

Der Biozid der Korallen des Devon: Retraite und Rekurrenz

Von HELMUT W. FLÜGEL

(Mit 6 Abbildungen und 8 Tabellen)

(Vorgelegt in der Sitzung der math.-nat. Klasse am 3. März 1994 durch das w. M.
H. W. FLÜGEL)

Zusammenfassung

„Biozid“ ist ein mehr oder minder kurzfristiges Massenaussterben von Organismengruppen durch äußere Ursachen. Ein bekanntes Beispiel ist der Biozid der rugosen Flachwasser-Korallen und damit der Riff-Biozönosen an der Frasnium-Famennium-Grenze. Vermutlich ausgelöst durch Temperaturstreß, beendete er abrupt eine beginnende Blütezeit im oberen Frasnium, nach einer längeren Periode verringerter Speziation und gesteigerten Aussterbens. Diesen Biozid überlebten dagegen die Korallen der „Restriktionsfaunen“, aus denen sich im oberen Famennium eine Flachwasserfauna von karbonem Gepräge entwickelte. Sie leitete, ausgestattet mit neuen morphologischen Elementen, eine Entwicklung ein, die u. a. durch eine längere Lebensdauer ihrer Arten charakterisiert war. Es ist dies ein Beispiel für die Regenerationskraft von Organismengruppen auch nach einem vorhergehenden weitgehenden Erlöschen.

Abstract

The biodiversity curves of approximately 9000 of 12,000 species and 800 of 1200 genera of rugose corals show a first peak in the Middle Devonian, a strong decline during the Upper Devonian biocide (mass extinction, mass killing, decimation) and a second peak in the Upper Mississippian time (fig. 1, 2, tab. 1, 3).

During the Middle Devonian stages the origin rate of rugosa genera declined, the extinction rate elevated (tab. 5). This pattern reversed during the Frasnian and shallow water and reef building corals flourished immediately before their abrupt extinction at the end of the Frasnian. During the following bottleneck of approximately 3 m. y. only small corallites of the „*Cyathaxonia*“-fauna are known, living in different restrictive environments (fig. 6). The Upper Devonian extinction was triggered probably by a globale temperature stress similar to the locale El Nino-effect of today.

The first species of a new shallow water fauna occurred in the Upper Famennian. They were characterized by a new bauplan with prae- and/or dissepiments, partly a fossula with a shorten cardinaleptum, thicked septa and a differently built axial structure. In spite of the longer time of the Upper Paleozoic (tab. 8) the characteristics of this coral fauna are their less number of taxa, longer ranging taxa than in the Lower Paleozoic and

a higher number of species within a genus, respectively genera within families. The new strategy of life was an attempt to connect persistence with variability.

Aus der Geschichte unserer Tage stammt der Begriff „Genozid“. Er wurde von LEMKIN für die Ausrottung von Rassen, Nationen oder Volksgruppen, aus welchen Gründen immer, geprägt. Er läßt sich nicht für das kurzfristige, katastrophenartige Massenaussterben (mass extinction, mass killing, decimation) ganzer Organismengruppen, wie wir es aus der Erdgeschichte kennen, anwenden, da er „menschliches“ Handeln voraussetzt. Die biologischen „Katastrophen“ sind jedoch „unmenschlich“ und – im Gegensatz zum Genozid – „natürliche“ Ereignisse. Ich möchte derartige Geschehen, die in ihrer Auswirkung dem Genozid vergleichbar sind, als „Biozid“ bezeichnen. Ihre Ursachen sind unterschiedlich, waren jedoch vermutlich zumeist abiotischer, d. h. physikalischer und/oder chemischer Natur.

Während der letzten 450 Millionen Jahre fielen mehrmals zwischen 65 und 95 % aller Organismen der Weltozeane einem derartigen Großbiozid zum Opfer (BOUCOT 1988, 1990; ERBEN 1981; McLAREN 1970, 1988; RAUP 1979, 1991a; SEPkosKI 1982, 1989; STANLEY 1979, 1988 u. a.). Vor allem Fragen nach ihren Ursachen standen bisher im Mittelpunkt des Interesses. Das biologische Geschehen wurde dagegen weitgehend vernachlässigt (SEPkosKI 1992). In Zusammenhang mit der gegenwärtigen Bedrohung von Organismen durch Aussterben erlangen diese Fragen jedoch aktuelle Bedeutung. Sie zählen damit zu einer der wichtigen Aufgaben der Paläontologie.

Einer der fünf großen Biozide des Phanerozoikums erfolgte vor 367 Millionen Jahren im Oberdevon, wobei über 75 % aller Genera ausstarben (RAUP 1991b). Davon betroffen, jedoch – wenn auch schwer angeschlagen – überlebend, waren u. a. die rugosen Korallen der Flachmeere (McLAREN 1970). Zeitlich bis knapp an dieses Ereignis heranreichend, hatten sie, kurz zuvor noch weltweit verbreitet und teilweise „Riffe“ bildend, die Schelfmeere besiedelt, um plötzlich daraus zu verschwinden und etwa 3 Millionen Jahre später wieder aufzutauchen (H. W. FLÜGEL 1974). Von diesem Ereignis nicht betroffen waren dagegen die kleinen, solitären Korallen, die HILL 1948 zur „*Cyathaxonia*-Fauna“ zusammengefaßt hatte und die charakteristisch sind für eingeschränkte Lebensräume („Restriktionsfaunen“). (Ihre Gegenüberstellung zur Riff- bzw. „*Caninia*-*Clisiophyllum*“-Fauna ist jedoch dann irreführend, wenn wir sie als reine „Tiefwasser-Faunen“ interpretieren. Dies trifft nur teilweise zu. Es handelt sich um Formen, die, vergleichbar den heutigen ahermatypischen Korallen, in für Flachwasserkorallen ungünstigen Bereichen siedeln konnten, unabhängig von Durchlichtung, Temperatur, Salinität, Wassertrübung durch Sediment usw. Dies schließt eine Besiedelung von Flachwasserarealen durch sie nicht aus. Es erklärt auch das örtliche Auftreten typischer „*Cyathaxonia*“- neben „*Caninia*“-Elementen innerhalb einer Schelffauna.)

Vorbemerkungen

Die Zahl der ausgestorbenen Arten ist ebenso unbekannt wie die der lebenden. Dementsprechend müssen sich Paläodiversitätskurven, die die Veränderung der Vielfalt in der Zeit darstellen, auf ein unvollkommenes Datenmaterial stützen. Auf einige der damit verknüpften Probleme haben u. a. RAUP 1972, 1976 bzw. RAUP & BOYAJIAN 1988 hingewiesen. Es wird vermutet, daß wir von den lebenden Arten nur etwa 3 % kennen (MAY 1988). Zu einem noch niedrigeren Prozentsatz kam SEPKOSKI 1992 für die fossilen marinen Organismen. Wendet man seine Überlegungen zur Abschätzung der Artenzahl der heutigen riffbauenden Korallen seit ihrer Entstehung vor 240 Millionen Jahren an, so ergäben sich, bei über 2500 rezenten Arten (MÖHN 1984) bzw. 220 Genera (WELLS 1957), etwa 60.000 fossile Arten bzw. gegen 5300 fossile Genera, von denen etwa 10 % bekannt wären. (Die Zahl der heutigen Scleractinia-Arten wurde von WINSTON 1992 mit um 4000, die Zahl der mesozoischen Genera von

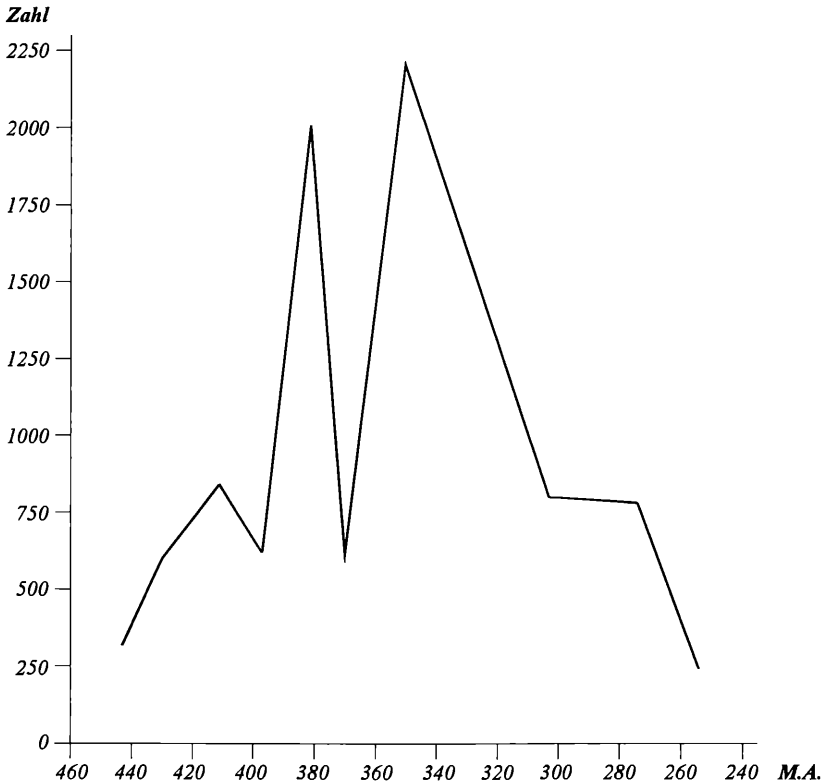


Abb. 1. Palaeodiversitätskurve der Arten der Rugosa unter Verwendung der Daten von COTTON 1983.

H. LÖSER [12. Februar 1994] mit über 870 angegeben! Die Gesamtzahl dürfte demnach deutlich höher sein als hier geschätzt.)

Für die Rugosa ist eine derartige Abschätzung sehr unsicher. COTTON führte 1983 für die rund 220 Millionen Jahre vom mittleren Ordovici-um bis ins hohe Perm unter Berücksichtigung synonyme Formen etwa 9000 Arten an. Seither hat ihre Zahl stark zugenommen und dürfte heute rund 12.000 betragen. Ihre zeitliche Verteilung ergibt eine zweigipfelige Kurve (Abb. 1) mit einem scharfen Einschnitt im Oberdevon. Unter Berücksichtigung des gleichmäßigen Anstiegs bis zu dem ersten Hochstand mit über 2000 Arten im Mitteldevon ergäbe sich, bei einer Regression (vgl. SEPKOSKI 1992: 78) der Arten mit der Zeit von 0,4, und einer angenommenen mittleren Lebensdauer einer Art von 4 Millionen Jahren für die bis dahin verstrichenen etwa 66 Millionen Jahre eine Artenzahl von rund 21.500, von denen nur ca. 4400, d. h. 20 %, bekannt sind. Diese grobe Abschätzung ist ein Hinweis auf unsere Kenntnislücken und eine Bestätigung des Rufes nach deutlich mehr „systematisch“ arbeitenden Paläobiologen an Universitäten und Museen, um dies zu ändern.

Die gleichen Unsicherheiten gelten für die supraspezifischen Taxa. 1981 gaben HILL etwa 780 Genera (exklusive Synonyma), COTTON 1983 fast 1140 Genera an. 1984 bzw. 1993 ergänzte dies IVANOVSKI um rund 260 Gattungen, was eine Kenntnis von über 1300 Gattungen bedeuten würde. Unter Berücksichtigung von Synonymie, Para- und Polyphylye dürfte die Zahl der bekannten paläozoischen Genera vermutlich zwischen 1100 und 1200, verteilt auf etwa 220 Millionen Jahre, betragen, was eine Steigerung um 54 % in den letzten 12 Jahren bedeutet. Von diesen Genera sind fast 48 % monotypisch. Bei einem Vergleich mit der Zahl der heutigen Genera dürfte diese Schätzung vermutlich deutlich unter dem tatsächlichen Wert liegen. (Dies gilt auch für alle höheren Taxa, wenngleich zu berücksichtigen ist, daß eine psychologische Schranke ihre Aufstellung erschweren dürfte.) Obleich sich die Genuszahl demnach seit 1981 stark vermehrt hat, zeigt ein Vergleich der alten mit der neuen Paläodiversitätskurve den gleichen Trend (Abb. 2), von dem für unsere Frage jedoch nur der auch auf Gattungsebene feststellbare deutliche Einschnitt in der Diversität im Oberdevon von Bedeutung ist.

Die Angaben über die mittlere Lebensdauer von Taxa schwanken stark. SEPKOSKI 1992 veranschlagte für marine Arten etwa 5, RAUP 1978 über 11, 1991b dagegen nur 4 und VALENTINE 1970 5 bis 10 Millionen Jahre. Für die Rugosa existieren keine Schätzungen. Einzelne Daten über ihre Verbreitung innerhalb von Zonen- und Schichtfolgen zeigen deutliche Schwankungen. So geht aus der Arbeit von TSIEN 1980 über die Evolution der Riff-Koralle *Hexagonaria* eine Streuung der Lebenszeiten ihrer Arten zwischen 1 und 2 Millionen Jahre im Givetium bzw. bis zu 4 bis 5 Millionen Jahre im unteren Frasnium hervor. Ähnliche Hinweise ergibt eine von SPASSKY 1977 publizierte Liste der Rugosa des unteren bzw. oberen Givetium mit einer Zeitspanne von jeweils etwa 2 Millionen Jahren. Sie zeigt, daß von den angeführten 127 Arten 22 % im gesamten Givetium, dagegen 78 % nur in einer Substufe auftraten. Dies läßt den

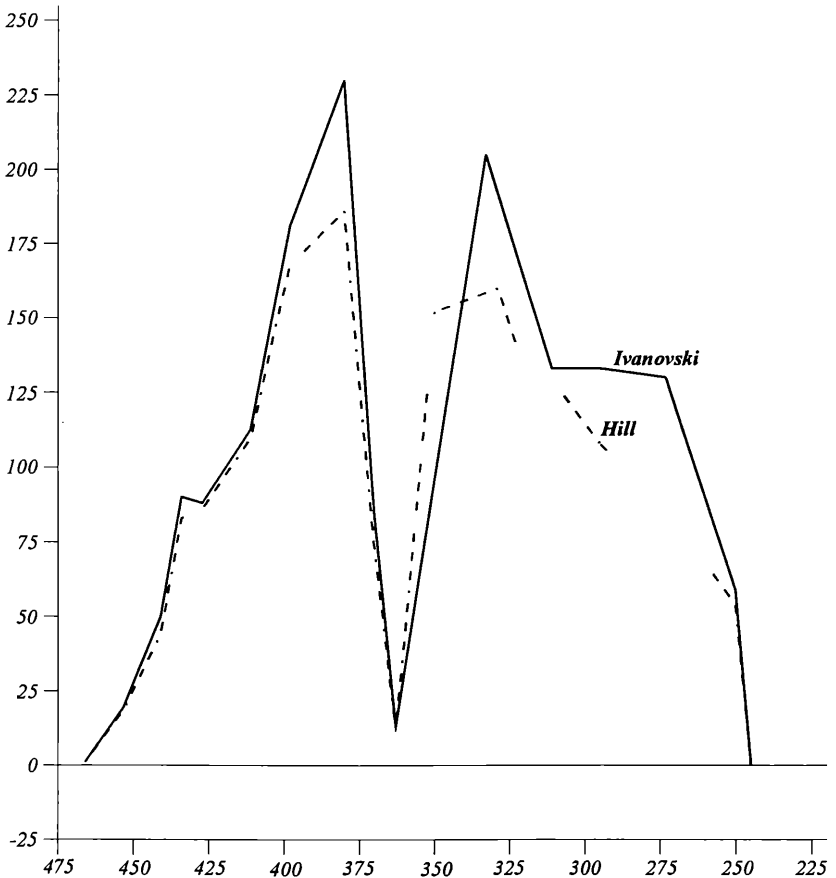


Abb. 2. Palaeodiversitätskurve der Genera der Rugosa unter Berücksichtigung der Daten von HILL 1981 bzw. HILL 1981 & IVANOVSKI 1984, 1993.

Schluß zu, daß die Mehrzahl der Arten dieser Zeit eine Lebensspanne von 2 bis 3 Millionen Jahren hatten. Im Unterkarbon (Vise) von Belgien erreichen nach POTY 1984 *Lithostroton*- bzw. *Siphonodendron*-Arten ein Alter zwischen ca. 2 Millionen bis um 13 bis 15 Millionen Jahre. Aus den Arbeiten von SANDO 1977a, 1989 lassen sich für Arten aus dem Mississippian von Nordamerika Werte von 1 bis 2 Millionen Jahren ableiten. Für die Dauer der jungpaläozoischen Korallenzonen Nordamerikas kam SANDO 1977b auf Zahlen zwischen mehr als eine und 10 Millionen Jahren, wobei diese jedoch nicht immer durch Arten, sondern bisweilen auch durch Genera definiert sind. Noch schwieriger ist die Abschätzung der Lebensdauer von Gattungen, da hier die bereits erwähnte Problematik einer exakten zeitlichen Zuordnung innerhalb stratigraphischer Einheiten zum Tragen kommt. In der von SANDO & BAMBER 1984 zusammenge-

stellten Darstellung der Genera des Mississippian von Nordamerika schwankt ihre Dauer zwischen mehr als 27 Millionen Jahren und Teilen von Conodontenzonen, was einige 100.000 Jahre bedeuten würde. Ähnliche Durchschnittsdaten zwischen 20 und 30 Millionen Jahren lassen sich auch den Arbeiten von FEDOROWSKI 1981 und SANDO 1991 entnehmen.

Die quantitativen Fluktuationen von Organismen in Raum und Zeit werden bestimmt durch Radiation und Aussterben einerseits und dem Entstehen neuer Arten andererseits, wobei die Zufallsabhängigkeit hier unberücksichtigt bleibt. Erstere sind begründet in physikalischen (z. B. Klima oder Meeresspiegelschwankungen) und ökologischen Änderungen der Umwelt (z. B. Konkurrenz), letztere in der Evolution. Die Trennung in „ökologische“ (EDREDGE 1992) und „phylogenetische“ Biodiversität (SEPKOSKI 1992) trägt dieser Doppelbödigkeit Rechnung. Während in den Fluktuationen der Gegenwart weitgehend erstere zum Ausdruck kommt, drücken Paläobiodiversitätskurven vor allem die Schwankungen in der Zeit und damit die Auswirkung von Evolution und Aussterben aus.

Wenngleich sich die Evolution in einer Veränderung von Arten dokumentiert, stützen sich, stellvertretend für diese, Paläodiversitätspfade meist auf supraspezifische Taxa, d. h. Gattungen, Familien, Ordnungen (RAUP & BOYAJIN 1988). Die Gründe liegen u. a. in einer leichteren quantitativen Erfassung größerer Schwankungen, da das Ende derartiger Taxa durch das Aussterben ihrer letzten Population, ihre Gründung durch die Entstehung ihrer ersten Art bestimmt werden. Dies führt jedoch zu einem Verdünnungseffekt, bei dem die kleinen Schwankungen der Artentwicklung eliminiert werden, die größeren dafür umso deutlicher hervortreten und Fehler durch eine teilweise unsichere Taxonomie in Kauf genommen werden müssen (vgl. dazu BOYAJIAN 1991, 1992; RAUP 1979; SEPKOSKI 1988, 1989; SEPKOSKI et al. 1981). Wie ein Vergleich der Diversitätskurven der Familien, Genera und Arten der Korallen des Devon der GUS-Staaten nach SPASSKY 1977 (Abb. 3) zeigt, kommt beispielsweise der deutliche Rückgang an Arten und Genera im Emsium, in der Familienkurve nicht zur Geltung, während der starke Anstieg in der Zahl der Genera im Eifelium, der sich in der Familienkurve kaum niederschlägt, auch in der Artenzunahme nur wenig in Erscheinung tritt. Leider ist das Datenmaterial über die zeitliche Verteilung von Arten stark gestreut und unübersichtlich. Daher kann sich eine Diversitätskurve nur auf die zeitlich sehr grobe Zuordnung der Arten zu Serien von COTTON 1983 stützen (Abb. 1). Dazu kommen die Unsicherheiten über die tatsächliche Lebensdauer von Familien und Genera, innerhalb der von HILL 1981 angegebenen Zeiteinheiten, da Taxa derselben Stufe oder Serie, infolge deren Dauer von mehreren Millionen Jahren (vgl. HARLAND et al. 1988) nicht a priori ein gleiches Alter haben müssen. Dies vergrößert bei diesen Taxa das Bild.

56 % der von HILL 1981 aufgelisteten Genera und 58 % der ihnen aus der Arbeit von COTTON 1983 zugeordneten Arten treten in nur sechs Zeitabschnitten (Serien, Systemen) auf (Tab. 1).

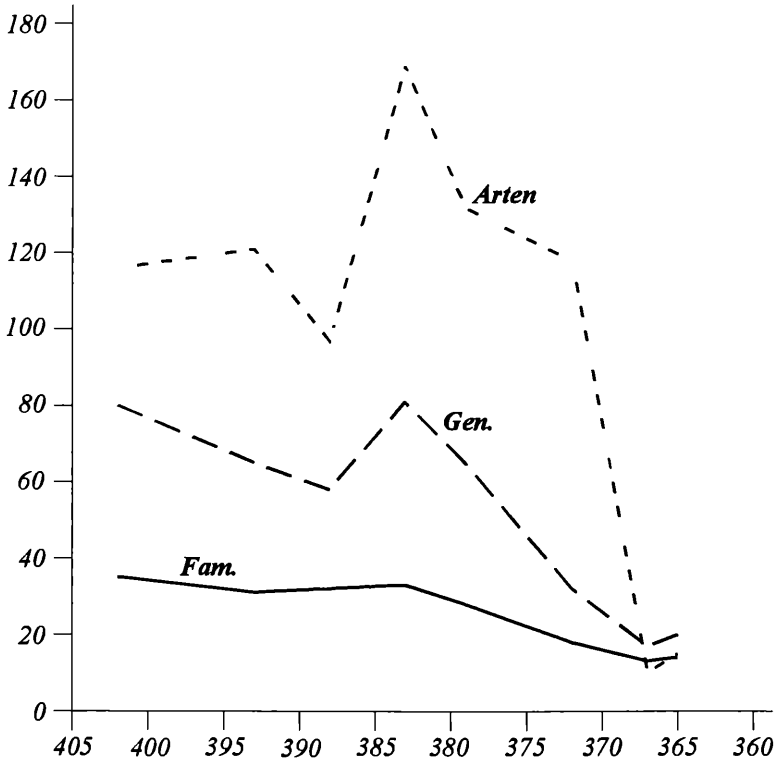


Abb. 3. Palaeodiversitätskurven der Familien, Genera und Arten der Rugosa des Devon der GUS-Staaten unter Verwendung der Daten von SPASSKY 1977.

Tabelle 1: Zeitliche Hauptverbreitung der Genera (HILL 1981) und der ihnen zuordenbaren Arten (COTTON 1983). Nicht eingerechnet sind Taxa mit einer längeren Lebensdauer, was die Unterschiede zu Tabelle 3 erklärt (Mi = Mississippian, Pe = Pennsylvanian, vgl. auch Tab. 3)

Zeit	Dauer	Arten	Genera	Art/Genera
Du	23	472	59	8
Du/Dm	32	835	44	19
Dm	9	838	91	9
Mi.	40	1002	91	11
Pe.	33	781	42	18
Mi/Pe	73	1004	28	36

(Die Tabelle gibt vermutlich für das Karbon eine zu hohe Lebensdauer an, da ein großer Teil der Taxa des Mississippian nur im Viseum bzw. Serpukovium auftritt. Dies erniedrigt für die Mehrzahl die Dauer auf 25 ± 5 Millionen Jahre. Sinngemäß gilt dies auch für die Taxa von Mississippian/Pennsylvanian.)

Das Histogramm der Lebensdauer der Genera (Abb. 4) zeigt zwei deutliche Schwerpunkte. Der eine liegt im Mitteldevon mit 9 Millionen Jahren. Er umfaßt, bei Hinzurechnung der Du/Dm-Genera, 17 % aller Gattungen und 20 % aller 8436 zuordenbaren Arten. Der zweite findet sich vermutlich im Viseum/Serpukovium mit einer Dauer von 25 Millionen Jahren. Ihm gehören 16 % aller Genera und 24 % aller Arten an.

Tabelle 2a, b: Aussterbe- und Überlebenstabelle von 789 Genera nach HILL 1981.

a) Zeit und Zahl der aussterbenden Genera																
	Om	Oo	Su	Sm	So	Du	Dm	Do	Mu	Mo	Pu	Pm	Po	Peu	Peo	Σ
Om	10	5	3	1		1										20
Oo		26	3		1	1	3									34
Su			27	14	19	5	4	1								70
Sm				22	13		1									36
So					35	21	4									60
Du						59	44	19		1		1	1	1		126
Dm							91	9		2	1	1				104
Do								30					1		2	33
Mu									4	91	1	3	28	8	4	139
Mo										6	1		1			8
Pu											4	1	44	14	2	65
Pm												7				9
Po																
Peu															30	23
Peo															22	22
Σ	10	31	33	37	68	87	147	59	4	100	7	13	75	55	53	

b) Zeit und Zahl der überlebenden Genera																
	Om	Oo	Su	Sm	So	Du	Dm	Do	Mu	Mo	Pu	Pm	Po	Peu	Peo	
Om	10	5	2	1		0										
Oo		8	5		4	3	0									
Su			43	29	10	5	1	0								
Sm				14	1		0									
So					25	4	0									
Du						67	23	4		3			2	1	0	
Dm							13	4		2	1	0				
Do								3					1			0
Mu									135	44	43	40	12	4	0	
Mo										2	1		0			
Pu											61	60	16	2	0	
Pm												2	0			
Po																
Peu													23	0		

Dies deutet auf eine – cum grano salis – unterschiedliche „Lebenserwartung“ alt- und jungpaläozoischer Rugosa. Das gleiche Bild ergibt sich, wenn man die von HILL 1981 angeführten Genera in „Er- und Überlebenstabellen“ (Tab. 2a, b) anordnet.

Sie zeigen, daß in sechs von acht Zeitabschnitten des Altpaläozoikums 38 bis 91 % der auftretenden Genera eine „Lebenserwartung“ von unter 15 Millionen Jahren hatten, in den sechs Abschnitten des Jungpaläozoikums dagegen nur im mittleren Pennsylvanian die Lebenserwartung unter 10 Millionen Jahren lag, die Mehrzahl der Genera jedoch zwischen 22 und 44 Millionen Jahren lebten.

FLÜGEL 1974 publizierte, unter Verwertung von HILL 1956, für den Grenzbereich Devon/Karbon (Abb. 6), SCRUTTON 1988 für das gesamte Paläozoikum, gestützt auf HILL 1981 für die unterschiedlichen Baupläne der Rugosa, Paläodiversitätskurven. Sie charakterisieren unterschiedliche Lebensräume und Ökosysteme, was HILL in ihrer Unterscheidung von drei Faumentypen zum Ausdruck brachte. SEPKOSKI 1988 sprach in diesem Zusammenhang von „Alpha-Diversität“ innerhalb der Gesamtentwicklung. Diese Darstellung verknüpft die ökologische mit der phylogenetischen Diversität und zeigt die Veränderung ersterer in der Zeit (vgl. SEPKOSKI 1992: Fig. 6.6). Die Kurven von FLÜGEL und SCRUTTON zeigen nicht nur den erwähnten starken Rückgang der Paläobiodiversität im Oberdevon insgesamt (vgl. Abb. 6), sondern auch die Bedeutung der koloniebildenden Genera im Altpaläozoikum und ihr Zurücktreten im Karbon.

Die Evolution und damit die Paläodiversität werden jedoch nicht von Genera oder Familien, sondern von der Entwicklung der Arten bestimmt. Dementsprechend ist ein Vergleich der Paläodiversität dieser mit der der Genera von Interesse. Grundlage sind die von COTTON 1983 gebrachten Daten (Abb. 1, Tab. 3). (Um die nur mit Zuordnung zu einem System gebrachten Arten gleichfalls verwerten zu können, wurden ihre Zahlen entsprechend den Resultaten, die sich aus den Serienzuordnungen ergaben, prozentuell umgerechnet.)

Tabelle 3: Zahl der Arten nach COTTON 1983 und der Arten pro Million Jahren, bezogen auf die Dauer der Serien (Kürzel für Tabellen 1–4).

	Artenzahl	Arten pro Mill. J.	Dauer
Ordovicium (Om/Oo)	317	12.7	25
Untersilur (Su)	597	7.0	15
Obersilur (Sm/So)	842	56.1	15
Unterdevon (Du)	620	27.0	23
Mitteldevon (Dm)	2008	223.1	9
Oberdevon (Do)	614	43.8	14
Unterkarbon (Mu)	2206	73.5	30
Oberkarbon (Mo–Po)	800	19.5	33
Unterperm (Peu)	781	22.3	35
Oberperm (Peo)	241	21.9	11

Es handelt sich hierbei vorwiegend um Arten, die nur während des genannten Zeitabschnittes auftreten. Die Kurve bestätigt die bereits bei Familien und Genera erkannte starke Diversitätsabnahme innerhalb des Oberdevon zwischen den auffallenden Peaks im Mitteldevon und Unterkarbon und damit den bereits vor 20 Jahren beschriebenen bottleneck im Famennium mit einer unterschiedlichen Entwicklung der Riff-, Schelf- und „Restriktions“-Faunen (FLÜGEL 1947: Abb. 1; vgl. Abb. 6). Die erwähnten Unterschiede in der Lebensdauer der Taxa und der Ökodiversität der alt- und der jungpaläozoischen Rugosa zeigen, daß diesem Flaschenhals eine tiefere Bedeutung zukommt. Auf sie wird noch einzugehen sein. Andererseits zeigt ein Vergleich der Artenzahl pro Millionen Jahre einen relativ sehr hohen Wert gerade zu dieser Zeit.

Der enge Weg durch den Flaschenhals

Bereits 1974 bin ich näher auf die Einschnürung in der Öko- und Phylodiversität im Famennium eingegangen (Abb. 6). Seither konnten FEDOROWSKI 1981, PEDDER 1982, POTY 1986, SCRUTTON 1988, SORAUF & PEDDER 1986, SORAUF 1988a, 1989, 1990; MCLEAN & SORAUF 1988, PEDDER 1982, VASILJUK 1978 u. a. sie bestätigen und neue Daten beisteuern.

Nach heutiger Kenntnis überschreiten 24 bis 29 Korallengattungen (SORAUF & PEDDER 1986, HILL 1981) die Mittel-/Oberdevon-Grenze. Während des Frasnium steigt diese Zahl durch Neuentstehung auf 69 Genera, verteilt auf 6 Subordnungen, an.

Überall, wo wir aus dem hohen und höchsten Frasnium Korallenfaunen kennen, sind sie meist reich an Gattungen, Arten und Individuen (ROHART 1988, ROZKOWSKA 1979, 1980, MCLEAN & SORAUF 1988). Häufig bilden sie in dieser „Endzeit“ zusammen mit tabulaten Korallen und Stromatoporoidea Riffe (Biostrome und Bioherme) innerhalb ausgedehnter Flachwasserareale. Von diesen Genera erlöschen 47 und mit ihnen sämtliche 151 Arten spätestens in der *liguiformis*- bzw. unteren *triangularis*-Conodontenbiozone an der Grenze Frasnium/Famennium (SORAUF & PEDDER 1986).

Eine Ausnahme könnte eine kleine, von GALLE 1987 und HLADIL et al. 1989 beschriebene Rugosenfauna von Mähren machen. Es handelt sich um drei Arten verschiedener Genera der „*Caninia*“-Fauna des Frasniums, die zusammen mit Tabulata und Stromatoporoidea Riffkalke bilden, die von knolligen Kalken der *crepida*-Zone des unteren Famenniums überlagert werden. Zusammen mit diesen Faunen finden sich bis etwa zwei Meter unter diesen Knollenkalken noch Conodonten der genannten Zone, während in den tieferen, dem Frasnium zugeordneten Partien, solche fehlen. Das Auftreten von Korallen des Frasnium zusammen mit Conodonten des unteren Famennium deutete SORAUF 1989 als örtlichen „Lazarus“-Effekt (Johannes Kap. 11, Vers 44), wobei HLADIL & KLADOVA 1993 an die Möglichkeit einer Migration aus tieferen Rückzugsräumen dachten. Die andere Denkmöglichkeit, daß es sich um jüngere „Geisterfaunen“ in älteren Gesteinen handelt, sollte man prüfen, ehe man

sich mit einem lokalen Überleben um rund eine Million Jahre anfreundet, umso mehr, als bisher ein Nachweis von Migrationen von Rugosa in nachweisbare Flachwasserräume des Famennium mit den erst im Famennium aussterbenden Stromatoporoiden-Riffen, wie in Kanada (STEARNS & HALIN-DIHARDJA 1987), fehlt.

Sieht man von diesem problematischen Vorkommen ab, überschreiten die F-F-Grenze ausschließlich Genera der Restriktionsfaunen des Frasniums. Sie reichen teilweise bis in das Karbon. Es sind durchwegs kleine, einfach gebaute, solitäre Korallen ohne Dissepimentarium und Achsialstruktur, jedoch bisweilen mit einer Fossula (vgl. u. a. POTY 1986, 1987; ROZOWSKA 1969; VASILJUK 1978; WEYER 1971a, 1981). Es sind Vertreter von neun Familien, von denen jede nur mit wenigen Arten vertreten sind. Sie treten teilweise zusammen mit Cephalopoden und Brachiopoden in Mergeln bis mikritischen Kalkmergeln, stellenweise auch in Schiefern auf. Häufig trennt diese Gesteine eine Schichtlücke, zum Teil auch eine Erosionsdiskordanz von den unterlagernden Folgen.

Die ersten, biostratigraphisch gesicherten Elemente einer morphologisch völlig neuen Korallenfauna tauchen rund 3 Millionen Jahre nach diesem Ereignis in der unteren *expansa*-Biozone des oberen Famennium von New Mexico auf. Sie verteilen sich auf 8 Arten und 5 Familien bzw. Subfamilien (SORAUF 1992). Ihre generische Zuordnung ist großteils fraglich. Es handelt sich durchwegs um solitäre, morphologisch stark variierende Formen mit karbonem Bautypus, d. h. mit Elementen wie Fossula, Diss- und Präsepimentarium, sowie einer Achsialstruktur, die in ihrem Zusammenwirken für zahlreiche jungpaläozoische Korallen typisch sind. Zusammen mit Brachiopoden stammt die genannte Fauna vermutlich aus Ablagerungen eines offenen Schelfs. Sie zeigt weder taxonomische noch morphologische Beziehungen zu den ausgestorbenen, vorwiegend stockbildenden Korallen des obersten Frasnium. Sie gehören durchwegs Familien an, die im Famennium entstanden und zum Teil bis an das Ende des Jungpaläozoikums reichen.

Damit ergibt sich das Bild eines Biozids der Flachwasserkorallen an der F-F-Grenze, die Weiterentwicklung von Restriktionsarten über mehrere Millionen Jahre und das Wiedererstehen von Flachwasserformen in neuem Gewand.

Schicksal oder Zufall?

Die Frage nach der Ursache dieses Biozids an der F-F-Grenze wird heute meist eingebettet in das Gesamtgeschehen gesehen, welches durch eine verbreitete Diversitätsabnahme charakterisiert ist. Dabei wird die Vorgeschichte kaum berücksichtigt.

Tabelle 4 vergleicht, gestützt auf HILL 1981, Geburtsrate, Todesrate und Überlebensrate der Genera für die gesamte Entwicklungszeit.

Von den von HILL 1981 aus dem Devon angeführten neuen 263 Genera treten demnach 48 % im Unter-, 39,5 % im Mittel- und nur 12,5 % im Oberdevon auf. Genauer wird dieses Bild, wenn man die neu entstehenden Genera auf Stufen bezieht (Tab. 5).

Tabelle 4: Summe (Σ), neuentstehende (*), aussterbende (+) und überlebende (Ü) Genera von 779 nach HILL 1981.

	om	oo	su	sm	so	du	dm	do	Mu	Mo	Pu	Pm	Po	Peu	Peo
Σ	20	44	83	86	109	168	185	71	151	155	120	122	109	87	54
	20	34	70	36	60	126	104	33	139	8	65	9	0	53	22
+	10	31	33	37	68	87	147	59	4	100	7	13	75	55	54
Ü	10	13	50	49	42	81	38	12	147	55	113	109	34	32	0

Tabelle 5: Neu entstandene und aussterbende Genera nach OLIVER & PEDDER 1979 bzw. SORAUF & PEDDER 1986.

	Lochkovium	Pragium	Emsium	Eifelium	Givetium	Frasnium
	72	52	63	33	23	12
+	29	29	32	46	84	40

Berücksichtigt man die unterschiedliche Dauer dieser Stufen, kommt man auf 5,5 – 8,7 – 15,7 – 6,6 – 5,7 – 1,2 neue Genera pro Million Jahre.

Diese Abnahme neu entstehender Genera ab dem Emsium, die sich in diesen Zahlen widerspiegelt, ändert sich nicht, wenn man berücksichtigt, daß die Gattungszahlen für das Oberdevon durch SORAUF & PEDDER 1986 fast verdoppelt wurden, da die Steigerung auch die Gesamtzahl erhöht und auch die Gattungszahlen für die anderen Stufen eine Steigerung erfuhren.

Auf der anderen Seite liegen ab dem Eifelium die Aussterbe- deutlich über den Entstehungsraten, und zwar sowohl bei den Genera als auch den Familien (Tab. 5 und 6), wobei RAUP & BOYAJIAN 1988 im Schnitt für die Genera der Rugosa insgesamt auf eine Aussterberate von 46,9 % pro Stufe kamen.

Tabelle 6: Entwicklung der Familien im Devon nach NUDDS & SEPKOSKI 1993.

	Lochkov.	Prag.	Emsium	Eifelium	Givetium	Frasnium	Famennium
Σ	32	33	38	37	36	19	28
	3	5	6	1	4	–	13
+	4	1	2	5	17	4	7
Ü	28	32	36	32	19	15	21

Zeitlich noch differenzierter zeigen diese Entwicklung die Daten von SPASSKY 1977 von mehr als 600 Arten des Devon der GUS-Staaten, die sich auf Stufen und Substufen und unterschiedliche Regionen verschiedener Geoplaten stützen (Tab. 7), wobei es derzeit unklar ist, wie weit sich diese Daten auf die von COTTON 1983 angeführte, fast achtmal so hohe globale Artenzahl des Mittel- und Oberdevon übertragen lassen.

Diese Daten gliedern den Diversitätsgipfel im Mitteldevon in einen in der Eifelstufe, dem im unteren Givetium ein deutlicher Abfall folgt, der

durch einen neuerlichen Anstieg im oberen Givetium kompensiert wird. Dieser Einschnitt ist bedingt durch das Zusammenwirken einer sehr geringen „Geburts“-Rate, einem geringen „Erbe“ aus der Eifel-Stufe und einer hohen Aussterberate. Dieser Einschnitt ist sowohl im Ural (Europäische Platte) als auch im Altai (Sibirische Platte West) und Taimir (Sibirische Platte Nord) erkennbar (Abb. 5). Dementsprechend interessant wäre es, ob diese Zäsur global nachweisbar ist, was sich durch die Angaben von HLADIL & KLADOVA 1993 für Böhmen und Mähren anzudeuten scheint.

Tabelle 7: Zeitliche Verbreitung der Arten in den GUS-Staaten nach SPASSKY 1977.

	Eifelium	u. Givet.	o. Givet.	u. Frasn.	o. Frasnium	u. Famennium
Σ	169	43	118	79	71	12
	107	28	89	64	39	3
+	154	14	103	47	62	9
Ü	15	29	15	32	9	3

Innerhalb des zweiten Anstiegs im oberen Givetium entstanden über 75 % aller Arten dieses Zeitabschnittes. In derselben Zeit sterben jedoch von 118 Arten über 87 %, d. h. deutlich mehr, als die Speziationsrate beträgt, wieder aus. Von diesem Artentod können sich die Rugosa trotz relativ hoher Neuentstehungsraten im Frasnium – über 81 % der Arten

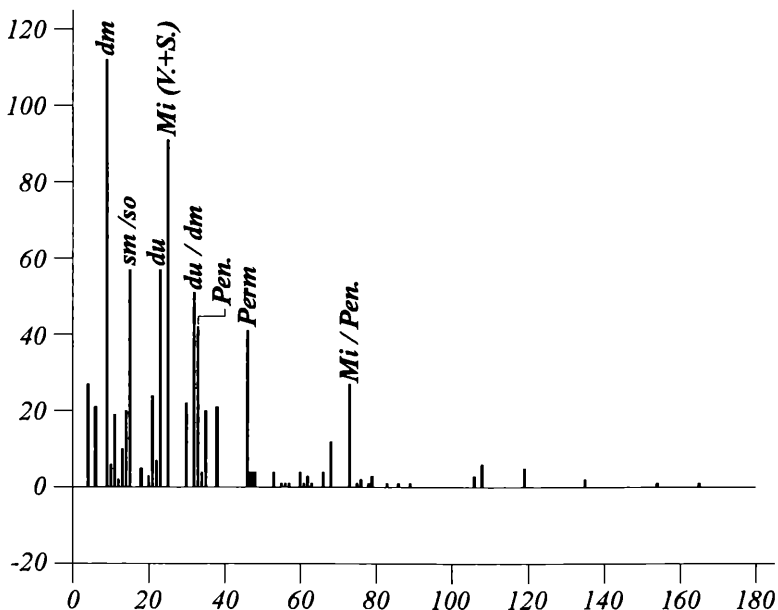


Abb. 4. Histogramm der Lebensdauer der Genera der Rugosa (x = Dauer in m. a., y = Zahl).

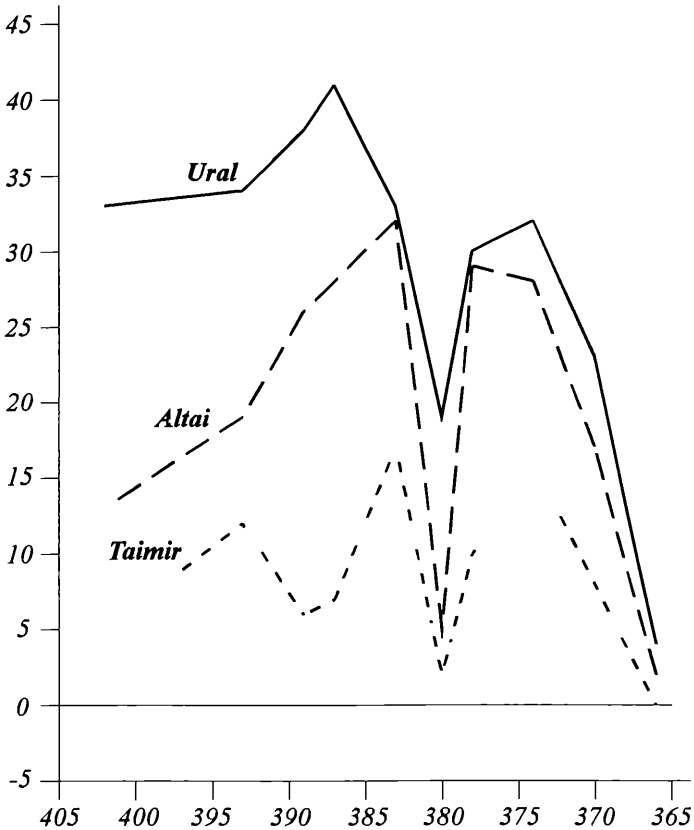


Abb. 5. Palaeodiversitätskurven der Arten der Rugosa des Devon des Ural, des Altai und des Taimir unter Verwendung der Daten von SPASSKY 1977.

des unteren Frasnium, 55 % des höheren Frasnium sind neu, nur mehr teilweise erholen. Auch in den GUS starben an der F-F-Grenze alle Seichtwasserformen aus. Nach SPASSKY 1977 überleben nur neun Restriktionsarten, so daß, bezogen auf die Gesamtzahl, nur mehr 2,4 % Arten des Mittel- und Oberdevon im unteren Famennium, gegenüber noch mehr als 14 % im oberen Frasnium auftreten.

Die gebrachten Zahlen zeigen, daß dem F-F-Biozid eine sich über fast 20 Millionen Jahre hinziehende Zeit voranging, in der die Zahl der neu entstehenden Arten, Genera und Familien fast konstant ab-, die der aussterbenden Taxa dagegen zunahm. Diese Erscheinung längerfristiger Trends wurde auch von anderen Gruppen beschrieben (LASKER 1978, MCGEE 1988a, b; RAUP & BOYAJIN 1988) und scheint nach der Untersuchung von GILINSKY & GOOD 1991 über die Wahrscheinlichkeit von

Aussterben und Entstehen von Familien weit verbreitet zu sein. So zeigt die Auswertung der Überlebensdaten der Genera des Devon von RAUP 1991 insgesamt ab dem Eifelium ein kontinuierliches Ansteigen der Aussterberate bis in das Famennium, während vom Emsium bis in das Givetium die Zahl neu entstehender Gattungen zurückging. Sie führte bei den Rugosa zu einer deutlichen quantitativen Schwächung, gibt jedoch keine Erklärung für die Gründe dieses langfristigen Verhaltens.

Et resurrexit tertia die

In den Schelfmeeren der unteren *expansa*-Zone von New Mexico, mit nur sieben Genera bekannt, umfaßt die „*Caninia-Clisiophyllum*“-Fauna des obersten Famennium (Strunium) bereits 27 Genera, von denen 78 % neu sind (SORAUF & PEDDER 1986).

Das Auftreten dieser Faunen (POTY 1984, 1986; FEDOROWSKI 1981; DUBATLOV & VASSILJUK 1980; VASILJUK 1978) in Westeuropa, Polen, der Omolon-Region, Novaya Zemlya, dem Donetz-Becken, dem Ural, dem Transkaukasus, der Kuznetz-Provinz, in Kazachstan, Nordchina und Nordamerika zeigen ihre rasche Radiation längs der nördlichen Schelfe der Prototethys mit der Herausbildung mehrerer Provinzen. Gleichzeitig erfolgt auf der südchinesischen Platte die erste Besiedelung des Südsaumes der Protothetys (PICKETT & WU WANG-SHI 1990).

Rund 90 % dieser Genera überschreiten die Devon/Karbon-Grenze. Unter ihnen ist jedoch kein einziges, welches noch aus dem Frasnium stammt. Auch in der Restriktionsfauna finden sich nur drei Gattungen, die, aus dem Frasnium kommend, bis in das Karbon reichen. Die zahlreichen im Tournai neu hinzukommenden Genera veränderten den Gesamtcharakter dieser Faunen nur wenig. Obgleich nach HILL 1981 im unteren Mississippian 138 neue Genera, das heißt fast 18 % aller Rugosa, entstanden, findet sich der überwiegende Teil davon erst nach dem Tournai, dessen Fauna noch von solitären Typen beherrscht wird (HILL 1973; SANDO 1985: Fig. 8). Zu den wenigen Ausnahmen gehören das frühe Auftreten der stockbildenden Gattungen *Lithostrotionella*, *Siphonodendron*, *Diphyphyllum* in der Western Interior Provinz von Kanada (SANDO & BABER 1984), von *Lithostrotion* in Australien (PICKETT & WU WANG-SHI 1990) und *Diphyphyllum* im unteren Tournai von Südchina.

Das Fehlen von Flachwasserkorallen im Famennium vor der *expansa*-Zone legt den Gedanken nahe, daß die in dieser Zone auftauchende „karbone *Caninia*-Fauna“ von Restriktionsformen abstammt. Für ihre Entwicklung steht die kurze Zeitspanne der unteren *styriacus*- bzw. der *velifer*-Zone zur Verfügung, in der auch die Restriktionsfauna mehrere neue Genera hervorbrachte. Dazu gehören einige, wie *Zaphrentites* oder *Zaphrentoides*, die eine gut entwickelte Cardinalfossula besitzen, wie sie für zahlreiche „karbone“ Flachwassergenera charakteristisch ist. Möglicherweise ist in derartigen Formen der Ursprung der Flachwasserrugosa des Famennium zu suchen. Diese Fossula ist eine einseitige grabenartige

Eindellung der Böden, die im peripheren Abschnitt des Kelches durch eine Verbreiterung der Interseptalräume um das C-Septum sichtbar wird und bei Existenz eines Dissepimentringes sich in diesen fortsetzt bzw. dieser hier deutlich verschmälert ist. Bereits bei ordovicischen Flachwasserkorallen stoßen wir erstmals auf dieses Merkmal (NEUMANN 1980, ELIAS 1984a), welches jedoch in der altpaläozoischen Entwicklung deutlich zurücktritt. Funktionell hat sie vermutlich nichts mit Gonaden zu tun, wie bisweilen vermutet wurde, sondern dürfte vielleicht mit der Wasserführung, der Position der Siphonoglyphe oder/und der Form des Schlundrohres zusammenhängen (H. W. FLÜGEL 1975; ELIAS 1984a). Ein anderes, für die *expansa*-Fauna charakteristisches Merkmal ist eine teilweise inpersistente, häufig septobasale Achsialstruktur, die knopfartig in den Kelchboden ragt. Auch bei altpaläozoischen Rugosa finden sich vereinzelt Genera mit diesem Merkmal, welches im Jungpaläozoikum so typisch wird, daß es zusammen mit der Fossula einen „Leitcharakter“ darstellt. 1975 habe ich diese Struktur mit einer Vergrößerung des Entoderms in Zusammenhang gebracht, was für den Stoffwechsel dann eine Rolle gespielt haben könnte, wenn dieser, abweichend von rezenten Scleractinia, über das gesamte Entoderm erfolgte, wobei bei den heutigen Riffkorallen das Entoderm von Cytosymbionten erfüllt wird, die eine wesentliche Rolle im Stoffhaushalt der Korallen spielen. Eine andere biologische Ursache könnte ein damit erzieltetes günstigeres Verhalten des über die Schlundröhre in das Coelenteron ein- und ausströmende Wasser des Hydroskelettes der Polypen gewesen sein. NEUMANN 1984 vermutete, daß die Achsialstruktur auf Grund der größeren Fläche eine bessere Verbindung zwischen Weichkörper und Skelett ermöglichte. Sicher ist, daß sie für den Polypen große Bedeutung hatte und in der Folge starke Veränderungen durch die Evolution erfuhr.

Zu diesen „Innovationen“ kam eine gleichfalls vereinzelt bereits bei der *expansa*-Fauna, aber auch im Altpaläozoikum zu beobachtende, nunmehr häufig werdende Verdickung der Septenabschnitte innerhalb des Tabulariums. Möglicherweise diente diese, oft einseitige Septenverdickung der Beschwerung und damit Stabilisierung der Position des Coralliten, nachdem ein großer Teil der paläozoischen solitären Korallen der „*Caninia-Clisiophyllum*“-Fauna fibrosessil gelebt haben dürfte (ELIAS 1984b).

Ein weiteres Charakteristikum dieser Fauna ist das Vorherrschen von zum Teil sehr groß werdenden Einzelkorallen. Corallitendurchmesser von mehreren Zentimetern sind keine Seltenheit. Auch derartige Größen kennt bereits die *expansa*-Fauna.

Der wichtigste Erwerb war vermutlich die „Wiederherstellung“ einer peripheren Blasenzone, die in dieser Ausbildung bereits die altpaläozoischen Flachwasserkorallen charakterisierte, dagegen dem Restriktionstypen fehlt. Mit ihrer Ausgestaltung war die Möglichkeit einer genetisch determinierten Form der Anheftungsfläche der Mesenterien und ihrer Muskeln gegeben (FLÜGEL 1975). Dies ermöglichte eine Steigerung der Polypenaktivität und war damit eine Voraussetzung für die

Besiedelung unterschiedlichster ökologischer Räume im Jungpaläozoikum.

Auffallend ist, daß bis in das Visé stockbildende, massive, cerioide, aber auch fasciculate Korallen gegenüber den solitären deutlich zurücktreten. Zahlreiche große jungpaläozoische Familien, die in dieser Zeit entstehen, wie die Aulophyllidae, haben kein einziges cerioides und nur wenige fasciculate Genera hervorgebracht. Möglicherweise hängt damit auch die Seltenheit karboner Korallenriffe zusammen. Erst im Perm tauchen mit den Waagenophyllidae zahlreiche massive Genera und Arten auf, die sich auch am Aufbau von Rifften beteiligen.

Der biologische Background des Geschehens

Wie erwähnt, ging dem Biozid an der F-F-Grenze eine lange Zeit abnehmender Speziationsrate, bei gleichzeitig erhöhter Aussterberate von Arten, Genera und Familien, voraus. Insbesondere an der Mittel-/Oberdevon-Grenze zeigt sich eine drastische Abnahme der Arten- und Generazahlen. Über dieses Geschehen ist relativ wenig bekannt. BIRENHEIDE 1990 konnte für das Rheinische Schiefergebirge zeigen, daß an dieser Grenze 33 % der von ihm genannten Formen ausstarben und 48 % neu entstanden, wobei mehr als die Hälfte der Formen in einem, zeitlich ungeklärten, „Übergangsbereich“ gleichzeitig auftreten. Die genaue Dauer dieses Geschehens ist unbekannt. Im Mitteldevon wichtige und teilweise artenreiche Genera bildeten den Grundstock für eine sich ab dem mittleren Frasnium mit der Entstehung zahlreicher neuer Flachwasserformen, insbesondere massiver koloniebildender Formen, abzeichnende Trendumkehr (SORAUF & PEDDER 1986; MCLEAN & SORAUF 1988), die dazu führte, daß am Ende des Frasniums die Gattungszahl in Nordamerika bis nahezu 60 % über der zu Beginn der Stufe lag. Das gleiche Phänomen finden wir in Polen, wo die Riff-Fauna des oberen Frasnium um über 26 % die des unteren Frasnium übersteigt, wobei sechs neue Genera entstanden (ROZKOWSKA 1979; WRZOLEK 1988). Ähnlich ist die Situation in Belgien (COEN-AUBERT 1980; TSIEN 1977) und Nordfrankreich (ROHART 1988). Dies ist ein starkes Argument gegen die Annahme eines, durch ein ungünstiges Verhältnis von Aussterbe- zu Speziationsrate „vorprogrammiertes“, natürlichen Endes der Flachwasserarten, wengleich der F-F-Biozid zufolge dieser Vorgeschiechte eine gegenüber dem oberen Givetium deutlich geschwächte Gruppe traf.

Wenn wir nach den Ursachen fragen, müssen wir bedenken, daß sie sich in wechselndem Ausmaß auf zahlreiche Organismengruppen auswirken (SCHINDLER 1990; MCGEE 1990; BUGGISCH 1991 u. a.), wengleich, im Gegensatz zum Perm-Trias-Biozid, einige Gruppen davon kaum oder, wie die Stromatoporoidea, erst später betroffen waren. So starben an dieser Grenze fast 78 % aller Brachiopodengenera aus (TALENT et al. 1993), wobei auch hier eine lange Zeit stetiger Abnahme vorausging.

Wir sind gewöhnt, ein derartiges Ereignis als eine Katastrophe zu bezeichnen. Wörter wie „kurzfristig“ und „plötzlich“ sind aus dem täglichen Leben gegriffene Beifügungen. Die zeitlichen Vorstellungen

hinter diesen Begriffen schwanken zwischen 15 Millionen Jahren (RAUP & SEPKOSKI 1982) und wenigen Stunden oder Tagen (RAUP 1991). Die Schwierigkeit liegt in der Unschärfe der Auflösung der geologischen Zeit. Die derzeit wichtigsten Biodaten für die Alterseinstufung und Korrelation von Schichten dieser Zeit beruht auf Conodontenzonen, deren Dauer 500.000 bis eine Million Jahre beträgt. Vom Standpunkt des Paläontologen müssen Ereignisse innerhalb derartiger Biozonen als „einzeitig“ – wenn auch nicht unbedingt „gleichzeitig“ – betrachtet werden. Der genaue Zeitpunkt des Korallen-Biozids ist, bezogen auf diese Skalierung, nur von wenigen Punkten bekannt. Dazu gehören Lokalitäten aus Kanada, in denen über korallenführendem obersten Frasnium nach einer Erosion und Schichtlücke, die vermutlich die untere *triangularis*-Biozone, d. h. ca. 100.000 Jahre, umfaßt (MCLEAN & SORAUF 1989; GELDSETZER et al. 1993), Sand- und Siltsteine der mittleren *triangularis*-Zone folgen. In New Mexico treten in dieser Lücke die drei letzten Korallen-Genera auf. Auch hier werden die Fundschichten von einer Erosionsfläche begrenzt. Zeitlich dürfte die hier folgende Schichtlücke nur kurz gewesen sein und ist biostratigraphisch nicht faßbar (SORAUF 1988).

In Westeuropa endet die Riffbildung ungleichzeitig (?) spätestens in der *linguiformis*-Zone, im Liegenden des oberen Kellwasser-Event (SCHINDLER 1990, TSIEN 1988, WELLER 1991, WEYER 1971b u. a.) und damit vielleicht etwas früher als in New Mexico. Das gleiche gilt für Polen, wo eine Erosionsfläche innerhalb der tieferen *triangularis*-Zone die Riffe des Frasniums nach oben hin begrenzt (RACKI 1988, 1990). Das zeitliche Ende der Riffe des Frasniums in Österreich (Karnische Alpen, Karawanken) ist unbekannt. Auf die Problematik der oberdevonen Riffe Mährens wurde bereits eingegangen.

In den GUS-Staaten sind reiche Korallenfaunen aus dem oberen Frasnium des Ural, dem Kusnetz-Becken, der Alai-Sajan-Region und von Taimir bekannt (SPASSKY 1977; VASILJUK 1978), ohne daß eine verwertbare Angabe über das genaue Alter des Aussterbens der Rifff Korallen vorliegen würde. Obgleich Flachwasserablagerungen auch im Famennium der GUS verbreitet sind, scheinen in ihnen Korallen extrem selten zu sein (LELSHUS & PERMYAKOV 1982).

Auch in Südchina scheinen die Flachwasserkorallen noch vor oder innerhalb der *linguiformis*-Zone zu verschwinden (WANG & BAI 1988, ZHENG et al. 1993).

Für das Alter des Erlöschens der Frasnium-Riffe des Canning-Basins von Australien (HILL & JELL 1970) sind mir keine genaueren conodontenstratigraphische Daten bekannt. Nach NICOLL & PLAYFORD 1993 enthalten die überlagernden Microstromatolithen der *crepida*-Zone des unteren Famennium bereits Restriktionskorallen.

Zusammenfassend zeigt sich, daß nach heutiger Kenntnis der Biozid der Korallen des Frasnium global innerhalb eines kurzen Zeitbereiches von etwa 1,5 bis 2,2 Millionen Jahren erfolgte (MCGEE 1988a), ohne daß wir sicher sagen könnten, wie lange er dauerte. Für ein „einzeitiges“ Ereignis spricht, daß dieser Biozid global an zahlreichen Punkten mit

Schichtlücken, Erosionsanzeichen, Faziesänderungen usw. verknüpft ist. Die riffbauenden Rugosa des Frasniums waren, wie die heutigen Korallen, Bestandteil eines Ökosystems, von dem wir nur die skelettbildenden Organismen und damit einen kleinen Teil kennen. Ihr Aussterben war verknüpft mit dem Zusammenbruch dieses Systems. War es dessen Ursache oder war es dieser Zusammenbruch, der zum Aussterben der Rugosa führte? Dies führt zur biologischen Betrachtung des Phänomens.

Die Frage des Überlebens von Riffen führte in letzter Zeit zu zahlreichen Publikationen (vgl. GRIGG & DOLLAR 1990; ENDEAN & CAMERON 1990). Riffe scheinen sich, geologisch gesehen, rasch, d. h. in wenigen Jahrzehnten, von Störungen ihres Wachstums bzw. Zerstörungen durch natürliche, physikalische oder biologische Ursachen durch Wiederbesiedelung erholen zu können. Sie sind damit weniger fragil, als angenommen werden könnte. Ein Beispiel ist der pleistozäne Meerestiefstand, dessen Auswirkung auf die Riffe innerhalb weniger Jahrtausende während der holozänen Transgression ausgeglichen wurde (CIARAPICIA & PASSERI 1993; GEISTER 1983). Dieser Wiederbesiedelung geht nach Absterben der Riffe meist ihre Verhüllung durch Algen- und Bakterienmatten voraus, eine Erscheinung, die auch von Riffen der F-F-Grenze beschrieben wurde (GELDSETZER et al. 1993; NICOLL & PLAYFORD 1993). Da dem globalen Riffsterben an dieser Grenze jedoch keine Neubesiedelung durch Migration von Larven aus verschonten Arealen folgte, müssen solche gefehlt haben, d. h., daß das Aussterben der letzten Riffe abrupt und radikal erfolgt sein muß, wobei die „Restriktionsfaunen“ davon nicht betroffen waren.

Für dieses weltweite Erlöschen an der F-F-Grenze wurden verschiedene Gründe angeführt (vgl. u. a. BUGGISCH 1991; JOACHIMSKI & BUGGISCH 1993; RAUP 1991; HOFMAN 1989; MCGHEE 1988). Sie lassen sich in zwei Gruppen gliedern: Terrestrische, wie globalen Klimaänderungen, Meeresspiegelschwankungen oder anoxische Bedingungen, die einzeln oder gekoppelt auftreten, oder extraterrestrische Ursachen, wie Impakte oder andere, periodisch wiederkehrende Ereignisse (SEPKOSKI 1989) und ihre Folgen („strangelover ocean“ von HSÜ et al. 1965, Megatsunami-Effekt von JANSÁ 1993, Vergiftung des Oberflächenwassers durch einen „turnover“-Effekt von GOODFELLOW et al. 1988).

Während die erstgenannten Vorstellungen meist von einer etwas längeren Dauer ausgehen, vermutet die zweitgenannte ein kurzfristiges Ereignis und versucht dies zum Teil durch geochemische Anomalien abzustützen. Für die F-F-Grenze zeigen diese Daten jedoch mehrere, über einen größeren Zeitbereich gestreute Anomalien (TALENT et al. 1993, NICOLL & PLAYFORD 1993), was Schwierigkeiten bereitet.

Welche der erstgenannten Ursachen könnten dann jedoch die heutigen und einstigen hochdiversen Riff-Ökosysteme rasch, global und radikal so zerstören, daß eine Neubesiedelung nicht mehr möglich ist, d. h. keine Restrefugien vorhanden waren, aus denen Migration möglich war? (Dies ist auch ein Grund für den Zweifel an den mährischen Famennium-Riffen.) Von den genannten Möglichkeiten kommt unter

diesen Prämissen am ehesten eine abrupte Temperaturerhöhung des Oberflächenwassers über den kritischen Wert in Frage. Es genügen dafür wenige Grade. So ist bekannt, daß das El Niño-Ereignis von 1982/83 eine weithin beobachtbare, erhöhte Sterblichkeit der Polypen und „bleaching“ zur Folge hatte. Verringerte Reproduktionsrate, Ausstoßung der Zooxanthellen, verändertes Nahrungsverhalten usw. waren damals Erwidungen auf den thermalen Streß um wenige Grade (JOKIEL & COLES 1993; BROWN & SUHARSONO 1993; WARWICK et al. 1993; GLYNN & D'CROZ 1993; GLYNN 1993 u. a.). Tatsächlich scheint Temperaturerhöhung die einzig global wirksame Ursache gewesen zu sein, die relativ rasch, d. h. über einige Jahrzehnte hinweg, zu einem Absterben der Polypen, Schwächung der Riffe, ihre mechanische und biologische Zerstörung und letztendlich zum Aussterben der riffbildenden Rugosa, bei Fortbestand der „Restriktionsfaunen“ tieferer Regionen geführt haben könnte (THOMPSON & NEWTON 1988).

Eine Koppelung mit anderen Mechanismen (BUGGISH 1991) ist denkbar und wahrscheinlich. Dies würde nahelegen, daß der Kollaps der Riffe global nicht gleichzeitig erfolgte, sondern örtlich bereits früher zufolge anderer Ursachen einsetzte.

Was war jedoch die biologische Konsequenz dieses Biozids, der eine 100 Millionen Jahre währende Evolution plötzlich beendete und eine neue Phase einleitete?

Wie bereits angedeutet, zeigt ein Vergleich (Tab. 8) der alt- und jungpaläozoischen Taxa auffallende Unterschiede.

Tabelle 8: Vergleich der Zahl alt- und jungpaläozoischer Arten (9041 nach COTTON 1983), Genera (779 nach HILL 1981) und Familien (86 nach SEPKOSKI 1993).

	Dauer	Arten	A./Mill.	Gen.	G./Mill.	Fam.	F./Mill.	Gen./Fam.
Altpal.	106	5007	47,2	483	4,5	72	0,7	6,7
Jungpal.	119	4034	33,8	296	2,5	14	0,1	21,1

Trotz der kürzeren Dauer des Auftretens liegt die Zahl der Arten, Genera und Taxa im Altpaläozoikum deutlich über der im Jungpaläozoikum. Dies zeigt auch eine Umrechnung auf Taxa pro Million Jahre. Dies, zusammen mit der bereits besprochenen kürzeren Lebensdauer der Arten, zeigt die höhere Überlebensrate bei relativ niedriger Entstehungsrate neuer Genera im Jungpaläozoikum. Beides erklärt die geringere Zahl an Taxa bei gleichzeitig längerer Lebensdauer in dieser Zeit.

Ordnet man nach COTTON 1983 die den Genera zeitlich entsprechenden Arten diesen zu, dann zeigt sich weiters, daß im Altpaläozoikum über 77 % der Genera 1–9 Arten umfassen, wobei fast 38 % der Genera nur mit einer Art bekannt sind, während im Jungpaläozoikum der Anteil an Genera mit unter 11 Arten nur ca. 69 % ausmacht, wobei etwa 19 % mit nur einer Art bekannt sind. Dies bedeutet, daß die jungpaläozoischen Faunen häufiger durch eine sehr hohe Artenzahl innerhalb der Genera

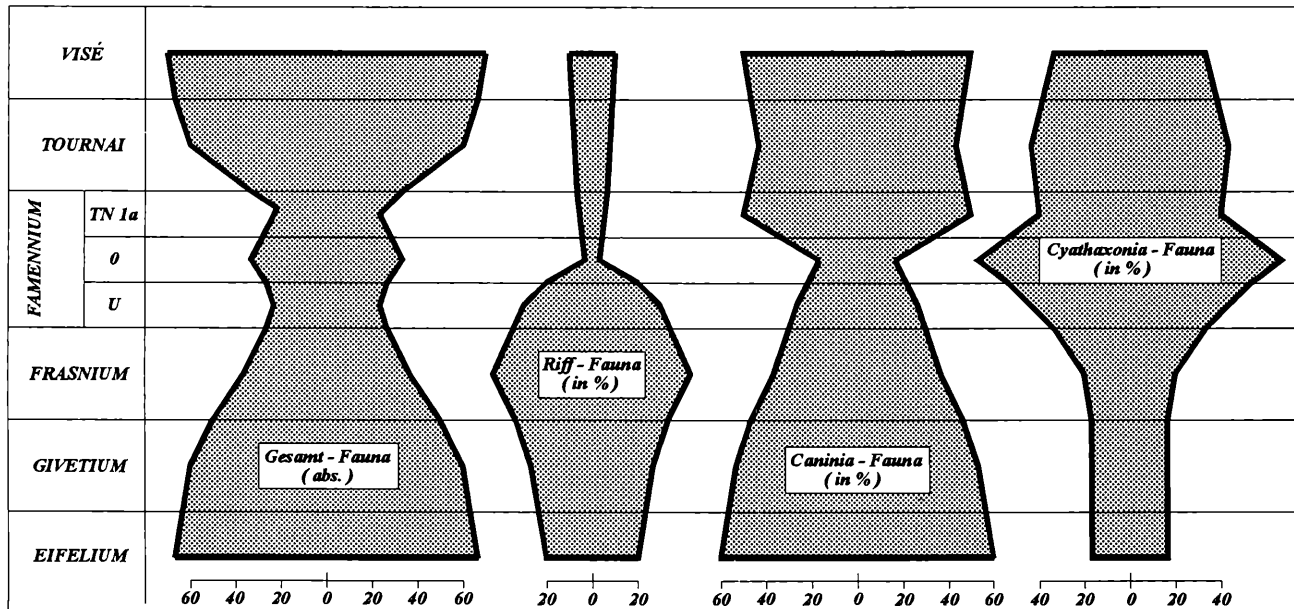


Abb. 6. Der Flaschenhalseffekt in der Entwicklung der Rugosa im Famennium in FLÜGEL 1974. (Die Grenze Frasnium/Famennium entspricht nicht völlig der derzeitigen Vorstellung.)

bzw. von Genera innerhalb der Familien charakterisiert sind. So werden z. B. heute zu den von HILL 1981 in vier Subfamilien gegliederten Aulophyllidae über 60 Genera gezählt. Das gleich gilt für die ebenfalls bereits in der *expansa*-Zone auftretenden Cyathopsidae. Ebenso hoch ist die Zahl von Arten etwa bei Genera der Lithostrotionidae mit bis 150, bei den Lonsdaleidae bis über 100 usw. All dies läßt vermuten, daß für die jungpaläozoischen Polypen die Entwicklung der genannten morphologischen Skelettelemente zahlreiche Vorteile brachte, was zu einer größeren Stabilität gegenüber größeren evolutiven Veränderungen führte.

Waren diese hohe Lebenserwartung solitärer Flachwasserarten des Jungpaläozoikums und ihre hohe Artenzahl innerhalb der Genera Ausdruck einer neuen Überlebensstrategie? Waren sie in verstärktem Ausmaß „Persistierer“ und weniger „Opportunisten“ (ENDEAN & CAMERON 1991)? Für die Korallen der Restriktionsfaunen können wir dies auf Grund ihrer Widerstandsfähigkeit gegenüber äußeren Störungen annehmen. War es ein Versuch, Persistenz mit Variabilität zu vereinen?

Epilog

Die Geschichte der paläozoischen Korallen zeigt, daß als Folge eines Biozids weltweit eine blühende Organismengemeinschaft ausgelöscht werden kann – dazu bedarf es nicht den menschlichen Unverstand. Sie zeigt uns aber auch die Möglichkeit einer Wiedergeburt und einer neuen Blüte. Wenn wir heute dabei sind, unsere Korallenriffe in „unnatürlicher“ Weise direkt oder indirekt zu vernichten, ist es kein Trost, zu wissen, daß dank der Evolution unsere vielleicht gescheiter gewordenen Nachfahren in einigen zehntausend oder hunderttausend Generationen die Möglichkeit haben könnten, sie mit anderen, neuen Formen zu bewundern.

Die Arbeit ist ein Beitrag zu IGCP-Projekt 335: „Biotic Recovery from Mass Extinction“

Literatur

- BIRENHEIDE, R. (1990): Untersuchungen an rugosen Korallen aus dem Bereich der Mittel-Devon/Ober-Devon-Grenze des rheinischen Schiefergebirges. *Senckenbergiana lethaea* 70: 259–295, 1 Abb., 16 Taf., Frankfurt/M.
- BOUCOT, A. J. (1988): Devonian Biogeography: An update. *Devonian of the World*, 3: 211–227, 3 Abb., Calgary.
- BOUCOT, A. J. (1990): Phanerozoic extinctions: How similar are they to each other? *Lect. Earth Sci.* 30: 5–30, Berlin.
- BOYAJIAN, G. E. (1991): Taxon age and selectivity of extinction. *Paleobiology* 17: 49–57, 5 Abb.
- BOYAJIAN, G. E. (1992): Taxon age, origination, and the extinction through geological time. *Hist. Biology* 6: 281–291, 5 Abb.
- BROWN, B. E. and SUHARSONO (1990): Damage and recovery of coral reefs affected by El Niño related seawater warming in the Thousand Islands, Indonesia. *Coral Reefs* 8: 163–170, Heidelberg.
- BUGGISCH, W. (1991): The global Frasnian-Famennian „Kellwasser Event“. *Geol. Rdsch.* 80: 49–72, 12 Abb., Stuttgart.

- CIAREPICE, G. and PASSERI, L. (1993): On overview of the Maledivian coral Reefs in Felidu and North Malé Atoll (Indian Ocean): Platform drowning by ecological crisis. *Facies* 28: 33–66, 15 Abb., Taf. 9–17, Erlangen.
- COCKBAIN, A. E. (1988): Distribution of Frasnian and Famennian Stromatoporoidea. *Mem. Ass. Australes. Paleont.* 8: 339–345, Brisbane.
- COEN-AUBERT, M. (1980): Les coraux des recifs de Marbre Rouge „ F 2 J“. *Bull. Soc. belge Geol.* 89: 67–69, Brüssel.
- COPPER, P. (1988): Enigmas in phanerozoic reef development. *Mem. Ass. Australes. Paleont.* 8: 371–385, 4 Abb., Brisbane.
- COTTON, G. (1983): The rugose coral species. 278 S., Blakedown.
- CROWLEY, T. J. and NORTH, G. R. (1988): Abrupt Climate Change and Extinction Events in Earth History. *Science* 240: 996–1002.
- DUBATOLOV V. N. and VASSILJUK, N. P. (1980): Coral paleozoogeography in the Devonian and Carboniferous of Eurasia. *Acta Palaeont. Polonica* 25: 519–529, Warschau.
- ELDRIDGE, N. (1992): Where the Twain Meet: Causal Intersections between, the Genealogical and Ecological Realms. In: ELDRIDGE, N.: Systematics, Ecology, and the Biodiversity Crisis, 1–14, Columbia Univ. Press, New York.
- ELIAS, R. J. (1984a): Palaeobiologic significance of Fossulae in North American late Ordovician solitary Rugose Corals. *Palaeobiology* 10: 102–114, 4 Abb., Lawrence.
- ELIAS, R. J. (1984b): Paleobiology of solitary Rugose corals. Late Ordovician of North America. *Palaeont. Amer.* 54: 533–537, 2 Abb., Ithaca.
- ENDEAN, R. and CAMERON, A. M. (1990): Trends and new perspectives in coral-reef ecology. *Ecosystems of the World* 25: 469–492, Amsterdam.
- ERBEN, H. K. (1981): *Leben heißt Sterben*. 292 S., 19 Abb., 8 Taf., Hoffman & Campe.
- FEDOROWSKI, J. (1981): Carboniferous Corals: Distribution and Sequence. *Acta Paleont. Polonica* 26: 87–160, 5 Abb., Warschau.
- FLÜGEL, H. W. (1974): Die Entwicklung der rugosen Korallen im Bereich der Devon/Karbon-Grenze. *C. R. Sept. Congr. Int. Strat. Geol. Carbon.* 1971, 3: 81–87, 2 Abb.
- FLÜGEL, H. W. (1975): Skelettentwicklung, Ontogenie und Funktionsmorphologie rugoser Korallen. *Paläont. Z.* 49: 407–431, 10 Abb., Stuttgart.
- GALLE, A. (1987): Rugose corals from the Mokra Cement Works quarry east of Brno (Famennian, *Palmatolepis crepida*-Zone). *Vestník Ustředního ust. geol.* 62: 35–40, Prag.
- GEISTER, J. (1983): Holozäne westindische Korallenriffe: Geomorphologie, Ökologie und Fazies. *Facies* 9: 173–284, 57 Abb., Taf. 25–35, Erlangen.
- GELDSETZER, H. H., GOODFELLOW, W. D. and MCLAREN, D. J. (1993): The Frasnian – Famennian extinction event in a stable cratonic shelf setting: Trout River, Northwest Territories, Canada. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecology* 104: 81–95, 11 Abb., Amsterdam.
- GILINSKY, N. I. and BAMBACH, R. K. (1986): The evolutionary bootstrap: a new approach to the study of taxonomic diversity. *Paleobiology* 12: 251–268, 6 Abb., Lawrence.
- GILINSKY, N. L. and GOOD, I. J. (1991): Probabilities of origination, persistence and extinction of families of marine invertebrate life. *Paleobiology* 17: 145–166, 7 Abb., Lawrence.

- GLYNN, P. W. (1993): Coral reef bleaching: ecological perspectives. *Coral Reefs* 12: 1–17, 7 Abb., Heidelberg.
- GLYNN, P. W. and D'CROZ, L. (1990): Experimental evidence for high temperature stress as the cause of El Niño-coincident coral mortality. *Coral Reefs* 8: 181–191, Heidelberg.
- GOODFELLOW, W. D., GELDSETZER, H. H., McLAREN, D. J., ORCHARD, M. and KLAPPER, G. (1988): The Frasnian-Famennian extinction: Current results and possible causes. *Devonian of the World* 3: 9–21, 7 Abb., Calgary.
- GRIGG, R. W. and DOLLAR, S. J. (1990): Natural and anthropogenic disturbance on coral reefs. *Ecosystems of the World* 25: 439–452, Amsterdam.
- HARLAND, W. B., ARMSTRONG, R. L., COX, A. V., CRAIG, L. E., SMITH, A. G. and SMITH, D. G. (1990): A geologic time scale 1989. Cambridge University Press, 263 S.
- HLADIL, J., KALVODA, J., FRIAKOVA, O., GALLE, A. and KREJCI, Z. (1989): Fauna from the limestone at the Frasnian/Famennian boundary at Mokrá (Devonian, Moravia, Czechoslovakia). *Sborn. geol. ved. Paleont.* 30: 61–84, 3 Abb., 12 Taf., Prag.
- HLADIL, J. and KLADOVA, J. (1993): Extinction and recovery successions of the Devonian marine shoals: Eifelian-Givetian and Frasnian-Famennian events, Moravia and Bohemia. *Vest. Cesk. ústavu* 68: 13–24, 4 Abb., Prag.
- HILL, D. (1948): The distribution and sequence of Carboniferous coral faunas. *Geol. Mag.* 85: 121–148, London.
- HILL, D. (1956): Rugosa. *Treatise on Invert. Paleont. F*, 233–324, Abb. 165–219, Lawrence.
- HILL, D. (1973): Lower Carboniferous Corals. In: HALLAM, A.: *Atlas of Paleobiogeography*, 133–142, Amsterdam.
- HILL, D. (1981): Rugosa and Tabulata. In: TEICHERT, C. (Hrsg.): *Treatise on invertebrate paleontology, F, Coelenterata, Suppl. 1* (1, 2), Rugosa and Tabulata. 1–378, 379–762, Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas.
- HILL, D. and JELL, J. E. (1970): Devonian Corals from the Canning Basin Western Australia. *Bull. Geol. Survey W. Austr.* 121: 157 S., 3 Abb., 20 Taf.
- HOFFMANN, A. (1989): Mass extinctions: the view of a sceptic. *J. Geol. Soc., London*, 146: 21–35, London.
- HSÜ, K. J., OBERHÄUSLI, H., GAO, J. Y., SUN SHU, CHEN HAIHANG and KRÄHENBUHL, U.: „Strangelover ocean“ before the Cambrian explosion. *Natur* 316: 805–811.
- IVANOVSKI, A. B. (1984): Istorija izuschenija paleozojskich korallow i stromatoporoikei. *Rugosi (1975–1983) Akad. Nauk. Otdel. Geol. Paleont. Inst.*, 88 S., 16 Taf., Moskau.
- IVANOVSKI, A. B. (1993): Istorija izuschenija rugoz (1983–1991). *Ros. Akad. Nauk, Otdel. Geol., Paleont. Inst.*, 80 S., Moskau.
- JANSA, L. F. (1993): Cometary impacts into ocean: their recognition and the treshold constraint for biological extinctions. *Palaeogeogr. Palaeoclimat., Palaeoecology* 104: 271–286, 4 Abb., Amsterdam.
- JOACHIMKI, M. M. and BUGGISCH, W. (1993): Anoxic events in the late Frasnian – Causes of the Frasnian-Famennian faunal crisis? *Geology* 21: 675–678, 3 Abb.

- JOKIEL, P. L. and COLES, S. L. (1990): Response of Hawaiian and other Indo-Pacific reef corals to elevated temperature. *Coral Reefs* 8: 155–162, Heidelberg.
- LASKER, H. R. (1978): The measurement of taxonomic evolution: preservational consequences. *Palaeobiology* 4: 135–149, 12 Abb., Lawrence.
- LELESHUS, V. L. and PERMYAKOV, V. V. (1981): A characteristic feature of the evolution of Corals. *Paleont. Zhur.*, 3–14, Moskau (Transl. *Paleont. J.*, 1–10, 1982).
- MAY, R. M. (1988): How Many Species Are There on Earth. *Science* 241: 1441–1449, 6 Abb.
- MCGHEE, G. R. (1988): The Late Devonian extinction event: evidence for abrupt ecosystem collapse. *Palaeobiology* 14: 250–257, 9 Abb., Lawrence (1988a).
- MCGEE, G. R. (1988): Evolutionary dynamics of the Frasnian-Famennian extinction event. *Devonian of the World* 3: 23–28, 9 Abb., Calgary (1988b).
- MCGEE, G. R. (1990): The Frasnian-Famennian mass extinction record in the Eastern United States. *Lect. Notes Earth Sci.* 30: 161–168, 12 Abb., Berlin.
- McLAREN, D. J. (1970): Time, Life, and boundaries. *J. Paleont.* 44: 801–815, Menasha.
- McLAREN, D. J. (1988): Detection and significance of Mass Killings. *Devonian of the World* 3: 1–7, 1 Abb., Calgary.
- McLEAN, R. A. and Sorauf, J. E. (1988): The distribution of rugose corals in Frasnian outcrop sequences of North America. *Devonian of the World* 3: 379–396, 6 Abb., 3 Taf., Calgary.
- MÖHN, E. (1984): *System und Phylogenie der Lebewesen* 1: 884 S., 318 Taf., Stuttgart.
- NEUMAN, B. E. (1984): Origin and early evolution of Rugose Corals. *Palaeont. Amer.* 54: 119–126, 2 Abb., Ithaka.
- NICOLL, R. S. and PLAYFORD, P. E. (1993): Upper Devonian iridium anomalies, conodont zonation and the Frasnian-Famennian boundary in the Canning Basin, Western Australia. *Palaeogeogr., Palaeoclimatology, Palaeoecology* 104: 105–113, 5 Abb., Amsterdam.
- NUDDS, J. R. and SEPKOSKI, J. J. (1993): Coelenterata. In: BENTON, M. J. (Hrsg.): *The Fossil Record* 2, 101–124, Chapman & Hall.
- OLIVER, W. A. and PEDDER, A. E. (1979): Rugose corals in Devonian stratigraphic correlation. *Spec. Pap. Paleont.* 23: 233–248, London.
- PEDDER, A. E. H. (1982): The rugosa coral record across the Frasnian/Famennian boundary. *Geol. Soc. Amer. Spec. Paper* 190: 485–489.
- PICKETT, J. and WU, W.-S. (1990): The succession of Early Carboniferous coral faunas in eastern Australia and China. *Alcheringa*, 14: 89–108.
- PLAYFORD, P. E. and COCKBAIN, A. (1988): Devonian reef complexes, Canning Basin, Western Australia: A review. *Mem. Ass. Australas. Paleont.* 8: 401–412, 10 Abb., Brisbane.
- POTY, E. (1984): Rugose corals at the Devonian-Carboniferous boundary. *Courier Forschungsber. Senckenberg*, 67: 29–35, 2 Abb., 2 Taf., Frankfurt/Main.
- POTY, E. (1986): Late Devonian to early Tournaisian Rugose Corals. *Ann. Soc. geol. Belgique* 109: 65–74, 1 Abb., Brüssel.

- RACKI, G. (1988): Middle to Upper Devonian boundary beds of the Holy Cross Mts., Central Poland: Introduction to ecostratigraphy. *Devonian of the World 3*: 119–130, 7 Abb., Calgary.
- RACKI, G. (1990): Frasnian/Famennian event in the Holy Cross Mts., Central Poland: Stratigraphic and ecologic aspects. *Lect. Notes Earth Sci.* 30: 169–181, 5 Abb., Berlin.
- RAUP, D. M. (1972): Taxonomic Diversity during the Phanerozoic. *Science* 177: 1065–1071.
- RAUP, D. M. (1976): Species diversity on the Phanerozoic: an interpretation. *Paleobiology* 2: 289–297, 6 Abb., Lawrence.
- RAUP, D. M. (1978): Cohort analysis of generic survivorship. *Paleobiology* 4: 1–15, 4 Abb., Lawrence.
- RAUP, D. M. (1979): Size of the Permo-Tiassic bottleneck and its evolutionary implications. *Science* 206: 217–218.
- RAUP, D. M. (1991): Extinction bad genes or bad luck? 210 S., Norton & Co., New York (1991a).
- RAUP, D. M. (1991): A kill curve for Phanerozoic marine species. *Palaeobiology* 17: 37–48, 7 Abb., Lawrence (1991b).
- RAUP, D. M. and BOYAJIAN, G. E. (1988): Patterns of generic extinction in the fossil record. *Palaeobiology* 14: 109–125, 9 Abb., Lawrence.
- ROHART, J. C. (1988): Rugeux Givetiens et Frasnien de Ferques (Boulonnais-France). In: BRICE, D. et al.: *Le Devonien de Ferques, Bas-Boulonnais (N. France)* 7: 231–296, 1 Abb., Taf. 28–36.
- ROZKOWSKA, M. (1969): Famennian tetracoralloid and heterocoralloid fauna from the Holy Cross Mountains (Poland). *Acta Paleont. Polonica* 14: 5–187, Warschau.
- ROZKOWSKA, M. (1979): Contribution to the Frasnian Tetracorals from Poland. *Paleont. Polonica* 40: 1–56, 13 Abb., 10 Taf., Warschau.
- ROZKOWSKA, M. (1980): On Upper Devonian Habitats of Rugose Corals. *Acta Paleont. Polonica* 25: 597–611, 4 Abb., Warschau.
- SANDO, W. J. (1977): North American Mississippian coral biostratigraphy. In: KAUFMANN, E. and HAZEL, J. H.: *Concepts of Methods of biostratigraphy*, 483–496, Stoudsburg (1977a).
- SANDO, W. J. (1977): The status of North American Upper Paleozoic coral biostratigraphy. *J. Paleont.* 51: 1–22, 9 Abb., Lawrence (1977b).
- SANDO, W. J. (1989): Dynamics of Carboniferous coral distribution, Western Interior USA. *Mem. Ass. Australas. Palaeontols* 8: 251–265.
- SANDO, W. J. and BAMBER, E. W. (1985): Coral Zonation of the Mississippian System in the Western Interior Province of North America. *Geol. Surv. Prof. Paper* 1334: 61 S., 9 Taf., Washington.
- SCHINDLER, E. (1990): The late Frasnian (Upper Devonian) Kellwasser Crisis. *Lect. Notes Earth Sci.* 30: 151–159, 3 Abb., Berlin.
- SCRUTTON, C. T. (1988): Patterns of extinction and survival in Paleozoic corals. In: LARWOOD, G. P.: *Extinction and Survival in the Fossil Record.*, 65–88, 6 Abb., Oxford.
- SEPKOSKI, J. J. (1982): Mass extinction in the Phanerozoic oceans: A review. *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.* 190: 283–289.

- SEPKOSKI, J. J. (1992): Phylogenic and ecologic Patterns in the Phanerozoic History of Marine Biodiversity. In: ELDREDGE, N.: Systematics, Ecology, and the Biodiversity Crisis, 77–100, 6 Abb., New York.
- SEPKOSKI, J. J. (1988): Alpha, beta, or gamma: where does all the diversity go? *Paleobiology* 14: 221–234, 6 Abb., Lawrence.
- SEPKOSKI, J. J. (1989): Periodicity in extinction and the problem of catastrophism in the history of life. *J. Geol. Soc. London*, 146: 7–19, 5 Abb., London.
- SEPKOSKI, J. J., BAMBACH, R. K., RAUP, D. M. and VALENTINE, J. W. (1981): Phanerozoic marine diversity and the fossil record. *Nature* 293: 435–437.
- SORAUF, J. E. (1988): The Devonian rugose coral genus *Tabulophyllum* FENTON and FENTON. *Devonian of the World* 3: 397–412, 5 Taf., Calgary (1988a).
- SORAUF, J. E. (1988): Rugose corals from the Frasnium (Upper Devonian) Sly Gap and Contadero Formations of the San Andres Mountains, south-central Mexico. *New Mexico Bur. Mines, Mem.* 44: 153–183, 24 Abb. (1988b).
- SORAUF, J. E. (1990): Rugosa and the Frasnian-Famennian extinction event: a progress report. *Mem. Ass. Australas. Palaeontols.* 8: 327–338.
- SORAUF, J. E. (1992): Late Devonian / Famennian rugose coral fauna of the Percha Shale of southwestern New Mexico. *J. Paleont.* 66: 730–749, 16 Abb., Lawrence.
- SORAUF, J. W. and PEDDER, A. E. H. (1986): Late Devonian rugose corals and the Frasnian-Famennian crisis. *Canad. J. Earth Sci.* 23: 1265–1287, 8 Abb., 6 Taf.
- SPASSKIJ, N. J. (1977): *Devonskie rugosi SSSR.* 343 S., 26 Abb., 29 Taf., Leningrad.
- STANLEY, St. M. (1979): *Macroevolution Pattern and Process.* 332 S., Freeman & Co.
- STANLEY, S. M. (1988): *Krisen der Evolution.* 247 S., Heidelberg.
- STEARN, C. W. and HALIN-DIJHARDJA, M. K. (1987): An oil-producing stromatoporoid patch-reef in the Famennian (Devonian) Wabamun Formation, Normandville Field, Alberta. *Palaios* 2: 560–570.
- TALENT, J. A. et al.: (1993): Middle Paleozoic extinction events: Faunal and isotopic data. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecology* 104: 139–152, 7 Abb., Amsterdam.
- TSIEN, H. H. (1977): The sequence and distribution of Frasnian Rugose coral faunas in Belgium. *Mém. B.R.G.M.* 89: 203–220, 10 Abb., Paris.
- TSIEN, H. H. (1980): Ecology, evolution, distribution and population of *Hexagonaria* in Western Europe. *Acta Palaeont. Polonica* 25: 633–644, 7 Abb., Warschau.
- THOMPSON, J. B. and NEWTON, C. R. (1988): Late devonian Mass extinction: Episodic climatic Cooling or Warming? *Devonian of the World* 3: 29–34, Calgary.
- VALENTINE, J. W. (1970): How many marine invertebrate species? A new approximation. *J. Paleont.* 44: 410–415, Lawrence.
- VALENTINE, J. W., FOIN, T. C. and PEART, D. (1978): A provincial model of Phanerozoic marine diversity. *Paleobiology* 4: 55–66, 6 Abb., Lawrence.
- VASILYUK, N. P. (1978): Development of Coelenterates at the Devonian-Carboniferous boundary. *Paleont. Zhur.* 1978, 4: 3–12, Moskau (Übers. *Paleont. Jour.* 1978, 423–431).
- WANG, K. and BAI, S. (1988): Faunal changes and events near the Frasnian-Famennian boundary of South China. *Devonian of the World* 3: 71–76, 8 Abb., Calgary.

- WARWICK, R. M., CLARKE, K. R. and SUHARSONO (1990): A statistical analysis of coral community responses to the 1982–83 El Niño in the Thousand Islands, Indonesia. *Coral Reefs* 8: 171–179.
- WELLER, H. (1991): Facies and development of the Devonian (Givetian/Frasnian) Elingerode Reef complex in the Harz area (Germany). *Facies* 1–50, 11 Abb., 14 Taf., Erlangen.
- WELLS, J. W. (1956): Scleractinia. *Treatise Invert. Paleont. F*, 328–444, Abb. 222–339, Lawrence.
- WEYER, D. (1971): *Neaxon regulus* (RH. RICHTER, 1848), ein Leitfossil der mitteleuropäischen Woeklumeria-Stufe (Anthozoa, Rugosa; Oberdevon). *Geologie* 20: 292–315, 1 Abb., 6 Taf., Berlin (1971a).
- WEYER, D. (1971): Zwei neue Phillipsatraeidae (Anthozoa, Rugosa) aus dem Frasnium (Oberdevon) von Elbingerode und Rübeland (Harz). *Ber. deutsch. Ges. geol. Wiss. A*, 16: 45–51, 5 Taf., Berlin (1971b).
- WEYER, D. (1981): Korallen der Devon/Karbon-Grenze aus hemipelagischer Cephalopoden-Fazies im mitteleuropäischen Gebirge – *Bathybalva* n. g., *Thuriantha* n. g. (Rugosa). *Freib. Forschungsh. C* 363: 111–125, 3 Abb., 3 Taf., Leipzig.
- WINSTON, J. E. (1992): Systematics and Marine Conservation. In: ELDREDGE, N.: Systematics, Ecology and the Biodiversity Crisis, 144–168, Columbia Univ. Press, New York.
- WRZOLEK, T. (1988): Tetracoral zonation of the Stromatoporoid-Coral limestone, Southwestern Holy Cross Mts., Poland. *Devonian of the World* 3: 413–423, 3 Abb., Calgary.
- ZEHNG, Y. H. HONG-FEI and LIANG-FANG, Y. (1993): Carbon and oxygen isotope event markers near the Frasnian-Famennian boundary, Luoxiu section, South China. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecology* 104: 97–104, 3 Abb., Amsterdam.

Anschrift des Verfassers: Em. Univ.-Prof. Dr. H. W. FLÜGEL, Leonhardgürtel 30, A-8010 Graz, Österreich.