehlender linker Freiwanne. c), d) Unvollständige Thoracopygidien mit Anzeichen für ein Aufbiegen des Thorax.

## 8. Zusammenfassung und Diskussion

Ebenso vielfältig wie die formenreichen Trilobitenfaunen der untersuchten Fundstellen waren auch die darin vorkommenden Häutungsgewohnheiten. Dies überrascht an sich nicht weiter, wenn man davon ausgeht, dass im Zusammenhang mit den unterschiedlichen Morphologien der verschiedensten Taxa zwangsläufig auch verschiedene Häutungsstrategien hervorgegangen sein müssen. Schließlich häuten sich auch die heutigen Arthropoden in Abhängigkeit von ihrer Gestalt auf unterschiedliche Weise. Bemerkenswerter ist die Feststellung, die auch bereits Autoren wie BUDIL & BRUTHANSOVÁ (2005) machten, dass selbst innerartlich verschiedene Häutungsstrategien in Erscheinung traten. Allgemein mag das mit verschiedenen örtlichen Gegebenheiten in den jeweiligen Lebensräumen zu erklären sein. Stark strukturierte Felsgründe oder Riffstrukturen haben beispielsweise andere Möglichkeiten zur Häutung geboten als Weichgründe und umgekehrt. Die hier unterschiedenen Konfigurationen stammen jedoch jeweils aus denselben Lebensräumen. Hierin herrschten Weichböden vor. Als besondere Anpassung an den Weichgrund werden die vorderen Randanhänge mancher Odontopleuridae gedeutet. Besonders ausgeprägt waren diese bei den hiesigen *Kettneraspis seiberti* und *Koneprusia* spp. Bekannt sind entsprechende Strukturen auch von fremden Taxa aus anderen Fundregionen, wie z. B. von *Dicranurus* aus Marokko. Diesen Taxa gemeinsam ist eine stark ausgeprägte Bestachelung, die eine im Vergleich zur Größe der Tiere große innere Oberfläche und damit wohl auch erhöhte Reibung beim Häutungsvorgang bewirkt haben muss. Diese beim Abstreifen des Häutungshemdes auftretenden Reibungskräfte in den Untergrund zu übertragen, dürfte eine wesentliche Funktion der vorderen Randanhänge gewesen sein, welche hierzu in den Boden verhakt wurden. Ähnlich dürfte auch die Zähnelung an den Cephalonrändern mancher Arten (z. B. *Kettneraspis*, *Leonaspis*) gewirkt haben. Das Prinzip, durch Verankerung mit dem Weichgrund ein Abstreifen des Integuments zu erleichtern bzw. zu ermöglichen trat mit der sogenannten „Anker-Strategie“ noch beispielhafter in Erscheinung. Die ankerförmigen Cephalo mit langen Wangenstacheln von *Diademaproetus* sp. waren hierzu geradezu prädestiniert. Auch die im Vergleich dazu kleineren Wangenstachel von *Rhenocynproetus* n. sp. L und *Cyphaspides* n. sp. G dürften bei deren Häutungsprozess wahrscheinlich ähnlich eingesetzt worden sein. Die nach hinten orientierten Wangenstachel können dabei jedoch nur in einer rückwärts gerichteten Bewegung der Tiere gewirkt haben. Entgegen der Annahme von HENNINGSMOEN (1975) schließt der Verfasser nicht aus, dass manche Exuvien sogar in einer komplett rückwärts gerichteten Bewegung entledigt wurden. Auch für manche Häutungsvorgänge von *Harpes* sp. wird eine teilweise rückwärtsgerichtete Bewegungskomponente für wahrscheinlich gehalten. Andere Häutungsstrategien bestanden offensichtlich darin, sich mit Hilfe mehr oder weniger heftiger Buckelbewegungen des Häutungshemdes zu entledigen. Beispiele hierfür finden sich besonders bei *Aulacopleura* (*Paraaulacopleura*) n. sp. G, *Cyphaspides* n. sp. G, *Rhenocynproetus* n. sp. L, *Cyphaspis* spp. und *Barrandeops* n. sp. L sowie in spezieller Form auch bei *Kettneraspis seiberti* und *Koneprusia* sp. Verschiedene innerartliche Häutungsmuster innerhalb derselben Örtlichkeit sind, sofern nicht organisch bedingt (z. B. mehr oder weniger gute Ablösung des Integuments), sehr wahrscheinlich mit Reaktionen auf besondere äußere Einflüsse zurückzuführen. Hierzu zählten beispielsweise etwaige Sturmereignisse, konkret die gelegentlichen Schlammströme oder entsprechend RUSTÁN et al. (2011) auch Einflüsse durch Fressfeinde. Besonderen Ausdruck fanden solche in infaunalen Häutungsvorgängen, als deren Resultat hier der sogenannte „Akkordeon-Effekt“ als ein charakteristisches Muster betrachtet wird und

hiermit das bisher für infaunale Häutungen angeführte „Rustán-Muster“ ergänzt. Mit dem „Rustán-Muster“ vergleichbare Konfigurationen wurden bei *Barrandeops* n. sp. L und *Acastoides* n. sp. L festgestellt; „Akkordeon-Effekte“ bei *Acastoides* n. sp. L, *Rhenocynproetus* n. sp. L und vielleicht auch bei *Barrandeops* n. sp. L sowie *Leonaspis kleini*. Die infaunalen Häutungen stellen innerhalb dieser Arten offensichtlich Ausnahmen dar, was bekräftigt, dass es sich dabei um Reaktionen auf besondere Situationen handelte. Andererseits zeigt sich damit, dass die Tiere grundsätzlich zur infaunalen Häutung imstande waren; ihren Häutungsvorgang also gelegentlich auch nach einer zufälligen Verschüttung in einem Schlammstrom fortführen konnten. Als offene Frage bleibt allerdings hierbei, wie sich die fragilen Tiere nach ihrer Häutung überhaupt innerhalb des Sedimentes fortbewegen konnten, während andere Tiere mit stabilem Exoskelett und kräftigen Extremitäten darin offensichtlich stecken blieben und ihren Tod fanden. BONINO & KIER (2010) sprechen z. B. den frisch gehäuteten Tieren die Fähigkeit zum Graben im Sediment ab und gehen in ihren Aussagen sogar soweit, dass Tiere im „Butterstadium“ zunächst wohl kaum zu irgendeiner Fortbewegung in der Lage waren.

Betrachtet man einen bestimmten Schlammstromhorizont (Fundpunkt 9) in „Heckelmans Mühle“, so machen darin ungefähr 4% der Trilobitenfossilien Häutungsensembles aus. Darunter solche von *Diademaproetus*, *Rhenocynproetus*, *Cyphaspis*, *Harpes*, *Acastoides*, *Barrandeops*, *Kettneraspis*, *Leonaspis* und *Koneprusia*. Das ist eine bemerkenswert hohe Zahl von Taxa, wenn man bedenkt, dass ein Schlammstrom ein zeitlich sehr eng begrenztes geologisches Einzelereignis darstellt. Auch die eigentliche Ecdysis stellte nur ein kurzes Stadium im vergleichsweise langwierigen Gesamtprozess der Häutung dar und dürfte darin kaum willkürlich von den Tieren hervorgerufen worden sein. Sofern hier nicht der ganz große Zufall eingetroffen war, dass der Schlammstrom just mit einem verbreiteten, gemeinschaftlichen Häutungsereignis irgendwie zusammengetroffen ist, muss wohl davon ausgegangen werden, dass Häutungen innerhalb der Trilobitenfauna von „Heckelmans Mühle“ zeitlich eher zufällige Prozesse darstellten. Die individuellen Häutungsrythmen führten dazu, dass sich hier womöglich immer irgendwelche Individuen in irgendeinem Stadium der Ecdysis befunden haben. Das galt offenbar für die meisten dortigen Arten. Auch außerhalb der Schlammströme sind Häutungsensembles in aller Regel Einzelfunde. Lediglich bei *Barrandeops* n. sp. L und *Cyphaspis* sp. L gibt es vereinzelte Hinweise auf zeitlich koinzidierende Häutungsereignisse, zumindest kleiner Gruppen von Tieren. In „Gutenacker“ scheinen zeitlich zusammentreffende Häutungsereignisse hingegen die Regel gewesen zu sein. Von allen häufigeren Arten wurden hier entsprechende Akkumulationen gefunden. Hierbei ist nicht auszuschließen, dass die Häutungsereignisse sogar artüberschreitend zeitlich zusammengetroffen sind. Zwar sind die Cluster in aller Regel monospezifisch zusammengesetzt. Aber in einem Fall fanden sich auch Häutungsreste von *Cyphaspides* und *Chotecops* vermischt. Zumindest für *Cyphaspides* n. sp. L gibt es sogar gewisse Hinweise darauf, dass der „Gutenacker“-Lebensraum womöglich speziell zur Häutung aufgesucht wurde.

Das Bild, welches die vorgelegten Untersuchungen zum Verhalten einiger Trilobiten geliefert haben, ist bisweilen überraschend komplex. Dennoch müssen viele Fragen offen bleiben oder bleibt vieles noch im Rahmen der Spekulation. Es ist zu hoffen, dass zukünftige Untersuchungen hier noch nähere Anhaltspunkte liefern können.

**Schriften**

- ALBERTI, M. (2013): Farbenfrohe Trilobiten aus dem Taunus.– Fossilien, **30** (6), S. 330–338, Wiebelsheim.
- (2015): Angebissen und ausgespuckt? – Trilobit als Beuteopfer. – Fossilien, **32** (4), S. 8–13, Wiebelsheim.
- BASSE, M. (2002): Eifel-Trilobiten. 1. Proetida. 152 S., (Goldschneck-Verlag) Korb.
- (2003): Eifel-Trilobiten. 2. Phacopida. 1. Cheiruriden, Acasten, Asteropygen. 200 S., (Goldschneck-Verlag) Korb.
- (2006): Eifel-Trilobiten. 4. Proetida (3), Phacopida (3). 305 S., (Quelle & Meyer), Wiebelsheim.
- BASSE, M. & HEIDELBERGER, D. (2002): Devonische Gastropoda und Trilobita aus der Lahnmulde (Rheinisches Schiefergebirge). – Jb. Nassauischer Verein für Naturkunde, **123**, S. 67–103, Wiesbaden.
- BASSE, M. & MÜLLER, P. (1998): Devon-Trilobiten aus dem Lahn-Dill-Gebiet. – Fossilien, **15** (1), S. 43–49, Wiebelsheim.
- (2004): Eifel-Trilobiten. 3. Corynexochida, Proetida (2), Harpetida, Phacopida (2), Lichida. 261 S., (Quelle & Meyer) Wiebelsheim.
- (2011): *Psychopyge* aus dem Ober-Emsium der Lahn-Mulde. – Jb. Nassauischer Verein für Naturkunde, **132**, S. 41–59, Wiesbaden.
- (in Vorb.): Trilobiten aus dem Rupbach-Schiefer der südwestlichen Lahnmulde, Taunus (mittleres Ober-Emsium bis frühes Eifelium, Rhenohertzynikum).
- BENDER, P. & HERBIG, H.-G. & GURSKY, H.-J. & AMLER, M. R. W. (1993): Exkursionen A2 und B2: Beckensedimente im Oberdevon und Unterkarbon des östlichen Rheinischen Schiefergebirges – Fazies, Paläogeographie und Meeresspiegelschwankungen. – In: AMLER, M. R. W. & TIETZE, K.-W. (Hrsg.): Sediment '93 – Exkursionsführer zu Exkursionen A1-3 und B1-3, S. 15–41, Marburg.
- BONINO, E. & KIER, C. (2010): The Back to the Past Museum Guide to Trilobites. 512 S., Back to the Past Museum, Puerto Morelos.
- BUDIL, P. & BRUTHANSOVÁ (2005): Moulting in Ordovician dalmanitoid and acastoid trilobites of the Prague Basin. Preliminary observation. – Geologica Acta, **3** (4), S. 373–383, Barcelona.
- BUSCH, R.M. & SWARTZ, F.M. (1985): Molting and description of a new homalonotid trilobite from Pennsylvania. – Journal of Paleontology, **59** (5), S. 1062–1074, Lawrence, KS.
- FLICK, H. (2010): Streifzüge durch die Erdgeschichte. Lahn-Dill-Gebiet: Riffe, Erze und edler Marmor. 116 S., (Quelle & Meyer), Wiebelsheim.
- FLICK, H. & FLICK, U. & MOE, A. & PRÖVE, A. (2004): Ein verdrückter „*Phacops*“ aff. *Major* aus dem Wasenbachtal, südwestliche Lahnmulde (Rheinisches Schiefergebirge). – Mainzer geowiss. Mitt., **32**, S. 77–94, Mainz.
- FLICK, U. & FLICK, H. & REQUADT, H. (2006): Die Trilobitenfauna des meta-alkalibasaltischen Lagerganges vom Wasenbachtal – Abbild unterschiedlicher mariner Lebensräume an der Wende Unter-/Mitteldevon in der südwestlichen Lahnmulde Rheinisches Schiefergebirge). – Mainzer geowiss. Mitt., **34**, S. 21–48, Mainz.
- FLICK, H. & NESBOR, H.D. (1988): Der Vulkanismus in der Lahnmulde. – Jber. Mitt. oberrh. geol. Verein, N.F., **70**, S. 411–475, Stuttgart.
- FLICK, H. & STRUVE, W. (1984): *Chotecops sollei* und *Chotecops ferdinandi* aus devonischen Schiefen des Rheinischen Schiefergebirges. – Senckenbergiana lethaea, **63** (5/6), S. 473–495, Frankfurt a. M.

- HAAS, W. (1968): Trilobiten aus dem Silur und Devon von Bithynien (NW-Türkei). – *Palaeontographica*, Abt. A, **130** (1-6), S. 60–207, Stuttgart.
- HENNINGSMOEN, G. (1975): Moulting in Trilobites. – *Fossils and Strata*, **4**, S. 179–200, Chichester.
- KAYSER, E. (1884): Die Orthocerasschiefer zwischen Balduinstein und Laurenburg an der Lahn. – Jb. preuss. geol. Landesanstalt, (für 1883), S. 1–56, Berlin.
- KIRNBAUER, T. & WENNDORF, K.-W. (1995): Die Fauna der Porphyroide bei Singhofen im Westtaunus. – *Mainzer geowiss. Mitt.*, **24**, S. 103–154, Mainz.
- MAURER, F. (1876): Paläontologische Studien im Gebiet des rheinischen Devon. 3. Die Thonschiefer des Ruppbachthales bei Diez. – *N. Jb. Mineral., Geol., Paläontol.*, **1876**, S. 808–848, Stuttgart.
- MCMANARA, K.J. & RUDKIN, D.M. (1984): Techniques of Trilobite Exuviation. – *Lethaia*, **17**, S. 153–173, Oxford.
- MOORE, R.C. (Ed.) (1959): Treatise on Invertebrate Paleontology. O. Arthropoda 1, Euarthropoda, Trilobitomorpha. XIX + 560 S., Geol. Society of America, (Univ. Kansas Press) Lawrence, KS.
- REQUADT, H. (1990): Geologische Karte Rheinland-Pfalz 1:25 000, Blatt 5613 Schaumburg, Erl. 212 S., Mainz.
- (1991): Fazies und Paläogeographie des Devons in der südwestlichen Lahnmulde (Rheinisches Schiefergebirge). – *Mainzer geowiss. Mitt.*, **20**, S. 229–248, Mainz.
- (2008): Südwestliche Lahnmulde (Rheinland-Pfalz). – In: Deutsche Stratigraphische Kommission (Hrsg.): Devon. S.204–220, Hannover.
- REQUADT, H. & WEDDIGE, K. (1978): Lithostratigraphie und Conodontenfaunen der Wissenbacher Fazies und ihrer Äquivalente in der südwestlichen Lahnmulde (Rheinisches Schiefergebirge). – *Mainzer geowiss. Mitt.*, **7**, S. 183–237, Mainz.
- RICHTER, R. (1920): Beiträge zur Kenntnis devonischer Trilobiten. 3. Über die Organisation von *Harpes*, einem Sonderfall unter Crustaceen. – *Abh. senckenberg. naturforsch. Ges.*, **37**(8), S. 117–218, Frankfurt a. M.
- (1937): Vom Bau und Leben der Trilobiten, VIII. Die „SALTER´sche Einbettung“ als Folge und Kennzeichen des Häutungs-Vorgangs. – *Senckenbergiana*, **19** (5-6), S. 413–431, Frankfurt a. M.
- RUSTÁN, J.J. & BALSEIRO, D. & WAISFELD, B. 6 FOGLIA, R.D. & VACCARI, N.E. (2011): In-faunal molting in Trilobita and escalatory responses against predation. – *Geology*, **39** (5), S. 495–498, Boulder, CO.
- SCHRAUT, G. (1999): Vom Fossilrest zur Rekonstruktion eines Lebensraums vor 390 Millionen Jahren. – *Spiegel der Forschung*, **16** (2), S. 4-13, Gießen.
- SPEYER, S.E. (1985): Moulting in phacopid trilobites. – *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, **76**, S. 239–253, Edinburgh.
- SCHUBERT, M. (1996): Die dysaerobe Biofazies der Wissenbacher Schiefer (Rheinisches Schiefergebirge, Harz, Devon). – *Göttinger Arb. Geologie und Paläontologie*, **68**, VII + 131 S., Göttingen.
- THOMAS, I. (1906): Neue Beiträge zur Kenntnis der devonischen Fauna Argentiniens. – *Z. deutsch. geol. Ges.*, **57**, S. 233-290, Stuttgart.

Anschrift des Autors:  
Diplom-Geologe MIRCO ALBERTI,  
Hauptstraße 7, D-56357 Hainau;  
E-Mail: [mirco.alberti@hainau.de](mailto:mirco.alberti@hainau.de) .

Manuskript eingegangen am 22.1.2015