

Aufschluss	48	49-57	4 Abb.	Heidelberg Januar/Februar 1998
------------	----	-------	--------	-----------------------------------

# Entwicklung von Riffsystemen im Laufe der Erdgeschichte „Städte unter Wasser - 2 Milliarden Jahre Riffe“

Von Joachim REITNER

## Vorbemerkung zum „Internationalen Jahr des Riffes IYOR - 1997“

Korallenriffe gehören zu den komplexesten und empfindlichsten Lebensräumen unseres Planeten. Vergleichbar in ihrer Komplexität sind diese Systeme nur mit tropischen Regenwäldern, die ähnliche Nahrungskreisläufe und Organismen-Diversitäten aufweisen. Beide Ökosysteme sind durch nachhaltige Veränderungen der Umweltbedingungen, verursacht durch menschliche Aktivitäten, hochgradig in ihrem Bestand gefährdet. Die bereits entstandenen Verluste sind kurzfristig nicht mehr zu ersetzen. Besonders gravierend ist der Verlust von Arten, da damit ein genetisches Potential unwiederbringlich verloren geht. Mindestens 10% der Riffe unserer Erde sind extrem geschädigt und weitere 60% weisen bereits erhebliche Schäden auf. Diese Schädigungen greifen massiv in die Lebensqualität der Bevölkerung in mehr als 100 Ländern ein. Für die Bevölkerung dieser Länder sind Riffe ein wichtiger Küstenschutz, Fischfanggründe und Basis für ihren Tourismus. Für uns alle sind Riffe u. a. wichtige Frühwarnsysteme für globale Umweltveränderungen und Ressourcen für bioaktive Stoffe, sie bekommen zunehmend Bedeutung für die Medikamentenherstellung.

Riff-Schutz ist eine Gemeinschaftsaufgabe von uns allen, und jeder kann sich mittelbar und unmittelbar daran beteiligen. Jeder Tourist in Riffgebieten kann durch sein Verhalten aktiv etwas für den Riff-Schutz tun! Korallen und andere Bewohner eines Riffs sind nur schön unter Wasser und auf Tauchtröphen sollte man verzichten. Ein Großteil von Riffzonen wird durch die Vernichtung des Regenwaldes und zügellosen Tourismus nachhaltig gestört. Durch Abholzung und Brandrodung kommt es zu einer verstärkten Bodenerosion und damit verbunden einem erheblichen Nährstoffeintrag. Diese Nährstoffe begünstigen das Wachsen bestimmter Bakterien und Algen, die durch ihr rasches Wachstum und die Produktion von Zellgiften den Lebensraum der Korallen zerstören. Der Verzicht auf tropische Hölzer aus nativen Regenwäldern und aggressiven Massentourismus ist ebenfalls aktiver Riff-Schutz.

Die Internationale der Riffforscher unter Federführung von Prof. Dr. Robert N. GINSBURG von der Rosenstiel School of Marine Sciences in Miami (Florida, USA) hat deshalb das Jahr 1997 zum „Internationalen Jahr des Riffs“ (IYOR) erklärt, um auf die aktuelle Entwicklung dieses Lebensraumes hinzuweisen und um verstärkt Grundlagenforschung und Aufklärung der internationalen Öffentlichkeit über den Zustand der Riffe zu betreiben. Die Aktivitäten des IYOR in Deutschland werden vom deutschen IYOR Komitee unter Leitung von Prof. Dr. R. LEINFELDER in Stuttgart koordiniert.

Mitarbeiter des Instituts und Museums für Geologie und Paläontologie (IMGP) der Universität Göttingen sind ebenfalls an den Aktivitäten des IYOR aktiv beteiligt; so wird von meinem Doktoranden Gert WÖRHEIDE der Reef-Check im Roten Meer koordiniert und von uns Ausstellungen zum Thema „Riff“ organisiert.

Anfang des Jahres 1998 wird am IMGP eine Ausstellung zur Evolution der Riffe eröffnet unter dem Motto: Städte unter Wasser - 2 Milliarden Jahre Riffentwicklung. Diese Ausstellung ist als Wanderausstellung konzipiert und zeigt Ergebnisse, die während eines Forschungs-Schwerpunktprogramms der Deutschen Forschungsgemeinschaft mit dem Titel „Globale und regionale Steuerungsfaktoren biogener Sedimentation“ erzielt wurden. Sie wurde bis dato am Senckenberg Museum in Frankfurt am Main gezeigt. Die Ausstellung ist so angelegt, daß die interessierte Öffentlichkeit Einblicke in die aktuelle Riff-forschung und in die Zielsetzung des IYOR bekommt. Ein wesentliches Ziel ist allerdings die Darstellung der erdgeschichtlichen Entwicklung von Riff-Ökosystemen seit rund zwei Milliarden Jahren.

Weitere Informationen zum „Jahr des Riffes“ und Inhalte der Ausstellung sind in der „Kleinen Senckenberg-Reihe Nr. 24 (1997): Städte unter Wasser, 2 Milliarden Jahre“ publiziert.

## Evolution von Riffökosystemen

Seit rund 15 Jahren wird vom Autor und seiner Arbeitsgruppe an der Erforschung von fossilen und rezenten Riffökosystemen gearbeitet (REITNER 1987, 1989, 1992, 1993, REITNER & NEUWEILER 1995, REITNER et al. 1996, NEUWEILER et al. 1997). Der Autor wurde für diese Arbeiten mit dem Leibniz-Preis der Deutschen Forschungsgemeinschaft 1996 ausgezeichnet.

## Definition eines Riffes im biologischen Sinn

Riffe im biologischen Sinne sind Gemeinschaften verschiedener sessiler, benthonischer Organismen und deren physiologischen Endprodukten, wie mineralisierte Skelette und Schalen.

Gesteuert wird das System durch Nährstoffzufuhr und -konzentration, Regulierung von Stoffwechselprodukten der beteiligten Organismen und durch terminale Akkumulation von bestimmten Stoffwechselprodukten (Mineralisation). Durch diese Prozesse kommt es zur Bildung von positiven Strukturen (Buildups). Normalerweise sind Riffe oder Buildups an die tropischen Zonen unseres Planeten gebunden. Es gibt aber auch eine Vielzahl unterschiedlicher Buildups im tieferen, lichtfreien Wasser (*Lophelia*-Korallenriffe) und außerhalb der tropischen Zonen in borealen und arktischen Gewässern (Rotalgen-Riffe von Nordnorwegen) (FREIWALD et al. 1997). Die Organisationsstrukturen dieses Ökosystems laufen allerdings stets nach den gleichen Grundregeln ab, abhängig von der Zufuhr von Nährstoffen und deren Regulierung.

## Hauptzonen eines Riffökosystems

### Aufwuchssubstrat und Basement

Das sessile Benthos eines Riffökosystems benötigt ein bestimmtes Substrat zur Ansiedlung. In der Regel handelt es sich um ein Hartsubstrat, das mit einem Biofilm überzogen ist. Die Größe dieses Substrates ist nicht bestimmt, es genügt eine kleine Schale oder ein kleiner Stein. Wichtig ist die initiale Besiedelung des Hartsubstrats mit einem Biofilm, an welchem Benthos-Larven sich festsetzen können. Es gibt vermutlich eine enge Wechselbeziehung zwischen Larve und Biofilm. Manche Biofilme geben Signalstoffe in das Wasser ab, die Larven anziehen können.

Damit das System sich weiter entwickeln kann, ist die Art des Untergrundes oder Basements wichtig. Über das Basement, z. B. einen Vulkan, können biogene und abiogene Nährstoffe über Porenwässer angeliefert werden. Die endogene Nährstoffzufuhr spielt in vulkangebundenen Atoll-Riffen eine große Rolle. Über den erhöhten Hitzefluß in den alten Vulkanen werden mit abiogenen Nährstoffen (z. B. Phosphate und Kationen) angereicherte Fluide in das Riffsysteme geliefert (Endothermal Upwelling Rougerie, FAGERSTROM & ANDRIE 1992). Generell gilt dies für alle Riffsysteme (REITNER 1993, REITNER & NEUWEILER 1995).

### Aquatische Umgebung mit Nekton und Plankton

Die aquatische Umgebung eines Riffsystems ist ein weiteres Zufuhr- und somit auch Steuerungssystem. Durch Strömungen werden Nährstoffe zugeführt und abgeführt. Verbunden mit diesen Strömungssystemen sind eine Vielzahl von schwimmenden und schwebenden Organismen, die für das benthonische Riffsystem wichtig sind. Die Zufuhr von Larven wird über diesen Weg bestimmt. Riff-Fische spielen eine enorme Rolle bei der Regulierung von Korallenwachstum. Papageienfische zerbeißen die kalkigen Korallenäste und produzieren Sediment (Bioerosion), andere Fische wie Haie, „putzen“ das Riff von größerem organischen Abfall.

Autor zum Artikel

### Entwicklung von Riffsystemen im Laufe der Erdgeschichte

Joachim REITNER (Univ.-Prof. Dr.), Studium der Geologie und Paläontologie 1975-1980 an der Univ.Tübingen, Diplom 1980. Promotion 1984 in Tübingen über Riffe der Unterkreide in Nordspanien. Von 1984-1993 wissenschaftlicher Mitarbeiter und wissenschaftlicher Assistent für Paläontologie am Institut für Paläontologie der FU-Berlin. Habilitation in den Fächern Paläontologie und Geologie 1991 an der FU-Berlin. Seit 1994 C4 Professor für Paläontologie an der Geowissenschaftlichen Fakultät der Univ. Göttingen. Wissenschaftliche Arbeitsschwerpunkte sind Untersuchungen zur Biochemie der Biomineralisation, fossile Makromoleküle, Paläoökologie und Evolution von

fossilen und rezenten Riffsystemen, Untersuchungen an rezenten kryptischen Riffmilieus und Tiefsee-Benthos-Gemeinschaften. Leiter verschiedener nationaler und internationaler Forschungsprojekte. 1996 Leibniz-Preis der DFG für neue Erkenntnisse über Riffentwicklung und Bedeutung von kryptischen Lebensräumen für Riffökosysteme.



## Akkumulation von sessilen benthonischen Organismen – Riff im eigentlichen Sinne

Je nach Lebensraum bestimmen unterschiedliche Organismen den Riffaufbau und dessen Wachstum. Die meisten modernen Riffe sind aus kalkabscheidenden Nesseltieren aufgebaut, den Steinkorallen oder Scleractinia. Diese bilden zusammen mit corallinen Rotalgen ein festes Gerüst. Die Steinkorallen leben in Symbiose mit einzelligen Grünalgen, sog. Zooxantellen, die dem Korallentier helfen seine stickstoffreichen Abfallprodukte zu eliminieren. Bedingt durch die Zooxantellen müssen diese Riffe in der photischen Zone wachsen.

### Riff-Oberfläche

Die Riff-Oberfläche moderner tropischer Korallenriffe wird von phototrophen Organismen dominiert, die durch ihre oberflächenvergrößernden Wuchsformen den Habitus des äußeren Riffkörpers bestimmen. Die Organismen zeigen ein phototaktisches Wachstum.

### Verborgene/kryptische Lebensräume im Inneren des Riffkörpers

Die Riffkörper sind charakterisiert durch eine Vielzahl kryptischer Lebensräume. Vom Volumen her machen diese Bereiche ein Vielfaches der Riffoberfläche aus, die normalerweise sichtbar ist. Es handelt sich um größere und kleinere Höhlen und Spalten, die, je nach Position, lichtarm oder lichtfrei sind. Die Organismengemeinschaften in diesen Zonen sind hetero- und lithotroph und haben einen stammesgeschichtlich konservativen Charakter. In diesen Bereichen befinden sich Organismen (K-Strategen) mit hohen individuellen Lebensspannen bis zu 1000 Jahren und sog. „Lebende Fossilien“, wie Brachiopoden und koralline Spongien (z. B. Stromatoporen und Chaetetiden) sowie Korallen ohne Symbionten (azooxantellate Korallen) (REITNER 1993).

### Generelle Wachstumssteuerung eines Rifffsystems

Gesteuert wird das Wachstum eines Rifffsystems durch Zufuhr von abiogenen und biogenen Nährstoffen. Dies geschieht durch die offene Wassersäule und/oder durch Porenwässer aus dem Basement (z.B. Endothermal Upwelling, hydrothermale Quellen (H<sub>2</sub>S), Kohlenwasserstoff-Quellen („Cold Seeps“ - Methan- und Erdölauftritte)). Weitere wichtige Energiequellen sind Licht (Photoautotrophie) und Chemolithotrophie bestimmter Bakterien. Biofilme spielen eine wichtige Rolle im Ökosystem Riff. Sie steuern die Attraktion von Benthos-Larven und bestimmen somit die tropische Struktur eines Rifffes (REITNER 1993).

Die enorme Menge an aktiver Biomasse und Raumkonkurrenz produziert z.T. stark toxische Stoffwechselprodukte. Die Riff-Gemeinschaften sind so eingemischt, daß sie in der Lage sind, ihre metabolischen Endprodukte zu deponieren, eliminieren oder in das System zurückzuführen. Dabei spielen symbiotische Gemeinschaften eine große Rolle (z. B. einzellige Algen (Zooxantellen) in Korallen, Cyanobakterien in Spongien, einzellige Algen in Foraminiferen usw.).

Eine zentrale Rolle haben Biomineralisationsvorgänge beim Riffaufbau, eine Strategie zur Neutralisierung von überschüssigen und somit giftigen Ca<sup>2+</sup>-Ionen und Kohlenstoff.

Rifffsysteme haben die Entwicklung von Immunsystemen und defensiver bioaktiver Stoffe (Gifte) begünstigt, z.B. antibakterielle Stoffe, wie halogenierte Kohlenwasserstoffe in Schwämmen (Raum- und Nischenkonkurrenz) (JAHN et al. 1997).

Strategien des heterotrophen Nahrungserwerbs von Riffbildnern sind überwiegend die direkte Aufnahme gelöster und partikulärer Nährstoffe, aktives Filtern (Spongien, Muscheln), passives Filtern (Cnidaria, Bryozoa) und Tentakelfresser.

### Schlüsselereignisse der frühen Entwicklung von Rifffsystemen

Der erdgeschichtliche Bericht zeigt verschiedene riffrelevante Entwicklungsphasen. Diese Phasen sind charakterisiert durch die Etablierung verschiedener Lebensgemeinschaften, die sich modular ergänzt haben. Es läßt sich eine Evolutionsstrategie erkennen, wie sie auch bei der Entwicklung der komplexen Eukaryonten-Zelle beobachtet wurde (MARGULIS 1992). Die komplexe Eukaryonten-Zelle ist durch Aufnahme und Integration von anderen Mikroorganismen entstanden. In die Prokaryonten Zelle sind Archaea-Bakterien eingewandert, die den Zellkern gebildet haben. Die Mitochondrien lassen sich aus anaeroben, phototrophen Purpurbakterien ableiten, und die Chloroplasten sind abgeleitete Cyanobakterien. In vergleichbarer Weise haben sich die Rifffökosysteme gebildet, deren erste Ursprünge eng mit der Entwicklung biotischer Strukturen verbunden sind. Während der Erdgeschichte haben sich

wenige, aber einschneidende Events ereignet, welche die Riffentwicklung nachhaltig beeinflußt haben. Es lassen sich sechs größere Entwicklungsphasen unterscheiden.

### Abiotische Organomineralisation

Das erste Ereignis vor rund 3,8 Milliarden Jahren war die Entstehung von organischen Makromolekülen, die eine Matrizenfunktion bei der Keimbildung von Kalziumkarbonat-Mineralen besaßen. Es handelte sich vermutlich um saure Polypeptide, Proteine und Zucker, die in der Lage waren,  $\text{Ca}^{2+}$  und andere divalente Kationen zu binden, die so strukturiert waren, daß Kristallisationsbasisflächen entstanden. Vergleichbare Vorgänge werden heute bei der Bildung bestimmter mikritischer Karbonate und bei der Ooid-Genese beobachtet (REITNER et al. 1996).

### Mikrobielle Organomineralisation

Ähnliche Vorgänge werden bei der Verkalkung von Bakterienhüllen beobachtet, die in der Regel aus komplexen Zuckern bestehen (Polysaccharide). Die Bakterienhüllenmineralisation führte vermutlich zu den ersten Mikrobialithen der Erdgeschichte vor rund 3,5 Mrd. Jahren (Swasiland Supergroup Südafrika, Warawoona Australien, Isua Grönland) (WALTER 1983). Dieser Organomineralisationsmodus ist nicht enzymatisch gesteuert.

### Evolution komplexer multizellulärer Systeme – Biofilme

Der nächste wichtige Schritt war die Entwicklung von Biofilmen, d.h. von multizellulären Systemen mit einfachen Kommunikationsmechanismen. Biofilme sind monospezifische Bakterienfilme oder auch Gemeinschaften von verschiedenen Mikroorganismen, die über Mucus(=Schleim-)filme verbunden sind. Diese Mucusfilme bestehen im wesentlichen aus Zuckern (Polysaccharide) und wenigen Proteinen. Die Verbindungen werden „Exopolymere Substanzen“ EPS genannt. Die EPS hat oft eine, mineralisierende Funktion. Bei Mineralisationsphänomenen entstehen besondere Mikrobialithe, sog. Stromatolithen, Bakterienriffe, die seit rund 3 Milliarden Jahren auf der Erde vorkommen (Abb.1).

### Beginn der Photosynthese

Der dritte, für Riffsysteme wichtige Schritt war die Entwicklung von Photosynthese-Systemen vor rund 2,5 Milliarden Jahren (Abb.1). Die Nutzung von Licht bzw. Sonnenenergie bei der Genese von Biomasse war vermutlich die einschneidendste Umgestaltung der Biosphäre. Neben der Besiedelung lichtintensiver Bereiche wurde Sauerstoff, ein Stoffwechselprodukt der Photosynthese, in großen Mengen in die Atmosphäre entlassen. Die entscheidenden Organismen waren dabei Cyanobakterien, die als Biofilme riesige Flächen besiedelten. Sie waren wesentlich am Aufbau großer Stromatolith-Riffe beteiligt. In diese Zeit fällt auch die Entstehung eukaryonter Zellen.



Abb. 1: Altproterozoisches, 2,2 Milliarden Jahre altes Stromatolith-Riff in Banded Iron Stone Fazies (BIF) der Mesabi-Range in Minnesota/USA. Die BIF Fazies markiert den Beginn des freien Sauerstoffs in der Atmosphäre.

## Biofilme evolvieren zu Metazoen

Vor rund 1,8 Milliarden Jahren entstanden aus Biofilmen Metazoen. Viele Biofilme zeigen enge Wechselbeziehungen mit Protisten, die bei der Stoffwechselregulierung helfen. Bei den Schwämmen ist diese Wechselbeziehung noch deutlich nachvollziehbar, da sie aus einer Gemeinschaft aus verschiedenen Bakterien und Choanoflagellaten bestehen. Die ersten Metazoen haben sich vermutlich aus solchen Symbiosen entwickelt (REITNER 1993, REITNER & MEHL 1996, MÜLLER 1997).

## „Kalzium Krise“

Neben der Sauerstoff-Krise vor rund 2,5 Milliarden Jahren ist die „Kalzium-Krise“ an der Wende vom Präkambrium zum Kambrium die wichtigste Veränderung, die die Biosphäre bis dato erfahren hat. Die Biomineralisation höherer Metazoen setzt erst vor rund 600 Millionen Jahren ein (Abb.2). Mit Beginn des Kambriums vor 540 Millionen Jahren waren die Biomineralisationsmodi verschiedener Organismen bereits voll entwickelt („Kambrische Explosion“). Die Ursachen für dieses Ereignis liegen vermutlich in einer Veränderung der Ozeanwasser-Chemie. Die präkambrischen Ozeanwässer hatten vermutlich einen wesentlich höheren Anteil an Karbonat-Ionen und somit eine hohe Karbonat-Alkalinität

Abb. 2: *Claudina*-Röhren Riff aus der rund 600 Millionen Jahre alten Nama Formation (Kuibus) (Neoproterozoikum) von Namibia. Es handelt sich dabei um das älteste Metazoen-Riff der Erdgeschichte. Dieses Vorkommen markiert das Einsetzen einer enzymatisch gesteuerten Biomineralisation.

### *Claudina* - Riffe

Beginn der Biomineralisation  
Neoproterozoikum (600 Mill. J.  
Namibia

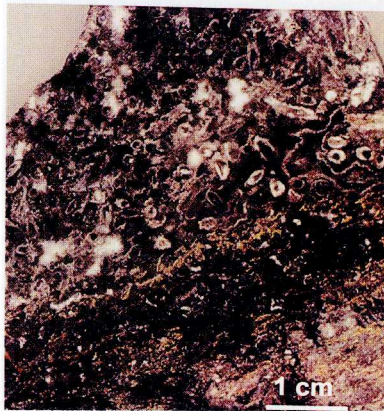
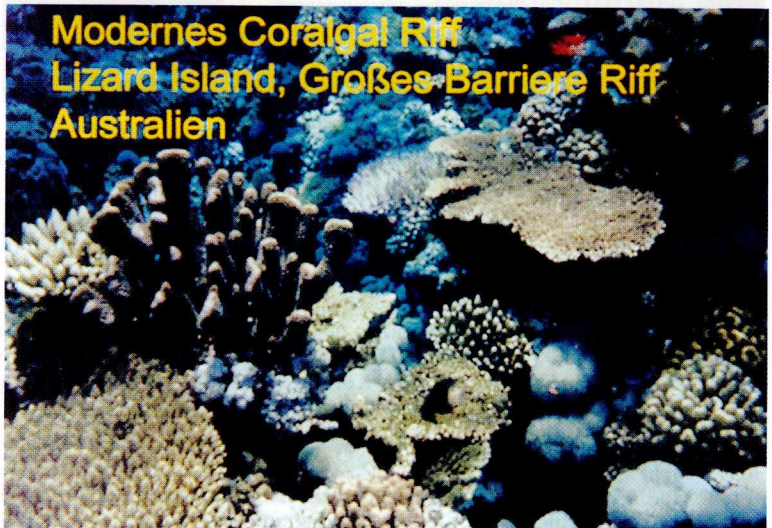


Abb. 3: Zooxantelle Korallen-Gemeinschaft eines modernen Korallenriffs des Großen Barriere Riffs in Nordaustralien (Lizard Island).



(„Soda-Ozean“). Bedingt durch die hohe Alkalinität war die  $\text{Ca}^{2+}$ -Konzentration gering. Durch geologische Prozesse wurde der Eintrag von  $\text{Cl}^-$ -Ionen erhöht, so daß die Alkalinität sukzessive abnahm und die  $\text{Ca}^{2+}$ -Konzentration zunahm. Mit Ende des Präkambriums war vermutlich der toxische  $\text{Ca}^{2+}$ -Konzentrationswert erreicht ( $10^{-2}$  mol/l  $\text{Ca}^{2+}$ ) und es haben sich die Verhältnisse des modernen Halit-Ozeans eingestellt. Die Erhöhung der  $\text{Ca}^{2+}$ -Konzentration zwang die Organismen, Regelungsmechanismen zu schaffen, die ihnen erlaubten, die für sie toxischen  $\text{Ca}^{2+}$ -Werte zu senken. Dies wurde über  $\text{Ca}^{2+}$ -bindende Enzyme (z. B. Calmodulin) erreicht, die überschüssiges  $\text{Ca}^{2+}$  aus dem Körper entfernen oder an Matrixmoleküle binden ( $\text{Ca}^{2+}$ -Detoxifikation) (KEMPE et al. 1989). Es kam so zu einer enzymatisch gesteuerten Biomineralisation. Erst ab diesem Zeitpunkt war es möglich, komplexe Riffsysteme mit höheren Organismen aufzubauen.

### Entwicklungsmodule von Riff-Ökosystemen

In modernen Riffsystemen lassen sich verschiedene Stoffwechselsysteme beobachten, die einen unterschiedlichen Entwicklungsgrad aufweisen und sich teilweise mit den o. g. Schlüsselereignissen korrelieren lassen. Man kann diese Systeme als Module betrachten, die sich ergänzen. Je nach System können diese Module auch selbständig existieren. Alle Module eines Riffsystems waren und sind Veränderungen unterworfen, repräsentieren jedoch unterschiedliche Entwicklungsschritte (Abb.4).

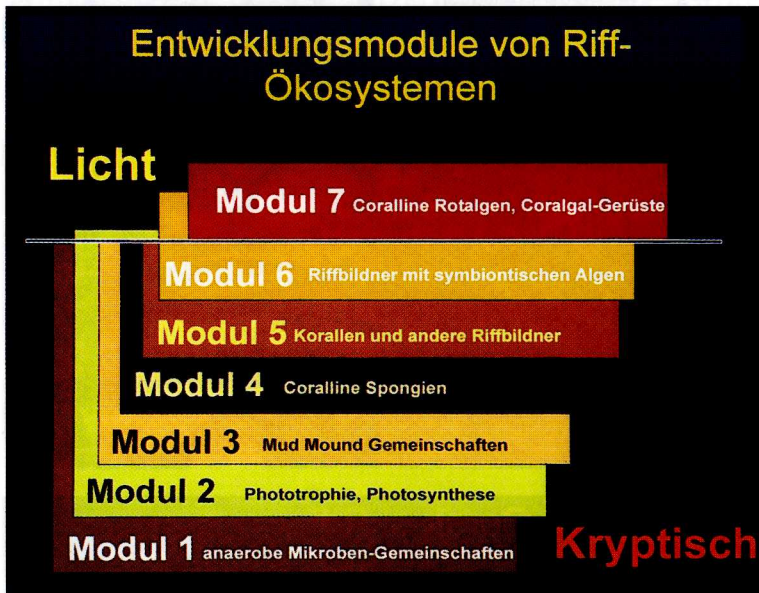


Abb. 4: Entwicklungsmodule von Riffökosystemen.

#### Modul 1 Anaerobe Mikroben-Gemeinschaften, Chemolithotrophie

Als älteste Benthosakkumulationen sind kleine Mikrobialith-Körper aus dem Archaikum bekannt, die vermutlich durch nicht-enzymatisch gesteuerte Verkalkung und Verkieselung entstanden sind, vermutlich verursacht durch anaerobe mikrobielle Benthos-Gemeinschaften (z. B. Archaea-Biofilme).

#### Modul 2 Phototrophie

Das Proterozoikum ist die Hochzeit der Stromatolith-Riffe, bedingt durch die Entwicklung von Photosynthese-Systemen (Thylakoide). Biofilme mit Cyanobakterien spielten zusätzlich eine dominante Rolle beim Aufbau der Mikrobialith-Körper. Verbunden damit ist auch die Eukaryonten-Entwicklung und Endosymbiose (komplexe Eukaryonten).

#### Modul 3 „Mud Mound“ Riff-Ökosysteme

„Mud Mounds“ sind mikritreiche Riffe, die überwiegend durch nicht-enzymatisch verkalkende Systeme gebildet wurden (Automikrite, Organomineralisate). Es handelt sich in der Regel um komplexe

Mikrobialithe mit akzessorischem Metazoen-Anteil. Häufig sind biomassereiche, nichtverkalkende Metazoen (Porifera?) mit symbiontischen Mikroorganismen und mit externen Mikroben-Kolonien verbunden. Beim Absterben kommt es zu einer Verkalkung durch taphonomische Prozesse (Ammonifizierung, Sulfat-Reduktion usw.). Es besteht keine Lichtabhängigkeit!

#### Modul 4 Coralline Spongien, Kryptobenthos

Durch Erreichung eines physiologisch toxischen Grades der  $\text{Ca}^{2+}$ -Ionenkonzentration im Meerwasser entwickelte sich die gesteuerte Biomineralisation. Dominiert wurden die Riffsysteme durch Organismen mit einfach enzymatisch gesteuerter Biomineralisation (z. B. coralline Schwämme/Stromatoporen). In heutigen Riffen befinden sich diese Gemeinschaften in kryptischen Lebensräumen.

#### Modul 5 Korallen und andere Riffbildner mit enzymatisch gesteuerter Biomineralisation

Im weiteren Verlauf werden Riff-Organismen mit komplexer, enzymatisch gesteuerter Biomineralisation (z. B. Korallen, Bryozoen) dominant.

#### Modul 6 Symbiose von Algen mit Riffbildnern

Diese Entwicklung erlaubt ein intensives Wachstum in lichtdurchfluteten Milieus und die Klärung von toxischen Stoffwechselprodukten wie Stickstoffverbindungen. Diese Verbindungen sind jedoch für das Wachsen der Algen und Cyanobakterien von essentieller Bedeutung. Diese Strategie ist bei zooxantellaten Korallen, Algensymbionten-tragenden Muscheln, Foraminiferen und anderen phototrophen Symbionten-tragenden Organismen realisiert. Es besteht eine strikte Lichtabhängigkeit (Abb. 3).

#### Modul 7 Coralline Rotalgen

Coralline Rotalgen sind die jüngste Riffmodul Entwicklung, die im Oberjura einsetzt und ab der Mittelkreide zu den modernen Korallen/Rotalgen-Riffgerüsten führen. Sie tragen wesentlich zur weiteren Stabilität der Riffstruktur und Nischenbildung bei (moderne Coralgal-Gerüste).

### Wichtige Einschnitte und Riffkrisen des Phanerozoikums

In den modernen Riffsystemen lassen sich in der Regel alle Entwicklungsmodule wiederfinden, d.h. die gesamte physiologische Evolution des Organismus Riff ist, meist jedoch in kryptischen Habitaten, präsent. Organismengemeinschaften in kryptischen Biotopen zeigen eine K-strategische Einnischung und haben phylogenetisch einen stark ultrakonservativen Charakter. Die kryptischen Lebensgemeinschaften stellen eine wichtige genetische Reserve dar, die bei ökologischen Krisen und nach Katastrophen das Riffökosystem wieder regenerieren lassen.

Während des Phanerozoikums gab es verschiedene Riffkrisen mit unterschiedlichen Einschnitten in das Modulsystem. Während sog. Riffkrisen, z.B. an der Perm/Trias Grenze, wurden nur bestimmte Module tangiert, so daß kryptische, anzestrale Module wieder dominant werden konnten. Drei globale Riffkrisen des Phanerozoikums zeigen diese Entwicklung exemplarisch.

#### Oberdevon Riffkrise

An der Frasn/Famenne Grenze kommt es zu einem globalen Einschnitt in der Organismenvielfalt der Stromatoporen/Rugosa Riffe (Module 1-5), vermutlich bedingt durch eine ozeanische Nährstoffkrise (Kellwasser-Event) (WALLISER 1996). Die Riffe des Famenne sind in ihrer Diversität stark reduziert und es dominieren Organismen der Module 1 bis 3. Diese Zeit ist charakterisiert durch komplexe Mikrobialithe (Mud Mounds) mit nicht verkalkenden Metazoen, vor allem mit bakterienreichen Spongien. Organismen mit enzymatisch gesteuerter Biomineralisation sind nur untergeordnet vorhanden. Im höheren Oberdevon/Karbon bis Perm kommt es zu einer Regeneration in der Diversität der Riffsysteme. Wichtig ist dabei die Beobachtung, daß rugose Tiefwasserkorallen und kryptische coralline Spongien, wie Chaetetiden, die flachen Riffmilieus besiedeln und diversifizieren.

#### Perm/Trias Riffkrise

Am Ende des Perm, nach Konsolidierung der Pangea Plattensituation, verschwinden die paläozoischen Riffe. Die Riffe am Ende des Perm zeigen einen hohen Entwicklungsgrad und eine sehr hohe Diversität an corallinen Spongien, Algen, Foraminiferen und Korallen (z. B. Tjebel Tebaga in Tunesien, Captian Riff in New Mexico/USA). Sicher vorhanden waren die Module 1-5, eventuell auch Modul 6. Vermutlich bedingt durch eine globale Nährstoffkrise durch Veränderung ozeanischer Strömungssysteme

verschwinden auch die Schelf-Riffsysteme des Perm. In der Untertrias (Scythium) sind keine komplexen Riffsysteme repräsentiert. Die beobachteten Buildups beschränken sich auf unterschiedliche Stromatolith-Körper (Module 1 und 2), die Übereinstimmungen zu präkambrischen Verhältnissen widerspiegeln. Schöne Beispiele scythischer Mikrobialithe stellen die Stromatolithen des unteren Buntsandsteins des Heesebergs in Niedersachsen dar (KALKOWSKY 1908, BAUD et al. 1997). Erst ab dem Anisium kommt es im alpinen Raum zu einer erneuten Riffbildung in marinen Milieus. Verbunden mit diesem Ereignis ist die Entwicklung moderner Korallen aus kleinen azooxantellaten Tiefwasserkorallen und die Re-Etablierung einer Gemeinschaft coralliner Spongien mit hoher Diversität. Am Ende der Trias im Rhätium waren die Module 1-6 wieder in den Riffsystemen präsent.

### Trias/Jura Riffkrise

Die hochkomplexen Trias Riffe sterben an der Wende zum Jura global aus. Es handelt sich wieder um ein Zusammenbrechen der höherentwickelten Module 4 bis 6. Die Buildups des Unterjura (Hettangium/Sinemurium) sind kleine Spongien Mud Mounds (Modul 3), Stromatolithen und andere Mikrobialithe des tieferen Wassers (Modul 1 & 2) (BÖHM 1992). Eine Diversifizierung der Riffbiotope setzt erst wieder im Mittellias ein. Auffällig dabei ist, daß es zum einen zu einer bevorzugten Entwicklung der modernen Scleractinia kommt und somit zu von Korallen dominierten Riffen und zum anderen zur Entwicklung von komplexen Spongien-Riffen resp. Mud Mounds. Die Spongien-Riffe verschwinden im Oberjura bzw. verlieren an Bedeutung.

Mit dem Oberjura setzt die Entwicklung der corallinen Rotalgen ein (z. B. *Lithophyllum*) (Modul 7), die ab der höheren Unterkreide zusammen mit den zooxantellaten Scleractinia die modernen Riffbiotope bestimmen. In den kryptischen Milieus dieser Riffe sind die übrigen Module präsent (REITNER 1987, 1989).

Neben den hier vorgestellten Riffkrisen gibt es weitere regionale Ereignisse, die jedoch für die Entwicklung der Riffmodule keine nachhaltigen Veränderungen erkennen lassen. Größere kosmische Einschläge, wie z. B. der End-Kreide-Impakt, haben offensichtlich keine grundlegenden Veränderungen verursacht.

Riffökosysteme sind extrem vielschichtig und existieren seit rund 2 Milliarden Jahren in komplexeren Systemen. Begonnen hat die Systementwicklung mit den ersten beiden Modulen bereits im Archaiikum. Das Modulsystem hat sich während dieser Zeit als sehr erfolgreich erwiesen. Die Re-Etablierung komplexer Riffökosysteme (Module 4-7) hat nach Riffkrisen oft einige Millionen Jahre gedauert.

Unter diesem Aspekt kommt dem Riffbiotopschutz eine besondere Bedeutung zu. Wie aus dem fossilen Bericht erkannt werden kann, ist das Absterben von komplex eingemischten Organismengemeinschaften ein rascher Prozeß - die Regeneration allerdings nicht - und bedarf einer sehr langen Zeitspanne.

### Dank

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft hat die umfangreichen Untersuchungen mit verschiedenen Sachmittelbeihilfen gefördert (Re 665/4,8,12).

### Literatur

- BAUD, A., CIRILLI, S. & MARCOUX, J. (1997): Biotic Response to Mass Extinctions: the lowermost Triassic Microbialites.- In: NEUWEILER, F., REITNER, J. & MONTY, CL. (Hrsg.), *Biosedimentology of Microbial Buildups IGCP Project No. 380 Proceedings of 2<sup>nd</sup> Meeting*, Göttingen/Germany 1996.- Facies, 36, 238-242; Erlangen
- BÖHM, F. (1992): Mikrofazies und Ablagerungsmilieu des Lias und Dogger der nordöstlichen Kalkalpen.- Erlanger geol. Abh., 121, 57-217; Erlangen
- FREIWALD, A., HENRICH, R. & PÄTZOLD, J. (1997): Anatomy of a deep-water coral reef mound from Stjærnesund, West-Finnmark, Northern Norway. In: JAMES, N. P. & CLARKE, J. (Hrsg.): *Cool-water carbonates.- Soc.Econ.Paleont.Spec.Publ.*, 56, 141-162; Tulsa
- JAHN, T., KÖNIG, G. M., WRIGHT, A. D., WÖRHEIDE, G. & REITNER, J. (1997): Manzacidin D: An Unprecedented Secondary metabolite from the „Living Fossil“ Sponge *Astrosclera willeyana*.- *Tetrahedron Letters*, 38; 3883-3884; Amsterdam
- KALKOWSKY, E. (1908): Oolith und Stromatolith im norddeutschen Buntsandstein.- *Z.deutsch.geol.Ges.*, 60, 68-125; Berlin
- KEMPE, S., KAZMIERCZAK, J., & DEGENS, E. T. (1989): The Soda Ocean concept and its bearing on evolution.- In: Crick, R. E. (Hrsg.), *Origin, Evolution and modern aspects of biomineralization in plants and animals*, 29-34; Plenum Press, New York



- MARGULIS, L. (1992): Symbiosis theory, Cells as microbial communities. In: MARGULIS, L. & OLENDZENSKI, L. (Hrsg.): Environmental Evolution, 149-172, M.I.T. Press, Cambridge, Mass.
- MÜLLER, W. E. G. (1998): Molecular Phylogeny of Eumetazoa: Genes in Sponges (Porifera) Give Evidence for Monophyly of Animals.- In: MÜLLER, W. E. G. (Hrsg.): Progress in Molecular and Subcellular Biology, 19, 98-132; Springer, Berlin
- NEUWEILER, F., REITNER, J. & MONTY, CL. (1997): Biosedimentology of Microbial Buildups IGCP Project No. 380 Proceedings of 2<sup>nd</sup> Meeting, Göttingen/Germany 1996.- Facies, 36, 195-284; Erlangen
- REITNER, J. (1987): Mikrofazielle, paläökologische und paläogeographische Analyse ausgewählter Vorkommen flachmariner Karbonate im Basko-Kantabrischen Strike Slip Fault-Becken-System (Nordspanien) an der Wende von der Unterkreide zur Oberkreide.- Documenta naturae, 40: 1-248; München
- REITNER, J. (1989): Lower and Mid-Cretaceous Coralline sponge Communities of the Boreal and Tethyan Realms in Comparison with the Modern Ones.-In: WIEDMANN, J. (Hrsg.), Cretaceous of the Western Tethys. Proc. 3rd Internat. Cretaceous Symp., 851-878, Tübingen 1987; Stuttgart (Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung).
- REITNER, J. (1992): Coralline Spongien. Der Versuch einer phylogenetisch-taxonomischen Analyse. - Berliner geowiss. Abh., Reihe E, 1, 352 p.
- REITNER, J. (1993): Modern Cryptic Microbialite/Metazoan Facies from Lizard Island (Great Barrier Reef, Australia) - Formation and Concepts.- Facies, 29, 3-40, Erlangen.
- REITNER, J., ARP, G., THIEL, V., GAUTRET, P., GALLING, U. & MICHAELIS, W. (1997): Organic matter in Great Salt Lake ooids (Utah, USA) - First approach to a formation via organic matrices.- in: NEUWEILER, F., REITNER, J. & MONTY, CL. (Hrsg.)- Biosedimentology of Microbial Buildups IGCP Project No. 380 Proceedings of 2<sup>nd</sup> Meeting, Göttingen/Germany 1996.- Facies, 36, 210-219; Erlangen
- REITNER, J. & MEHL, D. (1996): Monophyly of the Porifera.- Verh. naturwiss. Ver. Hamburg, (NF) 36, 5-32; Hamburg
- REITNER, J. & NEUWEILER, F. (1995): Mud Mounds: Introduction for a polygenetic spectrum of fine-grained carbonate buildups. In: REITNER, J. & NEUWEILER, F. (coord.) (1995): Mud Mounds: A Polygenetic Spectrum of Fine-grained Carbonate Buildups.- Facies, 32, 1-70, Erlangen
- ROUGIERE, F., FAGERSTROM, J. A. & ANDRIE (1992): Geothermal endo-upwelling: a solution to the reef nutrient paradox.- Continental Shelf Res., 12, 785-798; Tulsa
- STEININGER, F. F. & MARONDE, D. (Hrsg.) (1997): Städte unter Wasser - 2 Milliarden Jahre.- Kleine Senckenbergreihe 24, 1-186; Frankfurt M.
- WALLISER, O. H., (1996): Global Events in the Devonian and Carboniferous.- In: WALLISER, O. H. (Hrsg.): Global Events and Event Stratigraphy, 225-250; Springer, Berlin
- WALTER, M. R. (1983): Archaean stromatolites: Evidence of the Earth's earliest benthos.- In: SCHOPF, J. W. (Hrsg.), Earth's Earliest Biosphere, Its Origin and Evolution, 187-213, Princeton University Press, Princeton
-