© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Bryozoenriffe

J. Scholz, A. Ernst, P. Batson & P. Königshof

Abstract: Bryozoan reefs. The aim of the article is to present some information concerning samples collected from three bryozoan reefs or bryozoan-controlled reefs. Bryozoans appeared in Lower Ordovician and contributed extensively to bioherms and reefs. Newly discovered Devonian reef structures of various sizes in the southern part of Morocco (West Sahara) display an excellently preserved fauna including quite abundant and diverse bryozoans, especially in the Sabkhat Lafayrina reef complex. Bryozoans occur in some lower parts of this reef complex giving a unique opportunity to apply them for reconstruction of ecological settings and reef development. These Devonian reef structures are compared with two examples from the Recent. The mid- to outer continental shelf off Otago Peninsula (South Island, New Zealand) is inhabited by a conspicuous and abundant suite of frame-building bryozoans. In contrast, bryozoan reefs occuring in the Coorong Lagoon (South Australia) are constructed by only one bryozoan species. In the Coorong site, reef developement is controlled by seasonal fluctuations of salinity, and microbial cementation during hypersaline periods. In all three examples of reef-constructing bryozoans, interaction with microbial biosystems are subject to continued research.

Key words: Bryozoans, reefs, New Zealand, Australia, Morocco, Devonian.

Einleitung

Bryozoen oder Moostiere sind ein Tierstamm wasserbewohnender, koloniebildender Wirbelloser, deren Einzelwesen (Zooide) meist nicht viel mehr als einen halben Millimeter messen. Eine beachtliche Vielfalt an Wuchsformen und das höchst unterschiedliche biologische Potential diverser Arten erlauben es Bryozoen, die unterschiedlichsten Lebensräume zu erobern. Bryozoen bauen ihre wabenförmigen Kolonien in der Regel auf Festsubstraten. Eine ganze Reihe von Arten siedelt darüber hinaus epiphytisch, epizoisch oder auf Weichböden. Die äußere Gestalt der Kolonien kann rinden-, blatt- oder strauchförmig sein. Viele bäumchenförmige Bryozoen erinnern in der Form und Größe an Moosästchen (daher auch der deutsche Name Moostiere).

Mitunter wird das von Bryozoen besiedelte Substrat durch die Anwesenheit der Kolonie(n) zu einem aufwärts wachsenden, biogenen Sedimentgestein, auf dem sich diverse andere Organismen ansiedeln können. In diesem Falle wird man von einem Bryozoenriff sprechen, sofern Bryozoenskelette die Masse der Karbonatproduktion ausmachen, oder aber von einem Riffkörper, dessen Entstehung von Bryozoen gesteuert wird, sofern Bryozoen als Pioniere die Entstehung eines Riffes auslösen.

Für Bryozoenriffe wurden Termini wie zum Beispiel Bryoherm (Cuffey 1977, mit Literaturübersicht) oder Bryostromatolith (Scholz 2000) vorgeschlagen. Derartige Kategorisierungen sollten nicht darüber hinwegtäuschen, dass sie stets vereinfachen und dass jedes (Bryozoen-)riff einzigartig ist, weil es sich in seiner Entstehung und in der räumlichen Anordnung der Strukturen individuell von anderen Riffen unterscheidet. In unserem Aufsatz haben wir aus einem weiten Felde drei Fallbeispiele ausgewählt, um die Entstehung und die Eigenheiten moderner und fossiler Bryozoenriffe oder Bryozoen-kontrollierter Riffstrukturen zu erörtern.

Bryozoenriffe in der Zeit

Riffbildung durch Bryozoen ist heutzutage im Gegensatz zu früheren Zeiten ein seltenes und daher von der Forschung etwas stiefmütterlich behandeltes Phänomen.

Denisia 16, zugleich Kataloge der OÖ. Landesmuseen Neue Serie 28 (2005), 247–262

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Weitaus bedeutsamer ist in der Gegenwart die Produktion von Sediment durch Bryozoen (Abb. 6f). Besonders in den Schelfmeeren der Südhemisphäre sind Bryozoen erfolgreich und avancierten seit dem Eozän zu den wichtigsten Produzenten von Kalkablagerungen vor Australien und in Neuseeland (HAGEMAN et al. 1996; NELSON 1978). Weite Teile der Südküste Australiens werden von tertiären Bryozoenkarbonaten aufgebaut (JAMES et al. 1992), darunter auch bekannte Küstenformationen, die als Anziehungspunkte für Touristen gelten (zum Beispiel die 12 Apostel).

Nicht nur in den erwähnten südlichen Breiten, sondern auch in der Nordhemisphäre können Bryozoen als Sedimentproduzenten eine zumindest lokale Bedeutung erlangen. Dies ist zum Beispiel vor der Bretagne (BADER 2000) oder in den Tangwäldern Kaliforniens (CHAVE 1967) der Fall. Mit Riffbildung hat all dies wenig oder gar nichts zu tun, denn es entsteht keine (1) aufwärts wachsende, (2) biologisch erzeugte, und (3) rigide Struktur – womit zugleich auch schon alle drei essentiellen Kriterien genannt sind, welche ein Riff per definitionem ausmachen (FLÜGEL & FLÜGEL-KAHLER 1992).

In der Naturgeschichte des Bryozoen-Phylums gab es bei der Riffbildung insgesamt drei bedeutende Phasen (FAGERSTROM 1987) und zwar durch:

a) stark verkalkende, inkrustierende und astförmige trepostomatide und cystoporide Arten in der Zeit von Ordovizium bis Silur (CUFFEY 1977, 1998; MANTEN 1971). Seltener treten dabei auch cryptostomatide Arten als Riffbildner in Erscheinung (ROSS 1981);
b) strauchförmige fenestride Taxa im jüngeren Paläozoikum;
c) inkrustierende und massige cheilostomatide Arten im Känozoikum.

Jede dieser drei Phasen ist auf globaler Ebene bedeutsamer gewesen als die ihr nachfolgende Phase.

Im paläozoischen, marinen Sedimenten kommen Bryozoenskelette recht häufig vor. Krisen der Evolution und wiederholte Aussterbeereignisse im Ordovizium haben dabei die Dominanz innerhalb der einzelnen Gruppen der Bryozoen beeinflusst und wechselseitig verschoben. Von einer Erörterung der Dynamik der Bryozoen-Riffstrukturen im älteren Paläozoikum sehen wir an dieser Stelle ab und begnügen uns mit dem Hinweis, dass die frühen Bryozoenriffe im Ordovizium und Silur meistens durch robuste Skelettstrukturen geprägt gewesen sind, wie das bereits angedeutet wurde.

Dieses Erscheinungsbild paläozoischer Bryozoen-Riffstrukturen sollte sich ändern, und entscheidend für diese Änderung war die phänomenale Radiation der fenestriden Bryozoen, die zwar bereits im frühen Ordovizium in den geologischen Urkunden auftauchen (TAYLOR & CURRY 1985), aber erst ab dem Silurium allmählich an Bedeutung gewinnen. Fenestride Bryozoen besaßen strauchförmige, fächerförmige, korbartige oder spiralige Kolonien, die aufgrund ihrer grazilen, weit in den Raum ausladenden Form ein immens hohes Potential besaßen, Sediment einzufangen (Abb. 7c; MCKINNEY et al. 1987). Wie bei manchen Steinkorallen der heutigen Riffe konnten zerbrochene fenestride Kolonien sich regenerieren und als isolierte Fragmente am Meeresboden weiterwachsen, was eine effektive Art der Ausbreitung genetisch identischer Klone darstellt (MCKINNEY 1983). Beides – das Einfangen von Sediment wie auch das Weiterwachsen kolonialer Fragmente – hat den Boden für die Besiedlung anderer Riffbildner bereiten können. Offenbar verdanken die Fenestrida ihre Funktion als Initiatoren der Riffbildung auch dem Umstande, dass sie im Gegensatz zu anderen Riffbildnern ihrer Zeit das biologische Potential besaßen, direkt auf mikrobiellen, sedimentstabilisierenden und sedimentbildenden Matten zu siedeln (HOLLINGWORTH & TUCKER 1987). Möglicherweise hat das Merkmal einer Basalscheibe, wie es in vergleichbarer Form bei rezenten Bryozoen nicht vorkommt, eine wichtige Rolle bei der Besiedlung instabiler oder lebender Sedimente gespielt (Abb. 6c, d).

Mit der maschenartigen Struktur der fenestriden Bryozoen hat es übrigens eine konstruktionsmorphologische Bewandtnis. Sie stellt einen notwendigen Kompromiß dar, der sich aus der gleichzeitigen Erfüllung der eigentlich nicht vereinbaren Anforde-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

rungen an die Stabilität einer aufrechten Wuchsform der Gesamtkolonie, und gleichzeitig auch an die filtrierende Lebensweise der Koloniemodule (Zooide) ergeben muß.

Das eine (die koloniale Ebene) verlangt nach einer massiven, stabilen Struktur bei möglichst kleiner Oberfläche im Verhältnis zum Skelettvolumen, das andere (die Ebene der Kolonie-Module) dagegen erfordert genau umgekehrt nach einer möglichst großen Oberfläche in Relation zum Volumen. Eine fraktale, dendritisch verzweigte Form – der bäumchen- oder strauchförmige Wuchs – ist ein erster und in der Natur immer wieder vollzogener Schritt, die Forderungen nach Stabilität bei gleichzeitiger Oberflächenvergrößerung unter einen Hut zu bringen. Die Stabilität des Konstruktionsprinzips „Baum" kann weiter gesteigert werden, wenn die Äste miteinander verschmelzen (anastomisieren), wobei dann kleine Fenster (Fenestrulae) für die Einzelwesen der Kolonie den fortgesetzten Zugang zum Außenmilieu sicherstellen. Die Weite der Fenestrulae wird bei den entsprechend wachsenden Bryozoen durch die Reichweite und durch die Berührungspunkte der Tentakelkränze der einander gegenüberliegenden Zooide determiniert (Abb. 5g). Darüber hinaus wird die Kolonieform in einer Weise optimiert, dass der durch alle Zooide gemeinsam erzeugte Partikelstrom koordiniert und auf kolonialer Ebene in Ein- und Ausstromtrichter gelenkt wird (McKINNEY & JACKSON 1989, mit Literaturübersicht; COWEN & RIDER 1972).

Da sich im Grundsätzlichen die modulare Konstruktionsweise der Bryozoen, ihr biologisches Potential und natürlich auch die physikalischen Begebenheiten im Mikromilieu der Grenzschicht von Kolonie und Wasserkörper seit dem Ordovizium nicht geändert haben, werden Kolonieformen, welche den Fenestriden zumindest oberflächlich ähnlich sehen, immer wieder und auch heute noch beobachtet. Morphologien, die einander zum Verwechseln ähnlich sehen, werden dabei von taxonomisch ganz unterschiedlichen Gruppen erzeugt (Abb. 5f, h).

Fassen wir zusammen: Fenestride Bryozoen haben ebenso wie die ihnen oberflächlich ähnelnden rezenten (reteporiformen) Bryozoen ein sicherlich erhöhtes biologisches Potential auf der Ebene der Gesamtkolonie, den Partikelstrom für die Nahrungsaufnahme zu manipulieren. Ein weltweites Massensterben an der Grenze von Frasnium/Famennium im Oberdevon beschleunigte den Aufstieg der fenestriden Bryozoen und ermöglichte es ihnen, die bis dahin dominanten, konkurrierenden Gruppen der Bryozoen in den devonischen Riffgemeinschaften abzulösen (BIGEY 1988). Die Fenestriden sollten innerhalb der Bryozoen ihre vorherrschende Rolle auch im nachfolgenden Karbon und Perm beibehalten.

Eine erneute Phase des Massensterbens an der Grenze von Perm und Trias brachte mit Ausnahme weniger Überlebender die meisten paläozoischen Bryozoenordnungen und damit auch die zweite große Phase der Bryozoen-Riffbildung zum Erlöschen. Nach einem letzten wenn auch schwachen Aufleben starben sämtliche paläozoischen Gruppen mit Ausnahme der Cyclostomatida im Rhät (Obertrias) aus (SCHÄFER 1994, SCHÄFER & FOIS-ERICKSON 1986).

Eine neue Bryozoenordnung, die Cheilostomatida, erschien erstmalig im oberen Jura. Cheilostomatide Bryozoen stammen wahrscheinlich von unverkalkten ctenostomatiden Bryozoen ab. Die bekannteste, aber im Laufe der Erdgeschichte nicht bedeutenste Evolutionskrise an der Kreide-Tertiärgrenze beinträchtigte in erheblichem Maße die cyclostomatiden Bryozoen, wohingegen die cheilostomatiden Bryozoen einen immer stärkeren Aufschwung genommen haben, der bis heute anhält. Vielleicht liegt das daran, dass sie sich im direkten Vergleich mit den cyclostomatiden Bryozoen durch ein schnelleres Wachstum, durch größere Abmessungen der Zooide und durch ein verbessertes biologisches Potential bei der Generierung von Partikelströmungen für die Nahrungsaufnahme auszeichnen (McKINNEY et al. 1998). Auch mag es bei dem genannten Dominanzwechsel eine Rolle gespielt haben, dass cheilostomatide Bryozoen eine große Vielfalt laminarer Wuchsformen entwickelten, die sich auf mikrobiell verschleimten Sedimentoberflächen durchzusetzen vermochten (KASELOWSKY et al. 2005). Wir beobachten ja seit dem Jura eine stetig anwachsende Bedeutung der laminaren Taxa, wohingegen die strauch- und bäumchenförmigen Wuchsformen allmählich zurückge-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

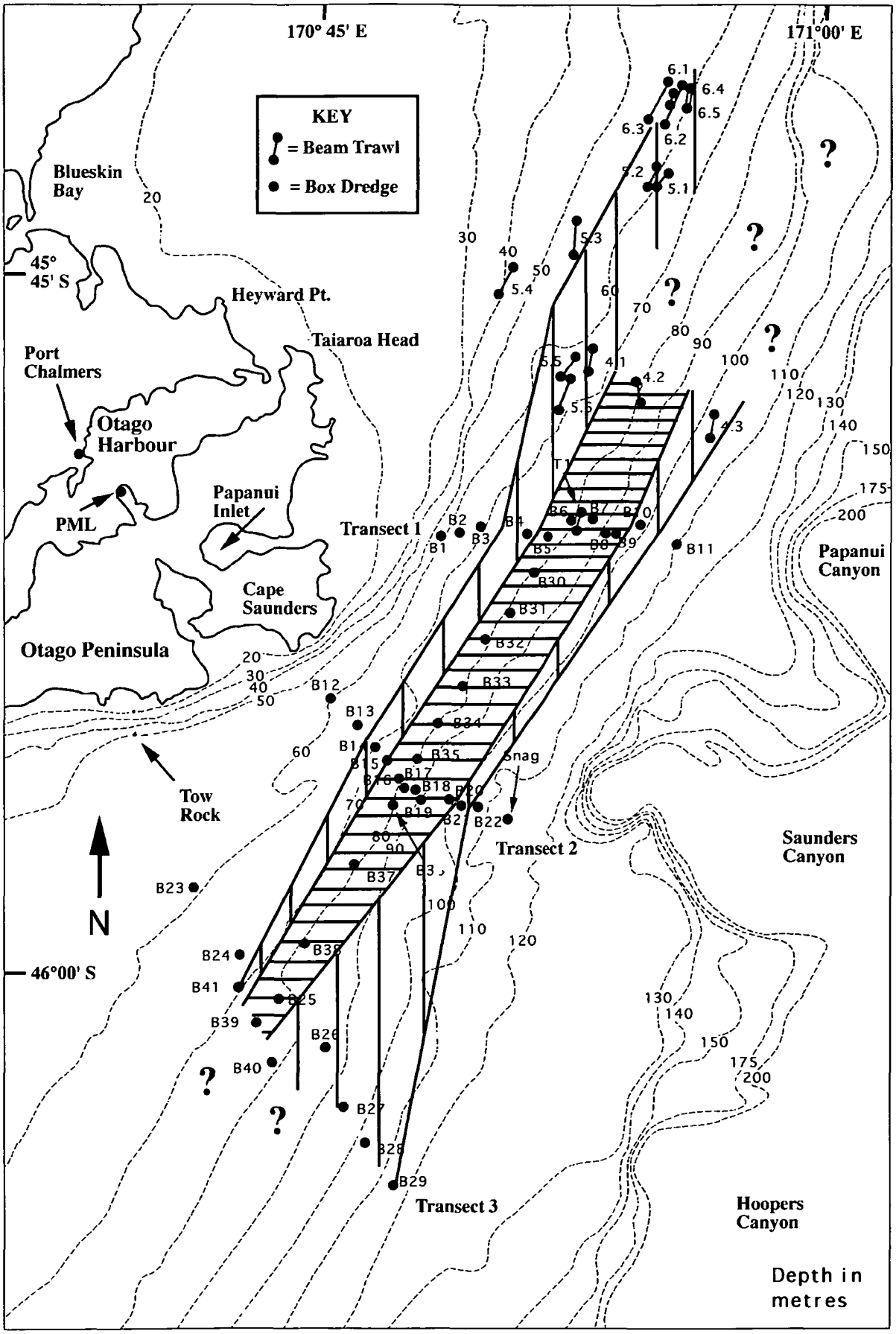

Abb. 1: Fundpunkte gerüstbildender Bryozoen vor der Halbinsel Otago der neuseeländischen Südinsel. Aus BATSON (2000).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

hen. Für gewöhnlich wird der durch Prädatoren und Weidegänger ausgeübte Druck als steuernder Faktor gesehen (McKINNEY & JACKSON 1989: 210, mit Literaturübersicht). Der Grad der mikrobiellen Verschleimung mariner Oberflächen hat sich jedoch seit der Kreide aufgrund der Ausbreitung benthischer Diatomeen ebenfalls immer mehr verstärkt (RIDING 1991), und speziell die benthischen Diatomeen können zusammen mit fädigen Cyanobakterien den Ansiedlungserfolg und die Ausbreitung der strauchförmig wachsenden Bryozoen stark beeinträchtigen. Auf die Bryozoen-Riffbildung unserer Tage – die dritte Phase der Bryozoen-Riffbildung – hat die Wechselwirkung mit Mikroorganismen Auswirkungen, die im Gegensatz zum fossilen Beispiel aus dem Devon direkt beobachtet werden können.

Fallbeispiel 1: Bryozoenriffe aus Neuseeland (Otago Schelf, Südinsel)

Die Bryozoenkolonien der meisten Arten bleiben klein und wachsen zu Krusten oder Ästchen im Millimeter- bis Zentimeterbereich. Werden aus Ästchen Äste und verwachsen die Äste untereinander, oder türmen sich Krusten solange übereinander, bis eine aufwärts wachsende, feste biogene Struktur entsteht, dann sind die wesentlichsten Kriterien erfüllt, um von einem Bryozoen-„Riff" zu sprechen. Solche Bryozoenriffe wurden vor knapp vier Jahrzehnten durch neuseeländische Kollegen entdeckt. Der Grund für das späte Bekanntwerden dieser eigenartigen Aufwüchse am Meeresgrund liegt allein in der Wassertiefe, die sie der unmittelbaren Anschauung entzieht: sie finden sich im mittleren und äußeren Otago-Schelf und im oberen Kontinentalabhang in Tiefen von 75-100 m (PROBERT et al. 1979; CARTER et al. 1985; JUNGE 1998; BATSON 2000). Vergleichbare Riffstrukturen kommen übrigens noch in anderen Regionen Neuseelands vor – etwa in der Tasman Bay nördlich von Nelson (BRADSTOCK & GORDON 1983) oder vor den Chatham Islands (SCHOLZ 2000). Fossile Riffe, die von zwei Arten konstruiert wurden, wie sie auch heute noch vor Neuseeland gerüstbildend in Erscheinung treten, kennt man übrigens bereits seit dem Miozän (GORDON et al. 1994).

Die fünf wesentlichen riffbildenden und den tropischen Steinkorallen äußerlich nicht unähnlichen Bryozoen-Arten *Hornera foliacea* (MACGILLIVRAY), *H. robusta* (MACGILLIVRAY), *Cinctipora elegans* (HUTTON), *Celleporaria agglutinans* (HUTTON) und *Hippomenella vellicata* (HUTTON) werden in der Ausstellung (Linz, Österreich: 22.4.-25.9.2005) als Riff-Diorama vorgestellt. Im realen Leben werden solche neuseeländischen Bryozoen-Riffstrukturen etwa einen halben Meter hoch. Unterwasseraufnahmen haben gezeigt, dass sich zwischen den einzelnen Riffkörpern Abstände im Dezimeter- bis Meterbereich finden, so dass es nicht zu einer bedeutenden Aufwärtsentwicklung in der Art eines einheitlichen Riffkörpers kommen kann. Der Begriff „Bryozoen-Riff" darf daher nur auf die voneinander isolierten Aufwuchsstrukturen Anwendung finden, nicht aber auf das gesamte Vorkommen. Eine vielleicht größere Gemeinsamkeit mit Korallenriffen besteht dagegen in der Bedeutung für die Artenvielfalt, welche solche Kalkgerüste erlangen können: Eine einzige *Hippomenella vellicata* Kolonie von 58 g Trockengewicht und einer Abmessung von nur 12,5 x 10,5 x 13,5 cm bot Platz für 1292 inkrustierende Bryozoenkolonien, die sich auf 53 Arten verteilten (JUNGE 1998). In einer *Celleporaria agglutinans* Kolonie von 6,4 kg Naßgewicht und einer Abmessung von 40 x 35 x 20 cm verbargen sich unter anderem 54 größere Polychaeten und ungezählte kleinere, sowie 27 Muscheln, 1 Schnecke, 9 Krebse, 4 Seescheiden und ein Oktopus (BRADSTOCK & GORDON 1983).

Nicht nur Wirbellose, auch Fischlarven finden in den Bryozoenriffen vor Otago Schutz und Lebensraum. Wegen der immensen kommerziellen Bedeutung für die Fischerei stehen die vergleichbaren Bryozoen-Vorkommen in der Tasman Bay unter Naturschutz – die weltweit einzige Maßnahme dieser Art, die für Bryozoen vorgenommen wurde, nachdem verschiedene neuseeländische Bryozoenriff-Vorkommen durch die Schleppnetz-Fischerei bereits zerstört wurden (BRADSTOCK & GORDON 1983).

Ähnlich wie bei dem unten angeführten Beispiel aus dem Devon von Marokko haben die Bryozoenriffe vor Otago eine enorme Bedeutung auch für die umgebenden Se-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

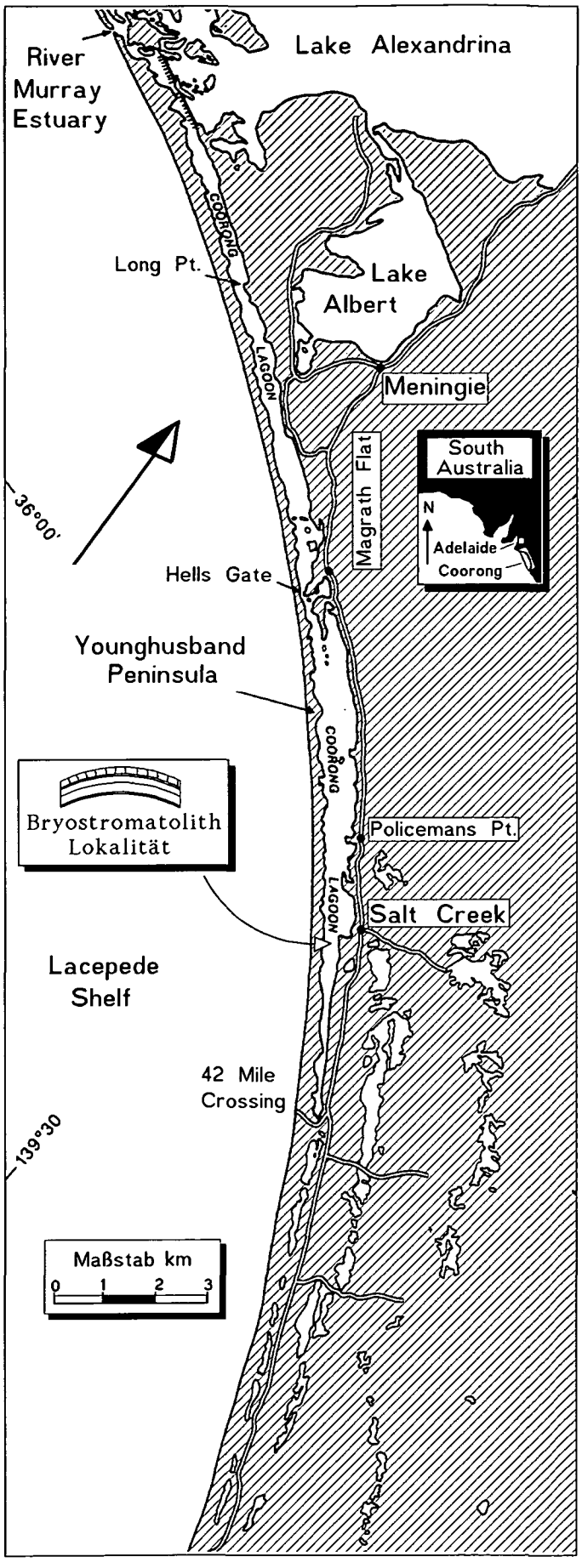

Abb. 2: Die Coorong-Lagune, Süd-Australien. Umgezeichnet nach BONE & WASS (1990), aus SCHOLZ (2000).

dimente. Bryozoenkarbonate machen bis zu 28 % an Sedimenten der Kies-Fraktion im regionalen mittleren und äußeren Otago-Schelf aus. Warum es ausgerechnet an dieser Stelle zu einer derartigen Konzentration gerüstbildender Bryozoen gekommen ist, darüber kann nach dem gegenwärtigen Stand der Kenntnis nur spekuliert werden. Während PROBERT et al. (1979) die physikalischen Faktoren der Substratzusammensetzung an der Basis der Bryozoenriffe – häufig sehr grobklastische Sedimente – für wichtig angesehen haben, wurden durch die Studie von BATSON (2000) verschiedene biologische Faktoren wie zum Beispiel das Vorkommen des assoziierten, sedimentstabilisierenden Endobenthos als recht bedeutsam identifiziert. Darüber hinaus löst die Besiedlung der gerüstbildenden Bryozoen durch optisch unauffällige Schwamm- und Mikrobenmatten ein defensives Selbst-Überwachsen seitens der betroffenen Bryozoen aus. Das biologische Potential zur reaktiven Selbst-Überwachsung variiert und führt bei manchen Arten, insbesondere bei *Celleporaria agglutinans*, zu massiver Karbonatproduktion. Derartige, mikrobiell ausgelöste Wachstumsprozesse sind an der laminierten Struktur des massigen Bryozoenskelettes erkennbar. Hierfür wurde der Terminus Bryo(zoen)stromatolith oder alternativ, wenn Schwamm-Matten der Auslöser der Karbonatproduktion sind, Bryospongiolith vorgeschlagen (SCHOLZ 2000, SCHOLZ et al. 2000).

Die Riffe von Otago beweisen, dass Bryozoen den Riffstrukturen der Steinkorallen zwar nicht in der Größe, wohl aber in der äußeren Form durchaus gleichkommen können. Riffbildungen in Australien belegen darüber hinaus, dass Bryozoen auf der Ebene des Tierstammes die Steinkorallen an ökologischer Toleranz weit übertreffen.

Fallbeispiel 2: Bryozoenriffe aus Südaustralien (Coorong)

Etwa 6 Fahrstunden südlich von Adelaide im Bundesstaat South Australia finden sich Riffe dort, wo keiner Riffe erwarten würde, weswegen sie auch spät entdeckt und 1990 durch die australischen Kollegen Yvonne Bone und Robin Wass bekannt gemacht wurden. In der Lagune des Coorong

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

kommt es in jedem australischen Sommer zur Eindampfung des Meerwassers und zu einer Übersalzung, die sich für die meisten höheren Lebensformen tödlich auswirkt. Dennoch finden sich in dieser Lagune Bryozoenriffe, die mit einem Durchmesser von maximal etwa einem Meter den Mikroatollen der Korallenriffe bereits recht nahe kommen (Abb. 6a, b).

Bevor wir auf diese eigenartigen Riffkörper näher eingehen, seien einige Angaben zur Geographie und Geologie vorangestellt: Das Coorong-System ist ein holozäner, während der Transgression vor 8000 Jahren angelegter und mit dem Murray River verbundener Ästuarbereich, der nach Süden und Osten in einer Kette hypersalinarer Seen allmählich ausklingt. Das Gesamtsystem hat eine Längserstreckung von über 100 Kilometern, wobei die eigentliche Lagune an der engsten Stelle nur eine Breite von 50 Metern erreicht. Die Wassertiefe überschreitet selten einen Wert von 3 Metern und misst oftmals nur wenige Zentimeter. Diese in einer semiariden Region sich entfaltende, außergewöhnliche Topographie (Abb. 2) bedingt einen enormen Gradienten in der Salinität, welcher zudem noch durch die saisonale Schwankung des Wasserstandes akzentuiert wird und in Zeiten des australischen Sommers hypersalinare Werte von bis zu 50-70 ‰ ereicht. Durch die Flußwasser-Schüttungen des im Norden gelegenen Murray River liegt ein ausgeprägter Nord-Süd-Gradient in der Salzkonzentration vor. Zudem erreichen die Temperaturschwankungen die verhältnismäßig hohe Amplitude von 10-40 °C. Die extreme Saisonalität führt dazu, dass lebende Bryozoen-Zoarien in der Lagune nur in den Zeiten des australen Frühjahrs und Winters gedeihen (zusammengefasst nach BONE & WASS 1990; SPRIGG & BONE 1993).

Alle Bryozoenkolonien, die im Extrem-Milieu des Coorong als Riffbildner angetroffen werden, repräsentieren nur eine einzige Art, nämlich *Conopeum aciculata* (MACGILLIVRAY). Die Riffkörper bestehen untergeordnet aus Röhrenwürmern (Serpuliden), die zwar optisch auffälliger sind, aber nicht die Masse des Karbonats aufbauen. Wie ist überhaupt eine solche Riffbildung möglich, wenn zumindest für einige Monate im Jahr die Lebensbedingungen in dieser semiariden Region für marine Organismen denkbar unfreundlich erscheinen?

Hier greift entscheidend die Mitwirkung durch Bakterien, Cyanobakterien und Pilze ein. Während der Eindampfungsphase im Sommer werden die nunmehr abgestorbenen Bryozoenriffe sowohl an der Oberfläche als auch innerhalb der porösen und nur schwach verkalkten Bryozooen-Zooecien durch diese Mikroorganismen besiedelt und über Kalkausfällungen sowie durch das Einfangen von Sedimenten zementiert und stabilisiert. Im nachfolgenden australen Winter, wenn der Ästuarbereich des wieder anschwellenden Murray River die Coorong Lagune mit Süßwasser versorgt und bis hin zu vollmarinen Bedingungen ausdünnt, wandern nicht nur Fischschwärme und Pelikane ein, es kommt auch zur erneuten Überkrustung durch lebende Bryozoen und Serpuliden. Das Geheimnis liegt also in einer durch das Klima kontrollierten saisonalen Phasenverschiebung in der Besiedlung durch Bryozoen (nebst Serpuliden) und diversen Mikroben. Freilich ist es bis heute ein Rätsel, wo die Bryozoen- und Serpulidenlarven eigentlich herkommen, welche in jedem Winter eine neue Runde in der Riffbildung einläuten.

Für diese eigenartigen Riffkörper wurde wie im Fallbeispiel Neuseeland der Begriff Bryostromatolith vorgeschlagen (PALINSKA et al. 1999), wobei sich allerdings die Dynamik der Interaktion von Mikroorganismen und Bryozoen stark von dem neuseeländischen Vorkommen unterscheidet. Von einer Erörterung der einzelnen Prozessdynamiken sehen wir indessen an dieser Stelle ab und begnügen uns mit dem Hinweis, dass im Coorong die Phasenverschiebung in den Bestandsoptima von Bryozoen und Mikroorganismen und die postmortale Zementierung der Bryozoenskelette eine Besonderheit darstellt.

Wir glaubten daher bis vor kurzem, dass die Coorong-Bryostromatolithe – abgesehen von einem ähnlichen Vorkommen von Bryozoen und Stromatolithen in Brackwasserseen der Niederlande (BIJMA & BOEKSCHOTEN 1995) – tatsächlich einzigartig seien. Doch jüngstens hat auf der Tagung der Paläontologischen Gesellschaft in Göt-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

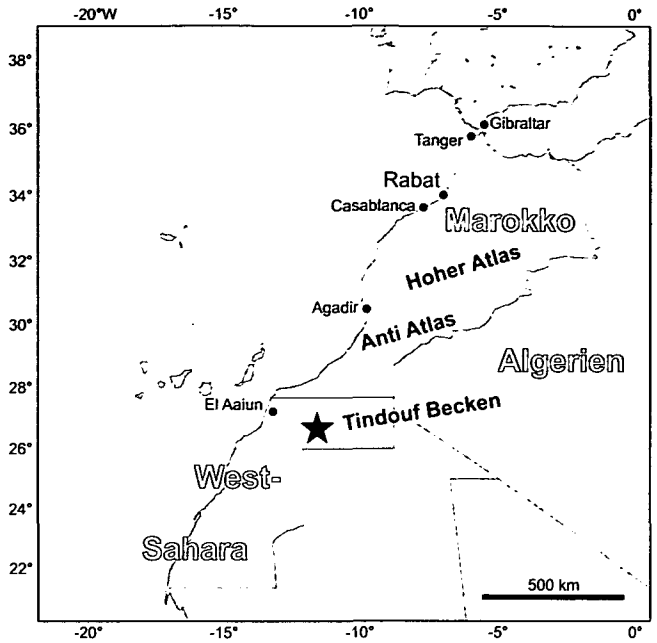

Abb. 3: Karte Marokkos mit der Riff-Lokalität im Tindouf Becken.

tingen (Oktober 2004) der Grazer Kollege Prof. Dr. Werner Piller Bryostromatolithe aus dem Miozän des Wiener Beckens vorgestellt, die offenbar eine recht genaue fossile Entsprechung zu den heutigen australischen Bryostromatolithen darstellen (PILLER & HARZHAUSER 2004).

Von den Coorong-Riffen wissen wir durch Isotopenanalysen, dass sie seit über 700 Jahren stetig wachsen. Sie repräsentieren etwas, dass – ganz unabhängig von Bryozoen – für beinahe alle Riffe zutrifft: durch die scheinbar endlose Wiederholung einfachster Strukturen, die man sich im Falle der Bryozoen wie winzige, kalkige Schächtelchen vorstellen kann, entstehen vergleichsweise riesige Bauwerke, die das vergängliche und flüchtige Dasein ihrer Architekten überdauern. Dieses Überdauern kann nicht nur 700 Jahre, sondern an die 400 Millionen Jahre währen. In der westlichen Sahara finden sich größere Karbonatkomplexe, meist noch in Lebendstellung, die so durch die Erosion herauspräpariert wurden, als seien diese Riffe noch am Leben. Von diesen Riffen in der Wüste und von der Rolle der Bryozoen bei ihrer Entstehung handelt das letzte Fallbeispiel.

Fallbeispiel 3: Devonische Riffe aus Südmarokko (Westliche Sahara)

Ebenso wie bei den rezenten Bryozoenriffbildungen begnügen wir uns bei den fossilen Bryozoenriffen oder Bryozen-kontrollierten Riffbildungen mit einem Einzelbeispiel und verweisen für die generelle Übersicht der Bryozoenriffe auf Arbeiten wie zum Beispiel von CUFFEY (1977).

Das hier exemplarisch vorgestellte Riff, der sogenannte Sabkhat Lafayrina Riffkomplex, ist in der mittleren Devonzeit (im Givetium, vor ca. 385-380 Mill. Jahren), einer Zeit weltumspannender Riffentwicklung im mittleren Paläozoikum entstanden. Die Altersdatierung des in der westlichen Sahara gelegenen Vorkommens beruht auf der Auswertung von Leitfossilien der Brachiopoden und der Korallen.

Die Untersuchungen in dieser Region sind Teil eines Forschungsprojektes innerhalb der Abteilung Paläontologie und Historische Geologie am Forschungsinstitut Senckenberg (FIS) und auch Bestandteil eines neuen Internationalen Geowissenschaftlichen Programms (International Geoscience Programme, IGCP) der UNESCO, welches mit dem Titel "Devonian land-sea interaction: evolution of ecosystems and climate" (DEVEC) unter Leitung senckenbergischer Wissenschaftler durchgeführt wird.

Der Sabkhat Lafayrina Riffkomplex liegt an der Südflanke des Tindouf-Beckens im südlichen Marokko, wo er sich über ein Gebiet von mehreren Kilometern erstreckt. Damals befand sich diese Region, die heute am Westrand der Sahara liegt (28° N), südlich des Paläoäquators auf ungefähr 35° südlicher Breite. Devonische Sedimente streichen im gesamten südlichen Abschnitt des Tindouf-Beckens aus. Sie sind zwar überwiegend als siliziklastische Abfolgen ausgebildet, aber es finden sich darin immer wieder Riffkörper unterschiedlicher Größe, die auch unterschiedliche Erosionsstadien aufweisen. Diese Riffbildungen im südlichen Marokko halten während des Givetium an, und einige Riffstrukturen überleben möglicherweise bis in das Frasnium (DUMESTRE & ILLING 1967; KÖNIGSHOF et al. 2004).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Devonische Riffe wurden im wesentlichen von Stromatoporen (gerüstbildende Organismen, die taxonomisch den Schwämmen zugeordnet werden), Korallen und Cyanobakterien aufgebaut, wobei die Häufigkeit der Organismen und die Zusammensetzung der Arten variieren können. Die Hauptriffbildner auch des Sabkhat Lafayrina Riffkomplexes sind Stromatoporen und Korallen.

Die Riffstruktur hat etwa eine Höhe von 35 Meter (Abb. 7a) und durch primär angelegte Kanäle geteilt, ähnlich, wie man das auch in modernen Korallenriffen beobachten kann. Insbesondere an den Rändern solcher Kanäle finden sich *Phillipsastrea*-Kolonien, die offensichtlich in größerer Wassertiefe angesiedelt waren, während das Dach des Riffes von domartig aufwachsende Stromatoporen konstruiert wird (Abb. 7b). Dieser und andere Geländebefunde geben wichtige Hinweise darauf, dass das Riff nahezu komplett in Lebendstellung vorliegt. Aufgrund der spärlichen Vegetation ist dieses fossile Riff hervorragend aufgeschlossen, so dass sich die wesentlichen Schritte der Entstehungsgeschichte bereits im Gelände rekonstruieren lassen. So finden sich auf der Vorderseite des Riffes, dort wo die Brandung der Wellen ungehindert auf die Riffkante auftraf, größere und kleinere isolierte Riffblöcke. Sie wurden aus dem Riff herausgerissen und als Riffschutt direkt wieder abgelagert. Die Schuttablagerungen bestehen aus den das Riff aufbauenden Komponenten, im wesentlichen also Korallen und Stromatoporen.

Wo aber stecken die von uns illustrierten Bryozoen (Abb. 7c-f)? Sie treten in einigen Bereichen des Riffkomplexes an der Basis, meistens in Schuttkalken auf. Diese Schuttkalke, die häufig auch Brachiopoden beinhalten, liegen direkt über Silt- und Sandsteinen, die markante Sedimentstrukturen aufweisen. Sogenannte Leiterrippeln in den Sandsteinen lassen auf einen marinen Ablagerungsraum in sehr geringer Wassertiefe schließen. In diesem recht dynamischen Milieu haben offensichtlich insbesondere die Fenestriden als Sedimentbinder eine wichtige Funktion bei der Initiierung der Riffbildung erfüllt. Sie schaffen dies einerseits durch die von ihnen stabilisierte Sedimentoberfläche, andererseits aber auch durch ihr Skelett selbst. Bemerkenswert ist die gute Erhaltung der Bryozoen und die Diversität, deren Bearbeitung gerade erst begonnen hat. Das verfestigte Substrat stellt die Grundlage dar, auf dem die nachfolgenden Sukzessionen der Riffbildner aufwachsen.

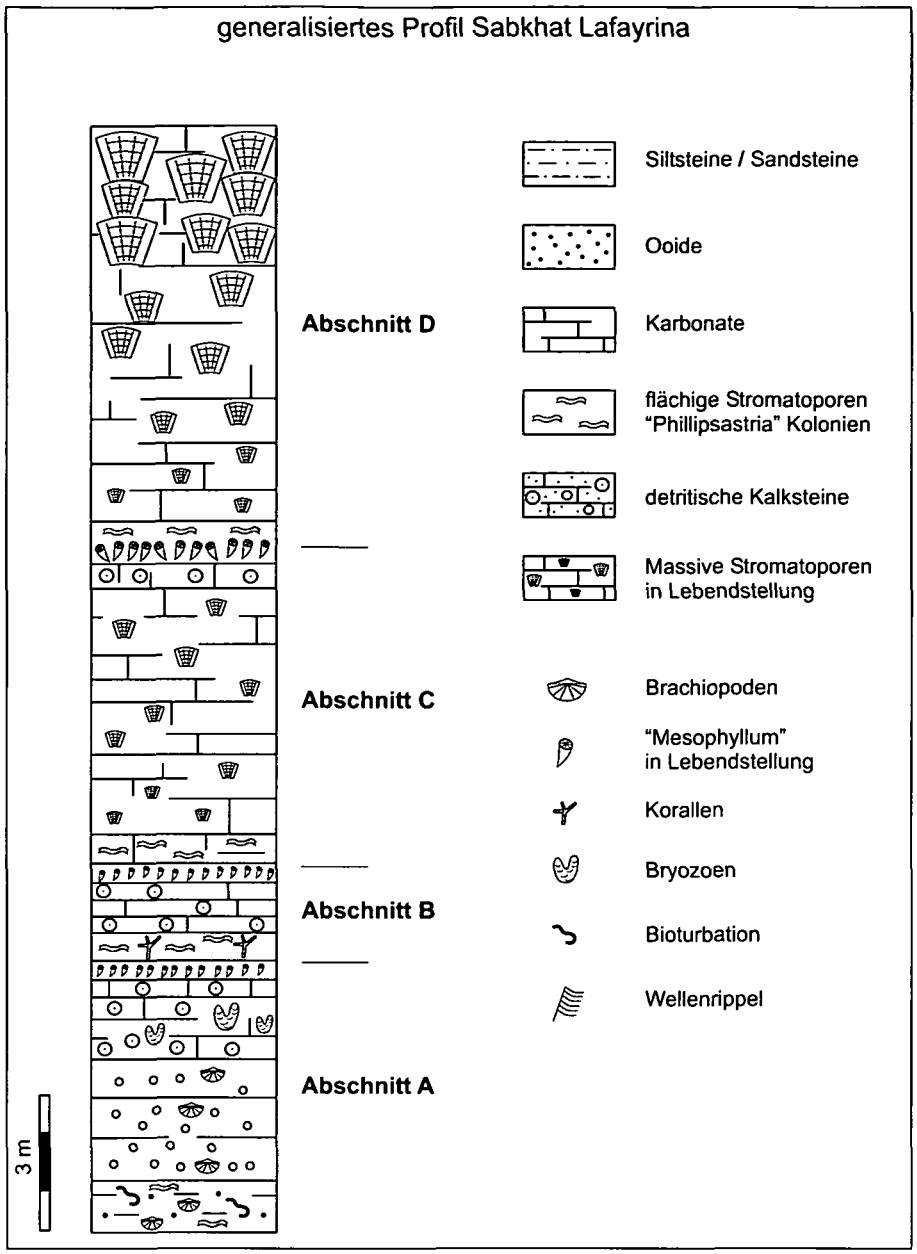

Abb. 4: Schematisches Vertikalprofil des Sabkhat Lafayrina Riffkomplexes, mit darin eingezeichnetem Horizont des Auftretens gerüstbildender, fenestrider Bryozoen. Dies geschieht an der Basis der Riffentwicklung, während das Riffdach in der Hauptsache von massiven, Stromatoporiden von bis zu drei Metern Durchmessern gebaut wird. Ihr Wachstum und dasjenige der übrigen Riffbauer und -bewohner wäre ohne das sedimentbindende- und stabilisierende Wirken der Bryozoen an der Basis offensichtlich nicht möglich gewesen.

Danksagung: Die neuseeländischen Bryozoenriffe wurden im Jahre 1997 durch Frau Dipl.-Geol. C. Junge intensiv beprobt. Ihr verdanken wir den größten Teil der großwüchsigen Kolonien, welche nun als Riffmodell ausgestellt werden. Die fortgesetzten Arbeiten in Neuseeland wären darüber hinaus nicht möglich gewesen ohne die

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Mitwirkung und Unterstützung zahlreicher Kollegen vor Ort wie zum Beispiel Dr. D. P. Gordon (Wellington) sowie Dr. K. Probert und Frau Dr. A. Smith (Dunedin). Die Geländearbeiten in Australien gehen zurück auf eine Anregung und auf die tatkräftige Mitwirkung von Frau Prof. Dr. Y. Bone (Adelaide). Die Vorlage für Abbildung 5g wurde uns von Prof. Dr. S. F. Mawatari, Hokkaido University, Sapporo, Japan, dankenswerterweise zur Verfügung gestellt. Die erste Geländekampagne in Marokko wurde von der Paul-Ungerer-Stiftung finanziert, wofür wir uns an dieser Stelle herzlich bedanken möchten. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft sei für die Unterstützung der Geländestudien in Neuseeland und der Förderung der Bryozoenforschung an den Standorten Kiel und Frankfurt gedankt.

Literatur

BADER B. (2000): Life cycle, growth rate and carbonate production of *Cellaria sinuosa*. — In: HERRERA CUBILLA A. & J.B.C. JACKSON (Eds.): Proc. 11th Intern. Bryozool. Assoc. Conf. Smithsonian Tropical Research Institute, Panama: 136-144.

BATSON P.B. (2000): The Otago shelf bryozoan *thickets. – aspects of their distribution, ecology* and sedimentology. — M.Sc. thesis, Univ. Otago, Dunedin New Zealand: 1-160.

BIGEY F.P. (1988): Devonian Bryozoa and global events: The Frasnian/ Famenian extinction. — In: MCMILLAN N.J., EMBRY A.F. & D.J. GLASS (Eds.): The Devonian of the World. Proc. 2nd Intern. Symp. Devonia System. Calgary, Canada. Can. Soc. Petrol. Geol. Mem. **14**(3): 53–62.

BIJMA J. & G.J. BOEKSCHOTEN (1995): Recent bryozoan reefs and stromatolite development in brackish inland lakes, SW-Netherlands. — Senckenbergiana marit. **17**/1-3: 163-183

BONE Y. & R.E. WASS (1990): Sub-Recent bryozoan-serpulid buildups in the Coorong lagoon, South Australia. — Australian J. Earth Sci. **37**: 207-214.

BRADSTOCK M. & D.P. GORDON (1983): Coral-like bryozoan growths in Tasman Bay, and their protection to conserve commercial fish stocks. — New Zealand J. Marine Freshw. Res. **17**: 159-163.

CARTER R. M., L. CARTER, J.J. WILLIAMS & C.A. LANDIS (1985): Modern and relict sedimentation on the South Otago Continental Shelf, New Zealand. — New Zealand Oceanogr. Inst. Mem. **93**: 1-43.

CHAVE K.E. (1967): Recent carbonate sediments – An unconventional view. — Council on Education in the Geological Sciences: Short Reviews **7**, Amer. Geol. Inst. Washington: 200-204.

COWEN R. & J. RIDER (1972): Functional anyalysis of *fenestellid* bryozoan colonies. — Lethaia, Oslo **5**: 145-164.

CUFFEY R.J. (1977): Bryozoan contributions to reefs and bioherms through geologic time. — Stud. Geol., The American Associations of Petroleum Geologists (AAPG) **4**: 181-194.

CUFFEY R.J. (1998): The Mayswille bryozoan reef mounds in the Grant Lake Limestone (Upper Ordovicain) of North-Central Kentucky. — In: DAVIS R.A. & R.J. CUFFEY (Eds.): Sampling the Layer Cake that isn't: The stratigraphy and Paleontology of the Type Cincinnatian. Guidebook No. **13**: 38–44.

DUMESTRE A. & L.V. ILLING (1967): Middle Devonian reefs in Spanish Sahara. — In: OSWALD D.H. (Ed.): International Symposium on Devonian System. Alberta Society of Petroleum Geologists **I**: 333-350.

ERNST A. (2001): Bryozoa from the Upper Permian Zechstein formation of Germany — Senckenbergiana lethaea **81**(1): 135-181.

FAGERSTROM J.A. (1987): The Evolution of Reef Communities. — Wiley, New York: 1-600.

FLÜGEL E. & E. FLÜGEL-KAHLER (1992): Phanerozoic reef evolution: Basic questions and data base. — Facies, Erlangen **26**: 167-278..

GORDON D.P. , STUART I.G. & J.D. COLLEN (1994): Bryozoan fauna of the Kaipuke siltstone, northwest Nelson: a Miocene homologue of the modern Tasman Bay coralline bryozoan grounds. — New Zealand J. Geol. Geophys. **37**: 239-247.

HAGEMAN S.J., BONE Y., MCGOWRAN B. & N.P. JAMES (1996): Bryozoan species distributions on the cool-water Lacepede Shelf, southern Australia. — In: GORDON D.P., SMITH A.M. & J.A. GRANT-MACKIE (Eds.): Bryozoans in Space and Time, National Institute of Water & Atmospheric Research, Wellington: 109-116.

HILLMER G. (1979): Two abundant species of recent Reteporidae (Bryoz. Cheil.) in Cebu Island, Philippines. — The Philippine Scientist, Univ. San Carlos, Cebu **16**: 84-93.

HOLLINGWORTH N.T.J. & M.E. TUCKER (1987): The Upper Permian (Zechstein) Tunstall Reef of North East England: Palaeoecology and early diagenesis. — In: PERYT T.M. (Ed.): The Zechstein Facies in Europe. Lecture Notes in Earth Science 10, Springer, Berlin, Heidelberg: 23-50.

JAMES N. P., BONE Y., VON DER BORCH C.C. & V.A. GOSTIN (1992): Modern carbonate and terrigenous clastic sediments on a cool water, high energy, midlatitude shelf: Lacepede, southern Australia. — Sedimentology, Blackwell, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne **39**: 877-903.

JUNGE C. (1998): Bryozoen und Bryozoen-Riffstrukturen auf dem Kontinentalschelf von Otago/Neuseeland. — Diplomarbeit und Diplom-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

kartierung. Univ. Hamburg, Fachbereich Geowiss.: 1-181, 161 Abb., 6 Tab., 2 Karten.

KASELOWSKY J., SCHOLZ J., MAWATARI S. F., PROBERT K., GERDES G., KADAGIES N. & G. HILLMER (2005): Bryozoans and microbial communities of cool-temperate and subtropical latitudes – paleoecological implications. I. Growth morphologies of shallow-water bryozoans settling on bivalve shells (Japan and New Zealand). — Facies, Springer, Berlin, Heidelberg: in press.

KÖNIGSHOF P., BENSAID M., BIRENHEIDE R., EL HASSANI A., JANSEN U., PLODOWSKI G., RJIMATI E., SCHINDLER E. & A. WEHRMANN (2004): Carbonate buidups in the Middle Devonian – examples from the western Sahara. — 74. Jahrestagung der Paläont Ges, 2.-8.10.2004, Universitätsdrucke Göttingen: 128–130.

MANTEN A.A. (1971): *Silurian reefs of Gotland.* — Developments in Sedimentology **13**: 539.

MCKINNEY F.K. (1983): Asexual colony multiplication by fragmentation: an important mode of genet longevity in the Carboniferous bryozoan *Archimedes*. — Paleobiology **9**: 35–43.

MCKINNEY F.K, & J.B.C. JACKSON (1989): Bryozoan Evolution — Unwin Hyman, Boston: 1-238.

MCKINNEY F.K., MCKINNEY M.J. & M.R.A. LISTOKIN (1987): Erect bryozoans are more than baffling: Enhanced sedimentation rate by living unilaminate branched bryozoan and possible implications for fenestrate bryozoan mudmounds. — Palaios, The Society of Economic Paleontologists and Mineralogists (SEPM) **3**: 41-47.

MCKINNEY F.K., LITGARD S.J., SEPKOSKI Jr. J.J. & P.D. TAYLOR (1998): Decoupled temporal patterns of evolution and ecology in two post-Paleozoic clades. — Science **281**: 807–809.

NELSON C.S. (1978): Temperate shelf carbonate sediments in the Cenozoic of New Zealand. — Sedimentology **25**: 737-771.

PALINSKA K., SCHOLZ J., STERFLINGER K., GERDES G. & Y. BONE (1999): Microbial mats associated with bryozoans (Coorong Lagoon, South Australia). — Facies, Erlangen **41**: 1-14.

PILLER W.E. & M. HARZHAUSER (2004): Riffbildung in extremer Umgebung: Bryostromatolithen aus dem Mittel-Miozän der zentralen Paratethys. — 74. Jahrestagung der Paläont Ges, 2.-8.10.2004, Universitätsdrucke Göttingen: 181–182.

PROBERT K., BATHAM E.J. & J.B. WILSON (1979): Epibenthic macrofauna off southeastern New Zealand and mid-shelf bryozoan dominance. — New Zealand J. Marine Freshw. Res. **13**(3): 379-392.

RIDING R. (1991): Classification of microbial carbonates. — In: RIDING R. (Ed.): Calcareous Algae and Stromatolites. Springer, Berlin: 21-51.

ROSS J.R.P. (1981): Ordovician environmental heterogeneity and community organization. — In: GRAY J., BOUCOT A.J. & W.B.N. BERRY (Eds.): Communities of the Past. Hutchinson Ross Publ. Co., Stroudsburg, PA, United States: 33.

SCHÄFER P. (1994); Bryozoen der Trias – eine Übersicht. — Abh. Geol. B.-A. **50**: 387–397.

SCHÄFER P. & FOIS-ERICKSON E (1986): Triassic Bryozoa and the evolutionary crisis of Paleozoic Stenolaemata. — In: WALLISER O.H. (Ed.): Global Bio-Events. Springer, Berlin, Heidelberg, New York: 251–255.

SCHOLZ J. (1991): Die Bryozoenfauna der philippinischen Riffregion Cebu. — Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg **71**: 253-403.

SCHOLZ J. (1997): Moostierchen (Bryozoa): Die große Organisation in Richtung des kleinsten Raumes — In: STEININGER F.F. & D. MARONDE (Hrsg.): Städte unter Wasser. 2 Milliarden Jahre. Kleine Senckenbergreihe **24**: 85-92.

SCHOLZ J. (2000): Eine Feldtheorie der Bryozoen, Mikrobenmatten und Sedimentoberflächen. — Abh. senckenb. naturforsch. Ges. **552**: 1-193.

SCHOLZ J., STERFLINGER K., JUNGE C. & G. HILLMER (2000): A preliminary report on bryostromatolites. — In: HERRERA CUBILLA A. & J.B.C. JACKSON (Eds.): Proc. 11th Intern. Bryozool. Assoc. Conf. Smithsonian Tropical Research Institute, Panama: 376-384.

SPRIGG M. & Y. BONE (1993): Bryozoa in Coorong-type lagoons, Southern Australia — Transact. Roy. Soc. S. Aust. **117**(2): 87-95.

TAYLOR P.D. & G.B. CURRY (1985): The earliest known fenestrate bryozoan, with a short review of Lower Ordovician Bryozoa. — Palaeontology **28**(1): 147–158.

Anschrift der Verfasser:

Dr. Joachim SCHOLZ & Dr. Peter KÖNIGSHOF
Forschungsinstitut und
Naturmuseum Senckenberg
Senckenberganlage 25
D-60325 Frankfurt am Main, Germany
E-Mail: Joachim.Scholz@senckenberg.de

Dr. Andrej ERNST
Institut für Geowissenschaften der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel
Ludewig-Meyn-Str. 10
D-24118 Kiel, Germany

Peter B. BATSON
Department of Marine Science
University of Otago
PO Box 56
Dunedin, New Zealand

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 5a: *Hippomenella vellicata*, eine wichtige gerüstbildende Bryozoe auf dem Otago-Schelf vor Neuseeland (siehe auch Abb. 5b-f) (Photo: S. Tränkner, Frankfurt). Maßstab: 1 cm.

Abb. 5b: *Cinctipora elegans* (Otago-Schelf, Neuseeland; Photo: S. Tränkner, Frankfurt). Bildausschnitt: ca. 7 cm.

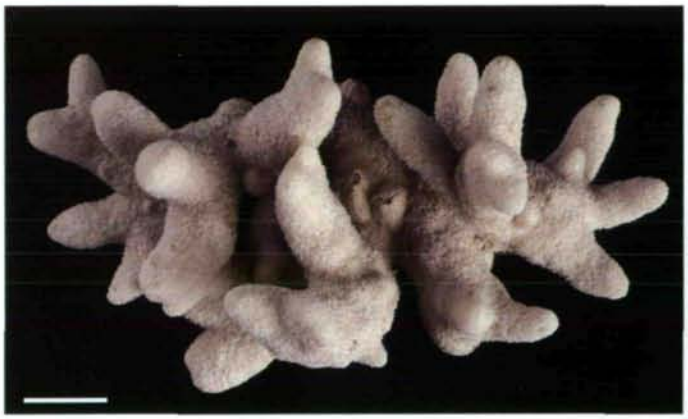

Abb. 5c: *Celleporina grandis* (Otago-Schelf, Neuseeland; Photo: S. Tränkner, Frankfurt). Maßstab: 1 cm.

Abb. 5d: *Celleporaria agglutinans* (Otago-Schelf, Neuseeland; Photo: S. Tränkner, Frankfurt). Diese Art wächst als Bryostromatolith und/oder Bryospongiolith durch das Selbstüberwachsen in dynamischer Interaktion mit Mikroben- bzw. Schwamm-Matten. Koloniehöhe: 15 cm.

Abb. 5e: *Hornera robusta* (Otago-Schelf, Neuseeland; Photo: S. Tränkner, Frankfurt). Maßstab: 1 cm.

Abb. 5f: *Hornera foliacea* (Otago-Schelf, Neuseeland; Photo: S. Tränkner, Frankfurt). Diese Spezies ähnelt oberflächlich in der Wuchsform den fenestriden Bryozoen aus dem Devon Marokkos. *Maßstab: 1 cm.*

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 5g: Die Fenestrae in einer Kolonie von *Reteporellina* sp. aus Japan werden durch die Reichweite der etwa millimetergroßen Tentakelkränze der einander gegenüberliegenden Zooide bestimmt (Photo: Prof. Dr. Mawatari, Sapporo). In den paläozoischen fenestriden Bryozoen ist dies sicherlich nicht anders gewesen.

Abb. 5h: Vergleiche Abbildung 5f! Eine etwa 10 cm große Kolonie von *Triphyllozoon inornatum* HARMER, gesammelt in den Philippinen und beschrieben in HILLMER (1979), ähnelt zum Verwechseln der in Abb. 5f illustrierten, cyclostomatiden Kolonie von *Hornera foliacea*. Das cheilostomatide Genus ist mit *Hornera* jedoch nicht näher verwandt, und die Ähnlichkeit im Wuchs beruht auf dem generellen biologischen Potential der aus Modulen zusammengesetzten Bryozoenkolonien, wie es in Abbildung 5g gezeigt wird. Photo: H.-J. Lierl, Hamburg.

Abb. 6a: Bryozoenriffe des Coorong zu Zeiten des australen Spätsommers, wenn der Wasserstand im Jahresgang seine tiefsten Werte erreicht (März 1996). Photo aus SCHOLZ (1997).

Abb. 6b: Coorong: Die bryostromatolithischen Riffe sind trockengefallen. Zum krustosen, jährlichen Wachstum leisten auch Serpuliden ihren Beitrag. In der dargestellten Situation zu Zeiten des Sommers (vgl. Abb. 6a) werden die Karbonate mikrobiell zementiert und stabilisiert, um im nächsten Winter erneut für die Besiedlung durch Bryozoen und Serpuliden zur Verfügung zu stehen.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

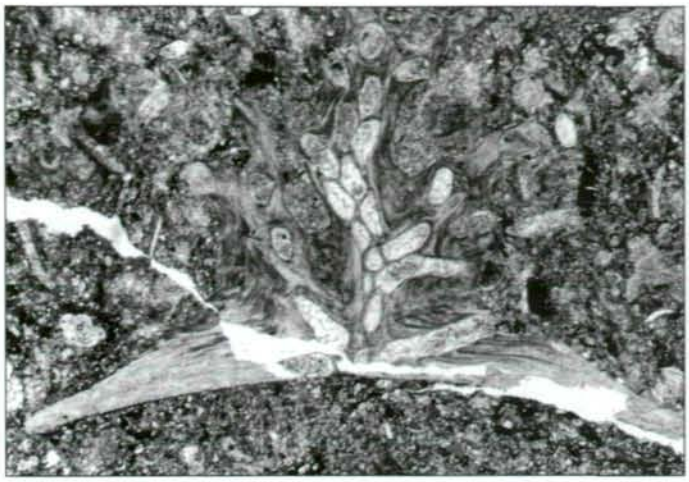

Abb. 6c: Basaler Teil einer Kolonie der fenestriden Spezies *Kingopora baderi* Ernst 2001 mit einer stark entwickelten Anheftungsdisk. Die Basis der Anheftungsdisk spiegelt dabei die Morphologie des Untergrundes wieder, die Form ist also nicht genetisch determiniert. Dies kann als Anpassung an die Besiedlung instabiler oder lebender Substrate gewertet werden. Die Laminierung zeigt, dass es sich bei der Anheftungsdisk um ein Außenskelett gehandelt haben muß. Sie erweiterte sich mit dem Wachstum der Kolonie und wurde von den nachfolgenden Zooiden ausgeschieden. Die abgebildete fenestride Bryozoe stammt übrigens nicht aus Marokko, sondern aus dem oberen Zechstein von Thüringen (beschrieben in Ernst 2001).

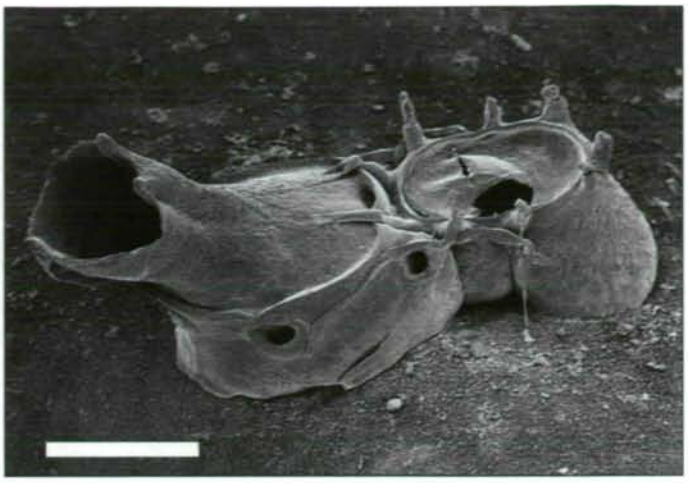

Abb. 6d: Zum Vergleich: die inkrustierende Basis (Ancestrula mit einem periancestrularem Zooid) einer rezenten *Reteporellina denticulata* Busk aus einem philippinischen Riff (siehe Scholz 1991). Diese Art schafft durch die Knospung inkrustierender Zooide eine erweiterte Basis für die Schaffung eines bäumchenförmigen, „reteporiformen" Skelettes nicht ganz unähnlich der in Abbildung 5h illustrierten Kolonie. Möglicherweise ist allerdings das biologische Potential dieser lebenden Arten im Vergleich zu den paläozoischen Fenestriden wesentlich unterlegen, wenn es um die Besiedlung instabiler Substrate oder gar mikrobieller Matten geht. Maßstab: 300 µm.

Abb. 6e: Die Oberfläche eines lebenden neuseeländischen Bryozoenriffes, das im Bereich des Otago-Schelfs in etwa 100 Metern Wasserfläche wächst, bietet Lebensraum für eine riesige Vielfalt von Riffbewohnern. Bei der großen, netzartigen Kolonie in der rechten oberen Bildhälfte handelt es sich um die cyclostome Bryozoe *Hornera foliacea*. Photo: ExploreTheAbyss.Com, Dunedin, Neuseeland.

Abb. 6f: Bryozoen-Skelette, wie aus den in Abbildung 6e illustrierten Riffkörpern exportiert werden und im Bereich des Otago-Schelfs sedimentbildend in Erscheinung treten. Photo: ExploreTheAbyss.Com, Dunedin, Neuseeland.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 7a: Der devonische Sabkhat Lafayrina Riffkomplex in der westlichen Sahara

Abb. 7b: Stromatoporenblock. Stromatoporen, die bis zu 3 m Durchmesser erreichen können, bilden das Dach des in Abbildung 7a gezeigten Riffkörpers.

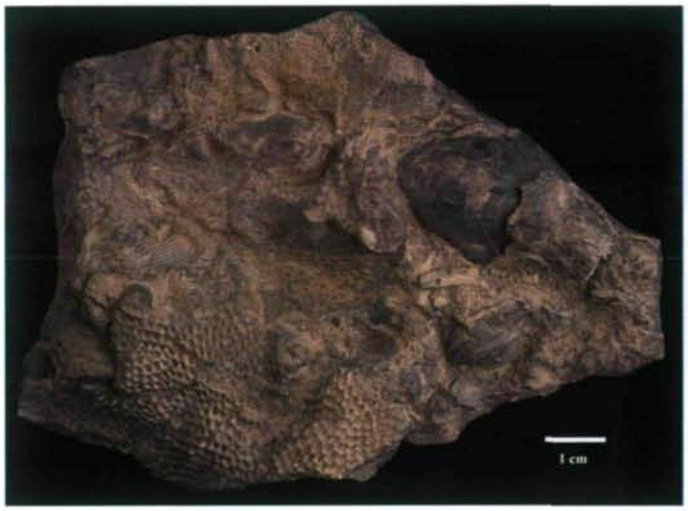

Abb. 7c: Fenestride Bryozoen der Gattungen *Rectifenestella* und *Reteporidra* sowie trepostomatide Bryozoen.

Abb. 7d: Fenestride Bryozoe der Gattung *Reteporidra* sp. (bei der kleineren Art, deren Koloniefragmente am Rande sichtbar sind, handelt es sich um *Rectifenestella* sp.).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 7e: *Reteporidra* sp. Dünnschliff; Bildbreite: 3 mm.

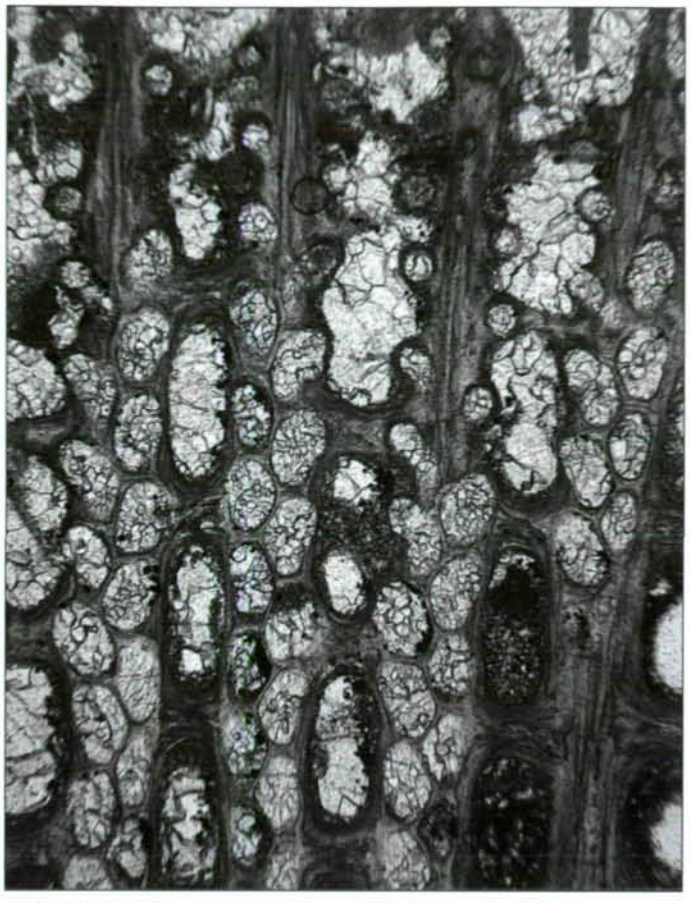

Abb. 7f: *Rectifenestella* sp. Dünnschliff; Bildbreite: 2,5 mm.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Denisia

Jahr/Year: 2005

Band/Volume: 0016

Autor(en)/Author(s): Scholz Joachim, Königshof Peter, Ernst Andrej, Batson Peter B.

Artikel/Article: Bryozoenriffe / Bryozoan reefs 247-262