Originalzitat siehe am Ende dieser Seite

Layout-Preview - RL 8.8.02
in: Sterben und Neubeginn - Begleitbuch zur Austellung,Museo, Heilbronn

Korallenriffe - Zentren der Artenvielfalt und Evolution

von Reinhold Leinfelder, München[1]

EINLEITUNG

Woran denken Sie beim Wort Korallenriffe? An surreal bunte Unterwasserwelten? Haifische? Palmenbestandene weiße Sandstrände? Schiffsunglücke? Hummer und andere kulinarische Köstlichkeiten? Kletterfelsen in der Schwäbischen Alb? Faszinierende Lebensgemeinschaften? Gefährdete Umwelt? Erdölgewinnung? Knochenersatz? Oder eben an Zentren der Artenvielfalt und Evolution?

Abb. 1a: In modernen Korallenriffen sind die Hauptriffbildner, die Steinkorallen, sowie die Weichkorallen besonders offensichtlich. Steinkorallen bilden ein festes Kalkskelett und wachsen bevorzugt in die Höhe. Sie formen Verstecke und Substrate für eine unglaubliche Fülle weiterer Rifforganismen. (oben: *Acropora*-Steinkorallen, Aqaba, Rotes Meer).

Abb 1b: Weich- und Lederkorallen sind flexibel und entwickeln zur Verteidigung häufig Giftstoffe und eingelagerte Nadeln (oben: Farbenprächtige Weich- und Lederkorallen sowie Rotalgenkrusten, Jamaika, Karibik, Foto Lehnert).

So vielfältig wie diese Gedanken-Assoziationen sind auch die Facetten eines Korallenriffs. Sicherlich gehören Korallenriffe zu den beeindruckendsten Ökosystemen unserer Erde, von vielen wird es vielleicht als das faszinierendste überhaupt angesehen. Aber urteilen Sie selbst: hier sind die wichtigsten Fakten im Telegrammstil.

[1] Prof. Dr. Reinhold Leinfelder, GeoBio-Center (Zentrum für Geobiologie und Biodiversität) und Paläontologie, Department für Geo- und Umweltwissenschaften, Ludwig-Maximilians-Universität, Richard-Wagner-Str. 10, 80333 München, rrl@lrz.uni-muenchen.de

Erschienen als: Leinfelder, R. (2003) Korallenriffe - Zentren der Artenvielfalt und Evolution.- In: Hansch, W. (ed): Katastrophen in der Erdgeschichte. Wendezeiten des Lebens. - Museo, 19, 180-199, Heilbronn.
Diese pdf-version besitzt ein anderes Layout als o.a. Artikel, ist aber ansonsten mit ihm bis auf wenige Formulierungen identisch. Hardcopy-Sonderdrucke sind leider nicht verfügbar.

Einfache Riffe bilden sich seit den Frühzeiten der Erdgeschichte, seit etwa 3.8 Milliarden Jahren, Korallenriffe seit knapp 500 Millionen Jahren (1, 2). Die verantwortlichen Rifforganismen beeinflussten dadurch die Entwicklung der Erde durch geobiologische Prozesse ganz wesentlich: So produzierten Rifforganismen den ersten Sauerstoff, entgifteten die Meere, beeinflussten das Klima, schufen zusätzliche neue Ablagerungs- und Lebensräume, wie z.B. die Lagunen oder Mangrovensäume tropischer Küsten, bauten ganze Landschaftszüge wie die Dolomiten und die Schwäbische Alb auf, stellen wichtige Baumaterialen zur Verfügung und formten wegen ihrer porösen Struktur die größten Erdöl- und Erdgasspeicher. Riffe haben sich dabei kontinuierlich von einfach organisierten, ausschließlich durch Mikroben geschaffenen Systemen zu hochkomplexen Strukturen fortentwickelt und spezialisiert (3). Sie waren und sind eine Wiege der Evolution.
Moderne Korallenriffe stellen aber nicht nur ein faszinierendes Ökosystem mit einer geschätzen Artenzahl von bis zu einer Million Arten dar, sie sind auch für die Menschheit von herausragender Bedeutung. So repräsentieren sie natürlichen Küstenschutz, eine wertvolle Nahrungsquelle, eine unschätzbare pharmazeutische Ressource, sowie einen enormen Wirtschaftsfaktor und sind auch in das Klimageschehen der gesamten Erde mit eingebunden. Auch vor Riffkrisen blieben sie nicht verschont. Während der Erdgeschichte gab es mehrfach Aussterbeereignisse, von denen sich die Riffe häufig erst nach Millionen von Jahren erholten. Auch heute sind Riffe durch Umweltverschmutzung, Überfischung und schädliche Fischereimethoden, unkontrollierten Massentourismus sowie durch Klimaerwärmung äußerst bedroht. 70 % aller Riffe sind stark geschädigt, 1998 sind im Zuge einer El Niño-bedingten starken Wassererwärmung in manchen Regionen bis über 90% aller Rifforganismen abgestorben. Wegen der enormen Bedeutung der Riffe für die gesamte Menschheit sollte Riffschutz deshalb eine vorrangige Aufgabe darstellen (4).

Doch nun der Reihe nach:

WAS IST EIGENTLICH EIN RIFF?

Für Biologen und Paläontologen sind Riffe Strukturen, die auf das Wachstum am Meeresboden siedelnder Organismen zurückgehen. Im Idealfall sind es steinerne Gebilde, die vor allem aus den Kalkskeletten der Hauptriffbildner (oftmals Korallen) gebildet werden und eine Erhebung auf dem Meeresboden darstellen. Heute denkt man dabei in erster Linie an die farbenprächtigen Korallenriffe im warmen Flachwasser der tropischen Meere, die sich unter relativ stabilen, nährstoffarmen Umweltbedingungen bilden. Die Korallenriff-Gürtel in den Weltmeeren können sich über Hunderte, ja sogar Tausende von Kilometern erstrecken (Großes Barriere-Riff, Australien) und sind sogar vom Weltraum aus zu sehen. In Bereichen mit starken Umweltschwankungen (z.B. Salzgehalt, Temperatur, Nährstoffgehalt) bauen auch andere Organismen wie Schnecken, Kalkröhrenwürmer sowie Algen und Mikroben (Stromatolithe) kleinere Riffstrukturen. Korallen können in diesen Lebensbereichen meist nicht mehr existieren.
Riffartige Gebilde finden sich allerdings nicht nur in den Tropen, sondern auch in höheren Breiten und größeren Wassertiefen, also im kalten Wasser. So wachsen Kieselschwamm-Tiefwasserriffe vor der Westküste Kanadas (5), kleine Rotalgen-Riffe vor der Küste Norwegens oder auch Steinkorallen-Tiefwasserriffrasen im nördlichen Atlantik bis hinauf nach Nord-Norwegen (6). Die Spezialisierungen sind hierbei jedoch völlig anderer Art, so dass wir uns vor allem mit den "Klassikern", also den tropischen Korallenriffen und ihren Vorläufern beschäftigen wollen.

DIE BIODIVERSITÄT IM RIFF

Wir sagten es bereits - bis zu einer Million verschiedene Tier- und Pflanzenarten sollen in allen Riffen unserer heutigen Erde zusammenleben. Dies sind allerdings nur wissenschaftliche Schätzungen, die meisten dieser Arten sind mikroskopisch klein und es werden noch Generationen von Wissenschaftlern damit zu tun haben, alle zu entdecken. Entdeckt sind bislang erst etwa 60.000 Arten, was dennoch eine ungeheure Formenfülle darstellt. Im Vergleich hierzu ist der tropische Regenwald vielleicht aufgrund der hohen Insektendiversität noch artenreicher, betrachtet man jedoch höhere systematische Ebenen (z.B. Familien, wie etwa die Familie der Porenkorallen) repräsentieren tropische Korallenriffe das vielfältigste und diverseste Ökosystem unserer Erde. Schließlich kommen alle Gruppen des Tierreichs im Riff vor: Einzellige Tiere, Schwämme, Hohltiere (Quallen, Korallen, Seeanemonen, Hydrozoen), Weichtiere (Muscheln, Seeschnecken, Tintenfische), Stachelhäuter (See- und Schlangensterne, Seeigel, Seelilien), Armfüßer (Brachiopoden), Moostierchen (Bryozoen), Arthropoden (Krebse, Krabben, Hummer, Seepocken) und die enorme Fülle verschiedenster Wurmgruppen, um nur die wichtigsten Wirbellosen zu nennen. Auch sind alle Wirbeltiere im oder um die Riffe herum vertreten: neben den vielfältigsten, mit etwa

5.500 Arten äußerst diversen Fischen finden sich auch Amphibien (z.B. Mangrovefrösche), Reptilien (Seeschlangen, Seeschildkröten) und natürlich auch Säugetiere (Delphine, Seekühe). Selbst bei den Pflanzen gibt es nicht nur die vielfältigsten Algen, sondern mit den Vertretern der wichtigen Seegräser auch die hochentwickelten Blütenpflanzen (7, 8, 9). Man kennt insgesamt über 3.800 Korallenarten Darunter befinden sich 1.300 Arten riffbildender Steinkorallen (8), die zu 246 Gattungen gehören (24).

Abb. 2: Einige bekanntere Steinkorallen heutiger Meere. Oben links die Fingerkoralle *Porites*, oben rechts die Geweihkoralle *Acropora*, unten links die Pilzkoralle *Fungia*, unten rechts die Salatkoralle *Agaricia*. Karibik, Fotos o.r, u.l. Lehnert .

Abb. 3. Charakteristisch für die jeweiligen Steinkorallen sind deren Skelette. Hier abgebildet sind wiederum (vgl. Abb. 2) Fingerkoralle (*Porites*, oben links), Geweihkoralle (*Acropora*, oben rechts), *Salatkoralle* (Agaricia, unten links) sowie eine Pilzkoralle (*Fungia*, unten rechts). Zollbeschlagnahmtes Material an der Zoologischen Staatssammlung München.

Besonders beindruckt diese Vielfalt und Fülle im Vergleich zum schwimmenden, schwebenden und bodenbezogenen Leben im offenen Ozean oder in den sonstigen Schelfgebieten. Natürlich leben auch dort viele Organismen, aber sowohl Artenvielfalt als auch Organismendichte reichen bei weitem nicht an die der tropischen Riffe heran. Manche sprechen sogar von den Ozeanwüsten, denen die Oasen der Riffe gegenüberstehen; kein schlechter Vergleich....

Die Struktur von Korallenriffen: Aufgabenteilung, Berufe, Infrastruktur, Energiegewinnung

Wie ist es aber möglich, dass in den tropischen Riffen nun Myriaden von Rifforganismen zusammenleben. Gibt es da überhaupt genügend Platz und genügend Nahrung? Fällt da nicht viel zuviel Abfall an? Und geht der Baustoff für die Kalkskelette der Riffe denn nicht aus? Fragen über Fragen. Wir wollen versuchen, sie durch einen Vergleich mit menschengemachten Städten zu beantworten (10). Viele Vergleichsmöglichkeiten drängen sich auf:

- In Städten wie in Riffen ist die Bevölkerungsdichte immens höher als im Umland. Deshalb wird aus Platzmangel in der Regel in die Höhe gebaut;
- Dienstleistungsberufe und eine gut funktionierende Infrastruktur sind besonders wichtig. So gibt es nicht nur in den Städten, sondern auch in Riffen Zahnärzte, Klärwerke und Müllabfuhr;
- nicht jeder kann dasselbe machen, es muss viele verschiedene Jobs geben; Innovatives ist besonders gefragt und setzt sich oft auf Kosten von Althergebrachtem bzw. wenig Innovationsfreudigem durch. Denken Sie z.B. an die Fahrradkurierdienste großer Städte. Obwohl sie im Umland den klassischen Bahn- und LKW-Transportunternehmen in der Geschwindigkeit unterlegen wären, haben sie in den Städten eine äußerst interessante Nische geschaffen und sind nicht mehr wegzudenken, werden also unabdingbar gebraucht. Im offenen Ozean hätte ein Putzerfisch, auf den wir unten zu sprechen kommen, nur wenig Überlebenschancen, im Riff hat er sich eine Nische erobert und ist für viele andere fast überlebensnotwendig geworden.

- Von allergrößter Bedeutung ist, dass der Energiehaushalt gut geregelt ist. Eine Stadt benötigt immense Energie, die auch entsprechende Verschmutzung verursacht (Abgase). Dezentrale, abgasfreie Energieproduktion an der jeweiligen Verbraucherstelle ist noch ein Fremdwort für Menschenstädte, die Unterwasserriffstädte haben dies jedoch seit mindestens 150 Millionen Jahren verwirklicht, in dem sie auf dezentrale Solarenergieversorgung umgestellt haben, worauf wir gleich eingehen werden.

Spinnen wir unseren Vergleich weiter und sehen uns mal die wichtigsten Rifforganismen moderner "Korallenstädte" an.

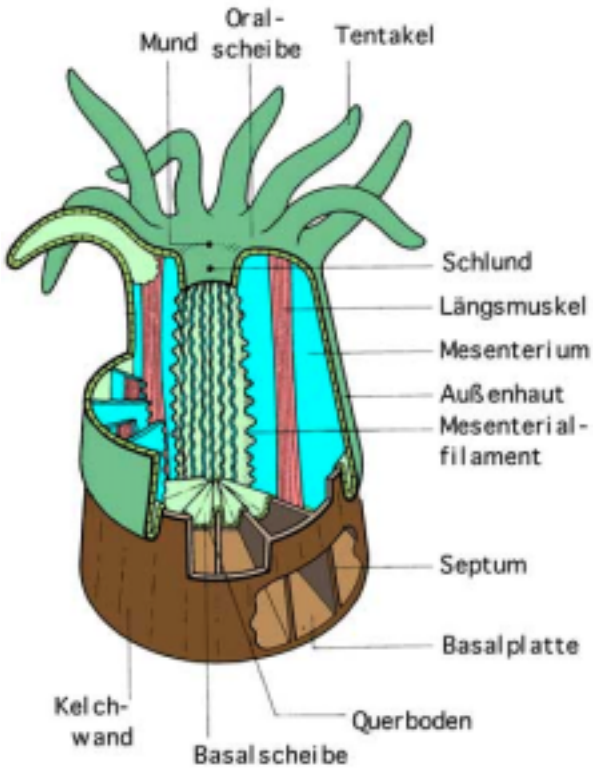

Abb. 4. Schematischer Aufbau einer skleractinen Steinkoralle (solitäre Form). Steinkorallen haben ein Außenskelett (braun) aus Kalk, welches durch Septen und z.T. Querböden weiter differenziert ist.Der Weichkörper sitzt innerhalb des Kalkkelchs, ist aber teilweise über den Rand nach außen gestülpt. Türkis: Nach außen gerichtetes Gewebe, welches bei den riffbildenden Korallen in den höheren Teilen (Tentakeln, Oralscheibe, höheres Außengewebe) einzellige Algen (Zooxanthellen) als Photosymbionten beherbergt. Hellblau: innenliegende Weichgewebedifferenzierungen. Rot. kontraktionsfähige Muskeln. Die Gesamtform des Polypen wird durch hydrostatischen Überdruck im Inneren erreicht. Der Mund dient gleichzeitig als After. *(Nach 11, verändert)*

Die Hauptbaumeister im Riff

Hierzu zählen wir die Organismen, die aus ihren Skeletten ein rigides Kalkgerüst aufbauen können, wobei das Skelett in aller Regel fest mit dem harten Untergrund verwächst; in der Wissenschaft nennen wir sie Gerüstbauer. Diese auf dem Untergrund, d.h. meist auf anderen, abgestorbenen Skeletten aufgewachsenen Gerüste bilden die Grundstruktur unserer Unterwasserstadt. In modernen Riffen sind Steinkorallen die wichtigsten Riffbaumeister. Sie können teilweise mehrere Zentimeter pro Jahr in die Höhe wachsen, im Extremfall bis zu 30 cm. Ihre Skelette bestehen aus Aragonit, einer Modifikation von Kalziumkarbonat, also von Kalk. Neben den Steinkorallen (aus der Gruppe der Scleractinia) gibt es auch noch Kalkschwämme, Kalkröhrenwürmer, aber auch viele Kalkalgen, die ähnlich feste und durch andere besiedelbare Skelette aufbauen und somit zu den Gerüstbauern zu zählen sind. Dennoch überwiegen heute die Steinkorallen, so dass man deren Lebensbedürfnisse kennen muss, um die Bedürfnisse für gesundes Riffwachstum zu verstehen.

Abb. 4 zeigt schematisch den Aufbau einer Steinkoralle. Sie besteht aus einzelnen, miteinander verbundenen Polypentieren, welche nur eine Körperöffnung am Ende haben. Diese ist von einem Tentakelkranz umgeben, die Fangarme sind mit wirksamen Nesselzellen besetzt, welche je nach Polypengröße tierische Kleinstlebewesen (Plankton) oder auch kleine Fischchen und Krebschen fangen und töten können und die Beute dann zur Körperöffnung führen. Allerdings gibt es viel zu wenig Fressbares, um die Millionen und Milliarden Korallenpolypen im Riff auch wirklich ernähren zu können. Korallen leben deshalb in Symbiose mit einzelligen, mikroskopisch kleinen Algen, welche mit Häufigkeiten bis über eine Million Individuen pro Quadratzentimeter im Gewebe der Korallenpolypen sitzen. Diese einzelligen Algen, auch Zooxanthellen genannt, produzieren durch Photosynthese aus Wasser und im Wasser gelösten Kohlendioxid Nährstoffe (Zucker, einfache Fette und andere organische Verbindungen) (12). Bis weit über 50% dieser Syntheseprodukte müssen die Pflanzen aber an den Korallenwirt abgeben, der davon sehr gut leben kann. Im Gegenzug bekommt der Untermieter einen Teil des nötigen Kohlenstoffdioxids aus der Atmung der Koralle, ihre Abfallstoffe, nämlich Stickstoff- und Phosphorverbindungen, die draußen auf hoher See Mangelware darstellen, die aber Algen wie alle anderen Pflanzen auch, unabdingbar als Dünger brauchen. Außerdem finden die Algen Schutz im Korallengewebe, was sich auch dadurch zeigt, dass sie ihre Zellulosepanzer, die sie bei Lebensweise in der offenen See besitzen, innerhalb des Korallengebes einfach "ablegen". Diese Lebensgemeinschaft ist damit

in beidseitigem Interesse, was wir als Symbiose bezeichnen. Derartige "zooxanthellate" Korallen werden damit lichtabhängig und müssen deshalb deshalb im flachen, lichtdurchfluteten Wasser leben.

Abb. 5: Auch bei fossilen Steinkorallen sind häufig noch die jährlichen Anwachstreifen zu erkennen. Die Abbildung zeigt einen Schnitt durch das Skelett einer 150 Millionen Jahre alten *Microsolena*-Koralle. Die Hell/Dunkel-Lagen stellen Jahresringe dar, die aufgrund unterschiedlicher Verkalkungsmuster während der hellen Trocken- und dunkleren Regenzeiten zustande kamen. Oberjura, Portugal, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München.

Die Korallen haben aber noch bedeutend mehr von den Zooxanthellen als nur den Erhalt von Nährlösung. Die einzelligen Algen verhindern durch ihre Chlorophyll-Pigmente Photooxidation des Korallengewebes, anders ausgedrückt, sie verhindern gefährlichen Sonnenbrand der ansonsten ungeschützten Korallen. Die Algen geben damit den Steinkorallen ihre meist grünlich bis grünbraune, manchmal auch bläuliche Farbe. Außerdem entziehen sie dem Wasser durch die Photosynthese Kohlendioxid, was die Ausscheidung von Kalziumkarbonat für die Koralle wesentlich erleichtert. Auch das direkte Weiterverwenden der von der Koralle ausgeschiedenen Orthophosphate, einem Kristallisationsgift für Kalziumkarbonat, ist hierfür sehr förderlich. Nur so ist die hohe Wachstumsrate des Kalkskeletts möglich, die bis zu mehrere Zentimeter pro Jahr, bei ganz wenigen Arten sogar bis zu 30 cm pro Jahr betragen kann. In der Regenzeit in denen der Himmel stark bewölkt ist, wachsen Korallen deshalb langsamer und auch mit einem anderen Verkalkungsmuster als in der lichtdurchfluteten Trockenzeit. Deshalb bilden sich in Steinkorallen Jahresringe im Kalkskelett (Abb. 5), bei denen man auch ablesen kann, wie alt eine Koralle ist und aus denen man aufgrund chemischer Signale auch die Wassertemperaturen früherer Zeiten im jährlichen Verlauf ablesen kann. Manche Korallen werden Hunderte von Jahren alt, die ältesten, fast 2000 Jahre alten Steinkorallen sind leider vor wenigen Jahren aufgrund von Umweltverschmutzung abgestorben.
Kalk ist in Form von gelöstem Kalziumkarbonat in genügend hohem Maße vorhanden, da die tropischen Flachwässer an gelöstem Kalziumkarbonat übersättigt sind.

Auch einige andere Rifforganismen, wie z.B. manche Kalkschwämme oder auch die Riesenmuschel *Tridacna* haben vergleichbare Symbiosen entwickelt.

Abb. 6. Viele Seeigel (aus der Gruppe der 'Regulären Seeigel') schützen die Korallenriffe vor übermäßigem Algen- und Mikrobenwuchs, indem sie die Skelette abweiden. Dies war auch in der Erdgeschichte nicht anders. Die Abbildung zeigt *Acrocidaris nobilis* aus dem Oberjura der Schweiz. Diese Form war an hochenergetische Riffmilieus angepasst, wie die Stachelverdickungungen sowie sekundäre Skelettschutzplatten zeigen. Er ähnelt damit dem heutigen Hochenergie-Riffseeigel *Colobocentrotus atratus*. Gehäusedurchmesser ohne Stacheln 4 cm. Priv.-Slg. Zbinden, Bern.

Das Gartenbauamt im Riff

Die harten Kalkskelette der Korallen sind ein hervorragendes Substrat für andere festgewachsene Organismen, die dem Riff erst seine Farbe geben. Seeanemonen, Leder- und Hornkorallen, aber auch Weichalgen wachsen gerne darauf. Gerade die Weichalgen locken die pflanzenfressenden Organismen, insbesondere die Rifffische an. Diese wiederum locken die räuberischen Fische an, so dass das Nahrungsnetz immer komplexer wird. Riffe besitzen einen sprichwörtlichen Fischreichtum, sehr viele leben dort dauerhaft, andere leben in der Lagune oder in der Hochsee und kommen nur zum Fressen ins Riff oder haben dort ihre Kinderstube. Fische und andere mobile Organismen können sich gut im Korallengeäst verstecken, aber auch so wird der Platz knapp. So gibt es meist zwei Typen von Fischen, die tagaktiven und die nachtaktiven. Beide benutzen häufig dieselben Ruheverstecke, nur eben zu unterschiedlichen Zeiten.

Algenabweidende Fische, aber auch andere algenweidende Rifforganismen wie Diademseeigel sind unabdingbar, um den Weichalgenwuchs zu kontrollieren und immer wieder genügend freie Hartflächen zu schaffen (Abb. 6). Auf diesen können sich Korallenlarven niederlassen, nachdem sie zuerst als Plankton im Wasser getrieben sind und dadurch für die Ausbreitung der Riffe förderlich sind. Besonders effizient sind auch die Papageifische, die v.a. kranke und alte Korallenskelette förmlich abnagen und dabei immer wieder freie "Baugrundstücke" schaffen.

Baustoffrecyling

Korallen und andere kalkskelettbildenden Organismen können krank werden und absterben. Der Kalk wurde mit viel Energieaufwand produziert und wird deshalb im Riff auch wieder recycelt. Viele Organismen aus den verschiedensten Gruppen können Kalk zerbohren und in Kalksand oder größere Kalkstückchen zerlegen. Hierzu zählen Bohrschwämme, Bohrwürmer und Bohrmuscheln. Das Lockermaterial wird überwiegend in die Lücken und Kavernen im Riff gewaschen. Es erhöht somit die Festigkeit im Riff und fördert das Hochwachsen des Riffes.

Abb. 7 : Der hier orangerote Bohrschwamm *Cliona* zerbohrt alte bzw. abgestorbene massive Steinkorallenkolonien. Das Zerbohren produziert feinen Kalksand. Karibik, Panamá.

Mörtelmeister

Etliches des durch Bohrorganismen geschaffenen sowie von Wellen produzierten Lockermaterials bleibt jedoch einfach auf dem Riff liegen und würde durch den Wellenschlag wie Sandpapier wirken, also die filigranen Korallenpolypen und andere Rifforganismen einfach abschmirgeln. Die sogenannten Riffbinder verhindern dies, indem sie einfach über loses Material wachsen, selbst ein hartes Kalkskelett ausscheiden und dadurch die Gesamtfestigkeit im Riff erhöhen. Sehr wirkungsvoll sind manche Formen der kalkskelettbildenden, inkrustierenden Rotalgen, die sogenannten corallinen Rotalgen, welche sogar allerhöchste Wasserenergie vertragen können. In den kleinen Rifflücken wachsen Mikrobenfilme aus Cyanobakterien und anderen Bakterien. Sie scheiden einen zuckerreichen Schleim aus, dessen chemische Eigenschaft wie ein Katalysator wirkt und Kalkfällung hervorruft. So verkalkt und verhärtet das Riff auch von innen aus seinem Lückensystem heraus.

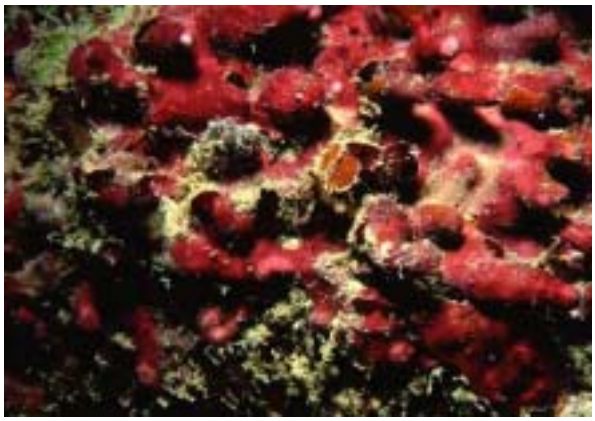

Abb. 8: Coralline Rotalgen bilden ebenfalls ein hartes Kalkskelett. Sie können damit lockeres Material überwachsen und verfestigen. Lizard-Island, Großes Barriere-Riff, Foto, R.-W. Müller, Stuttgart.

Abb. 9: Schwämmme, wie hier Weichschwämme aus einem karibischen Korallenriff in Panamá, sind effiziente Wasserfiltrierer. Sie entnehmen feinste organische Partikel bis hinunter zu Bakteriengröße, um sich davon zu ernähren. Sie haben damit eine wichtige Funktion zur Reinhaltung des Wassers im Riff. Zudem sind Weichschwämme und viele andere Rifforganismen für die pharmazeutische Industrie von großem Interesse.

Klärwerke
Zooxanthellate Korallen sind aufgrund ihrer Symbiose lichtabhängig, was die alte Bezeichnung "Blumentiere" wieder in ein aktuelles Licht rückt. Wegen der Lichtabhängigkeit ist sehr sauberes Wasser unabdingbar. Dies wird insbesondere dadurch geregelt, dass eine Vielzahl von Rifftieren das Wasser nach Partikelchen durchkämmt, um festzustellen, ob Fressbares dabei ist. Hierzu zählen die meisten Leder- und Weichkorallen, sehr viele Muscheln, viele Wurmarten, Seelilien, Moostierchen und insbesondere die Schwämme. Schwämme sind besonders wirksame, aktive Filtrierer, da sie Wasser durch ihren Körper hindurchpumpen - ein handtellergroßer Schwamm manchmal eine ganze Badewanne voll in nur wenigen Stunden - und oft auch nicht fressbares Material wie Silt und Sand aus dem Verkehr ziehen.

Und noch jede Menge weiterer Jobs...
Wie Sie sehen, hat die Natur das Ökosystem Riff wirklich sehr effizient eingerichtet, aber die spannenden Symbiosen, Ernährungs- und Verteidigungsmöglichkeiten sind noch längst nicht erschöpft. Es ist schlichtweg faszinierend, was sich die Natur da hat einfallen lassen. Nur wenige weitere Beispiele sollen uns genügen:
Putzerfische und Putzergarnelen reinigen große Riffische von Parasiten und Essensresten zwischen den Zähnen. Die Riffische, darunter auch sehr große Raubfische, stellen sich förmlich an den sogenannten Putzerstationen an, bis sie an die Reihe kommen. Es gibt aber auch falsche Zahnärzte, die sog. Schleimputzerfische. Diese imitieren Putzerfische und können sich dadurch den großen Fischen nähern. Dort beißen sie aber dann ein Stück Fleisch oder Auge aus dem verdutzten Fisch und machen sich davon. Damselfische haben eine "Kleingärtnermentalität" entwickelt; sie bewachen, pflegen und verteidigen Weichalgenflächen, von denen sie sich ernähren.
Viele Organismen ohne hartes Kalkskelett produzieren giftige Stoffe (z.B. Schwämme, viele Weichkorallen) oder bauen stachelige Nadeln im Weichgewebe ein (z.B. Stacheldrahtkoralle), um nicht gefressen zu werden. Häufig warnen Signalfarben vor Giften. Manche benutzen jedoch Signalfarben, ohne selbst giftig zu sein, andere, wie z.B. manche Schnecken, fressen giftiges Getier, um selbst giftig zu werden. Wenn Sie diese Beispiele faszinieren, lesen Sie doch etwa im Buch von Werner Grüter (9) oder in anderen, im Literaturverzeichnis angegebenen Artikeln weiter, um viele sonstige Beispiele kennenzulernen!

DER LEBENSRAUM MODERNER KORALLENRIFFE

Die Analyse der Rifforganismen, speziell der Bedürfnisse von Steinkorallen, macht es uns einfach, den Lebensraum heutiger Korallenriffe zu verstehen:

Tropische Korallenriffe
- wachsen im warmen Wasser, da nur dort die Kalkausscheidung genügend erleichtert ist. Sie sind damit etwa in einem Gürtel zwischen 20 Grad nördlicher und südlicher Breite beheimatet.
- wachsen im flachen Wasser, da nur dort genügend Licht vorhanden ist. Häufig sind sie bis zur Wasseroberfläche aufgewachsen, das Optimum findet sich etwa in 10-30 Metern Wassertiefe. Sie finden sich also enlang von Festlands- und Inselküsten, oder auf submarinen Erhebungen, etwa versunkenen bzw. abgetragenen Vulkanen.
- benötigen klares Wasser, weil ansonsten auch wieder zu wenig Licht vorhanden ist. Sie finden sich deshalb nicht vor großen Flussmündungen, wie etwa dem Amazonas.
- vertragen keine Nährstoffe. Sie haben sich durch die Entwicklung der Photoysmbiose mit einzelligen Algen an sehr oligotrophes, also sehr nährstoffarmes Wasser angepasst, ein evolutiver Prozess, der unumkehrbar ist. Sie finden sich also nicht in den nährstoffreichen Auftriebs-Gebieten vor den Westküsten der Kontinente.

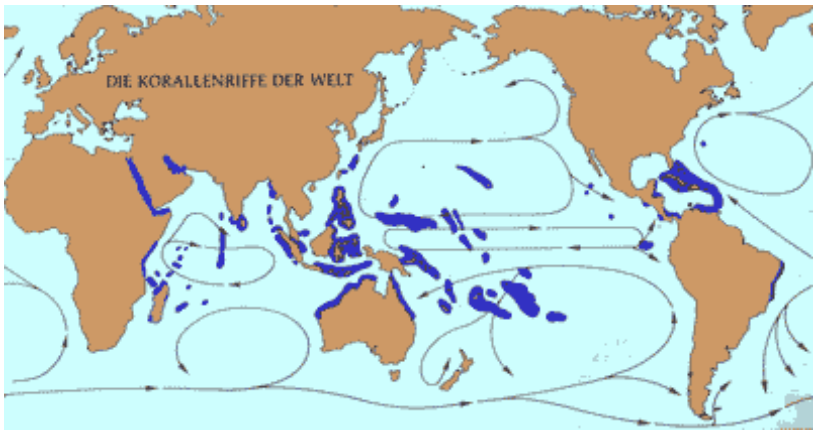

Abb. 10: Die Hauptverbreitung tropischer Korallenriffe (blau) sowie die wichtigsten Meeresströmungen. Erläuterungen siehe Text. *(nach 18, verändert)*

Im Einzelnen können die Bedingungen deutlich schwanken. Damit ein Riff noch besonders tief wachsen kann, muss das Wasser eben besonders klar sein. Wenn etwas mehr Nährstoffe vorhanden sind, müssen deutlich mehr algenabweidende Tiere zugegen sein, um das Gleichgewicht zu sichern. Auch kürzere, kräftige Störungen, wie etwa Schäden durch Wirbelstürme oder El Niño-Ereignisse können wieder repariert werden, sofern ansonsten keine gravierenden Vorschädigungen vorliegen. Stimmen jedoch die Grundbedingungen über längere Zeit nicht, ist das Riff verloren. Leider sind wir derzeit auf dem besten Wege dazu, dieses faszinierende Ökosystem stark zu dezimieren, wenn nicht gar auszurotten, worauf wir in den nächsten beiden Kapiteln kurz eingehen.

RIFFGEFÄHRDUNG UND RIFFSCHUTZ - WEN GEHT DIES ETWAS AN?

Die Zahlen zum Gesundheits- bzw. besser Krankheitszustand der heutigen Riffe sind erschreckend. 70% aller Riffe sind schwer geschädigt (13, 14), das El Niño-Ereignis 1998 war das Schwerste bisher überlieferte und hat in manchen Riffregionen Absterberaten bis zu 95% ausgelöst (15), im Jahr 2050 gibt es nach der Meinung vieler Wissenschaftler möglicherweise keine Riffe mehr. Auch wenn diese Zahlen teilweise umstritten sind, da die Beobachtungszeiten einfach noch sehr kurz sind - Riffforschung gehört mit zu den jüngsten Wissenschaftszweigen - ist der Trend eindeutig: Unseren Riffen geht es extrem schlecht. Dass es hier nicht "nur" um ein imposantes Ökosystem geht, sondern auch um den Verlust wesentlicher Ressourcen und Vorteile für die ganze Menscheit, sei kurz angesprochen (16):

- Riffe sind ein natürlicher Küstenschutz und schützen Tausende von Kilomentern tropischer Festlands- und Inselküsten vor Hurrikanen und Meeresspiegelanstieg. Ohne intakte Riffe wären viele dicht besiedelte Küsten rasch abgetragen. Gesunde Riffe können mit jedem Meeresspiegelanstieg Schritt halten und können somit flachliegende Hinterländer weiterhin schützen.

Der pazifische Instelstaat Tuvalu überlegt derzeit die Evakuierung seiner 11.000 Einwohner, weil bei jedem Hurrikan das Wasser höher steigt und immer mehr Land auf den kleinen Inseln verloren geht. Das besonders Makabre dabei: es ist kaum bekannt, dass es Probleme gibt, die Tuvalu-Einwohner in anderen Ländern zu übernehmen, aber erregt diskutiert wird bereits von den Juristen, was aus der Internet- Domain .tv werden soll, wenn der zugehörige Staat von der Landkarte verschwunden sein wird.....(17, 18).

- Rifforganismen ernähren Milliarden von Menschen. Wie wir bereits oben gesagt haben, sind Riffe nicht nur dauerhaft dicht besiedelt, sondern auch die Lebensgrundlage für viele Hochseefische und Lagunenfische, die den Menschen als Nahrung dienen.
- Riffe sind ein enormer Wirtschaftsfaktor. Viele tropische und subtropische Länder leben ganz oder teilweise von Tourismus. Dieser hängt zu einem guten Teil von intakten Riffen ab. Obwohl stark zunehmend, sind Riffschnorchler und Taucher nach wie vor eine Minorität innerhalb der Touristen. Aber auch all die vielen anderen Touristen tropischer und subtropischer Länder blieben womöglich aus: Es gäbe kaum mehr Lagunen, wären viele Palmen-Sandstrände sofort abgetragen, wären da nicht die intakten Riffe als Sandproduzent und natürlicher Wellenschutz. Ein Wirtschaftsproblem nur dieser Länder? Denken Sie daran, wieviel Geld auch von deutschen Reiseveranstaltern, Fluggesellschaften, Sportausrüstern, Tauchschulen und Reisebuchschreibern damit verdient wird!
- Riffe sind eine unschätzbare medizinische Ressource. Gerade weil Rifforganismen so eng aufeinander leben, müssen sie sich vor Krankheiten und voreinander schützen. Sie produzieren deshalb hochwirksame Wirkstoffe, die für die pharmazeutische Industrie von höchstem Interesse sind. Die Skala reicht von Prostaglandin für Herz-

/Kreislauferkrankungen und Geburtserleichterungen über natürliche Antibiotika bis hin zu möglichen Mitteln im Kampf gegen Aids und Krebs. Auch Knochenersatz aus Korallenskeletten wird zunehmend eingesetzt, da hierbei besonders selten Abwehrreaktionen auftreten.

Obwohl es also Gründe genug gibt, Riffe zu schonen, wird mit den Riffen bewusst und unbewusst sehr unvernünftig umgegangen. Dieser Artikel kann die Riffe nicht retten, aber vielleicht ein bisschen dazu beitragen, das Bewusstsein dafür zu schärfen, wie global nicht nur unsere heutige Ökonomie wird, sondern immer schon auch das System Erde gewesen ist. Was wir hier zu Hause tun, kann Riffe am anderen Ende der Welt gefährden, was wiederum auch auf uns zurückfallen kann und wird. Die wesentlichen Gefährdungen liegen hier (5, 13-16, 19):

- Gefährdung durch Tauch- und Schnorcheltouristen: Anfassen von Rifforganismen, Stehen auf Rifforganismen, Gasblasen aus dem Tauchgerät, Aufwirbeln von Sediment, Abfall im Riff, Füttern von Riffischen, insbesondere aber Ankerwerfen ins Riff gefährdet die empfindlichen Rifforganismen immens. Hierbei ist insbesondere die Dauerbelastung das Problem. Sie sollten also vor jeder Ausfahrt fragen, ob Ankerbojen vorhanden sind und ob die Tauchführer ökologisch geschult sind.
- Indirekte Gefährdung durch Tourismus: Einleitung von Abwässern und Abfall, Versprühen von Insektiziden am Strand, "Gewinnung" von Souvenirs aus dem Riff; die Liste liese sich beliebig verlängern. Kaufen Sie insbesondere keine Rifforganismen als Souvenirs, auch nicht hier in Europa. Selbst wenn die Arten nicht geschützt sein sollten, erhöhen Sie den Nachfragedruck doch enorm. Viele Riffe sind durch reinen Souvenirabbau inzwischen komplett verschwunden.

Abb. 11: Beispiel für ein stark geschädigtes Riff. Verschiedene Weichalgen überwuchern die massigen *Montastrea*-Korallenkolonien. Hier ist das ökologische Gleichgewicht erheblich gestört. Ursache ist vermutlich Überdüngung (welche zu vermehrtem Weichalgenwachstum führt) bzw. Überfischung (welche durch zu geringe Abweidung von Weichalgen durch herbivore Fische verursacht wird). San Andres, Karibik, Kolumbien.

- Überfischung und falsche Fischereimethoden: Wir haben es schon erörtert: kein gesundes Riff ohne gesunden Fischbestand (und umgekehrt). Neben der generellen Überfischung wird in Riffen auch mit Dynamit und Blausäure gefischt. Hierbei werden die Fischschwärme in enge Riffbereiche getrieben. Dynamit zerreist die Schwimmblase, die Fische können aufgesammelt werden. Natürlich werden dabei auch die Riffe direkt sehr geschädigt. Cyankali betäubt die Fische, die sich aber häufig dank eines guten Nierensystems davon erholen. Diese Fische gelangen dann in den Aquarienhandel oder in Restaurants. Es ist schwer, diese Praktiken trotz teilweise vorhandener Verbote abzustellen. Einerseits bringen Lebendfische enorme Gewinne ein, da ein entsprechendes Geschäftsessen in Südostasien zu einer Prestigeangelegenheit geworden ist, andererseits fehlen Erwerbsalternativen durch fehlende Umschulungs – und Erwerbsmöglichkeiten der Fischer vor Ort.
- Gefährdung durch Abwässer und Landwirtschaft: Gerade in Ländern der Dritten Welt fehlen häufig Kläranlagen, so dass Abwässer auch von Großstädten oft ungeklärt in die Meere eingeleitet werden. Auch hat die landwirtschaftliche Düngung selbst in diesen Gebieten stark Überhand genommen. Nährstoffreiche Abwässer fördern die Veralgung der Riffe durch Makro- und Fadenalgen; die algenabweidenden Fische können ihre Aufgaben nicht mehr erfüllen, zumal sie häufig oft selbst stark dezimiert sind. Die Korallen werden von Weichalgen überwuchert und sterben ab (Abb. 11).
- Gefährdung durch Schlickeintrag (Bautätigkeit, Regenwaldabholzung). Intensive Bautätigkeit fördert die Einleitung von Staub und Schlick in küstennahe Gewässer. Diese werden zu trüb, so dass die Riffe aus Lichtmangel absterben. Auch Regenwaldabholzung weit im Hinterland fördert die Bodenabwaschung. Dieses Schlickmaterial gelangt letztendlich wiederum in die Küstengewässer und bringt das Riffwachstum durch Wassertrübung sowie direkten Absatz des Materials auf dem Riff zum Erliegen.
- Gefährdung durch Temperaturerhöhung: Auch wenn Korallenriffe hohe Wassertemperaturen benötigen, dürfen diese nicht

aus dem Ruder laufen. So können Riffe auch durch natürliche Temperaturschwankungen wie den El Niño-Effekt gefährdet werden. Die Korallen geraten unter Stress und empfinden die lebensnotwendigen, in ihrem Gewebe lebenden einzelligen Algen als Fremdkörper. Sie stoßen sie aus und berauben sich damit ihrer Ernährungsgrundlage. Halten die überhöhten Wassertemperaturen länger an oder finden mehrere Temperaturspitzen hintereinander statt, verhungern die Korallen. Andernfalls kann eine Rückbesiedlung durch die Zooxanthellen erfolgen. Die Auswirkungen sind umso schädlicher, je stärker die Riffe bereits vorgeschädigt waren. Außerdem ist nicht klar, ob bzw. in welcher Weise der natürliche El Niño-Effekt durch den menschengemachten Treibhauseffekt noch verschlimmert wird. Wassertemperaturen bis über 40 Grad traten z.B. 1998 in vielen Riffgebieten auf. In den Malediven starben lokal bis über 90% der Riffe ab (15).

Mehr Informationen zu Riffgefährdung und Riffschutz finden Sie in den oben angegebenen Publikationen.

DIE ENTWICKLUNG DER KORALLENRIFFE DURCH DIE ERDGESCHICHTE

Nicht nur moderne Riffe sind faszinierend, auch die fossilen sind es, haben sie doch das Geschick unseres Planeten wesentlich mitgesteuert. Auch für das Verständnis des modernen Ökosystems Riffe ist es unabdingbar, fossile Riffe zu verstehen, sind doch die heutigen Riffe ein Evolutionsprodukt ihrer Vorfahren. Dieses Kapitel möchte exemplarisch einige aktuelle Themen aus den eigenen Forschungsbereichen kurz darstellen, um daraus einen roten Faden zu den heutigen Riffen zu spinnen.

Die Anfänge - Erstes Leben = erste Riffe.

Das Alter unserer Erde kann man mit etwa 4 Milliarden Jahren angeben. Seitdem waren die Urgesteine genügend abgekühlt, so dass sich eine feste Kruste sowie der Urozean bilden konnte. Erste direkte Lebensspuren stammen aus Gesteinen mit Altern zwischen 3.6 und 3.9 Milliarden Jahren. Überliefert wurden zum einen kleine Kügelchen, deren Form, Größenverteilung und Teilungszustände an primitive Bakterien erinnert (20). Zum anderen finden sich annähernd gleichalte feinlaminierte, nach oben gewölbte Kalkskrustenbildungen (21), die dann in späteren vergleichbaren Bildungen (ab ca. 2.5 Milliarden Jahren) Blaualgenfäden und weitere organische Strukturen zeigen (22). Diese krustig-laminierten Gebilde gibt es auch heute noch, sie werden als Stromatolithen bezeichnet und wachsen heute unter Situationen, in denen normale Korallenriffe nicht wachsen können, also zum Beispiel in der übersalzenen Walfischbucht (Australien) oder in Süßwasserbächen um den Chiemsee. Solche Stromatolithen waren im Präkambrium aber mangels Konkurrenz in allen Meeren verbreitet und stellen die ersten Riffstrukturen überhaupt dar. Die ersten Stromatolithen wurden durch anaeorbe Bakterien gebildet, später übernahmen Blaualgen (Cyanobakterien) die wesentliche Rolle. Cyanobakterien produzierten zunehmend Sauerstoff und enfernten durch Kalkkrustenfällung überschüssiges Kalzium aus den Urozeanen. Damit schufen die primitiven Urriffe die Grundlage der Entwicklung höheren Lebens. Eine Varietät gab es vor ca. 2.5 Milliarden Jahren, als Eisenbakterien großmaßstäblich mit Hilfe der ersten verfügbaren, durch Cyanobakterien geschaffenen Sauerstoffspuren, Eisen in Form von Eisenoxiden fällten (20). Diese speziellen Eisenstromatolithen werden auch als gebänderte Eisenerze bezeichnet und stellen die wichtigsten Eisenerzvorkommen überhaupt dar. Also haben diese frühen Riffe auch die Grundlagen für unsere Industrialisierung geschaffen.
In der Regel sind aber die Stromatolithen wie auch alle anderen Rifftypen kalkig entwickelt. Bis vor etwa 700 Millionen Jahren vertraten diese Mikrobenriffe den einzigen Rifftyp auf der Erde.

Abb. 12: präkambrischer Stromatolith aus Kanada, gebildet aus Cyanobakterien und anderen einfachen Mikroben, Bayerische Staatssammlung. für Paläontologie und Geologie, Breite ca. 20 cm.

Die weiteren großen Erfindungen der Riff-Evolution

Die Mikrobenkrusten der Riffe konnten nur begrenzt rasch nach oben wachsen, flächiges Wachstum war deutlich bevorzugt. Im jüngsten Präkambrium entwickelten sich aber nun auch andere, stärker nach oben wachsende, sessile Organismen, die von einem Skelett gestützt waren. Dies waren zunächst Schwämme mit

einem Kieselnadelskelett, rasch kamen dann auch Schwämme mit Kalkskelett (Archaeocyathiden, Stromatoporen) hinzu, seit etwa 500 Millionen Jahren auch frühe Steinkorallengruppen (Bödenkorallen: Tabulata, Rübenkorallen: Rugosa). Damit war auch für Rifforganimen die enzymatische Kalkausscheidung entwickelt (23). Cyanobakterien und andere Mikroben induzieren nur eine anorganische Verkalkung - quasi wie ein Katalysator - aufgrund der Molekülstruktur der von ihnen produzierten Schleime. Mit dem Auftreten der Schwämme und Korallen konnten Riffe nun eine irregulärere Oberfläche entwickeln, bevorzugt nach oben wachsen, aber auch Lockersedimente in Riffvertiefungen akkumulieren, was das Höhenwachstum wiederum erleichterte. Allerdings wurde die Energiegewinnung damit überwiegend umgestellt. Die Korallen fingen sich mit Tentakeln Plankton ein, filtrierten also Nahrung aus der Wassersäule. Wer dabei am höchsten wuchs, hatte die beste Fangposition. Hochwachsende Arten entwickelten sich deshalb rasch. Allerdings führe dies vor allem bei den Einzelformen der Rübenkorallen zu Instabilität. Oft ist überliefert, dass solche Korallen umfielen und dann in anderer Richtung weiterwuchsen, was in Form von Wachstumsknicken überliefert ist.

Abb.13: Angewitterte devonische Rübenkoralle. Deutlich zu sehen sind die internen Septen und Querböden. Die Einzelkoralle kippte während des Wachstums um und wuchs im 90°-Winkel weiter nach oben, bevor sie bei der Einbettung wieder umkippte (Blick auf Schichtfläche). Breite des Ausschnitts 40 cm. New York State, USA.

Abb. 14: Sehr einfach strukturierte Bödenkorallen (Tabulata) (oben, Mitte) sowie Kalkschwämme (Stromatoporen, unten) aus dem Paläozoikum (Silur von Kanada). Das Korallenwachstum wurde durch erhöhte Sedimentation beendet, wie die Überschüttung mit feinem Kalkschlamm anzeigt. Breite des Hammerstils. 4 cm.

Während des Paläozoikums, insbesondere während des Silurs und Devons entwickelten sich bereits imposante Riffgebilde, die uns auch genau anzeigen, welche Kontinente früher in den Tropen lagen (24). Man kann häufig wie in heutigen Riffen zwischen Vorriff, Riffkern, Rückriff und Lagune differenzieren. Bekannte paläozoische Riffe finden sich z.B. in Australien, Kanada und USA, aber auch auf der Insel Gotland oder in der Eifel. Auch aus diesen frühen Korallenriffen sind uns einige Symbiosen bekannt, so z.B. zwischen Korallen und Würmern oder Korallen und Schnecken. Allerdings waren die Riff-Lebensgemeinschaften noch nicht so speziell ausgebildet wie heute. Viele Korallenarten kann man sowohl innerhalb der paläozoischen Korallenriffe, als auch in Nichtriff-Bereichen auf dem Schelf finden, während dies heute von seltenen Ausnahmen abgesehen nicht vorkommt. Damit scheint es manchmal nur die deutlich höhere Korallen- und Kalkschwammdichte zu sein, die das Höherwachsen ausmacht und die paläozoischen Korallenriffe von anderen Lebensgemeinschaften unterscheidet, während wir heute diskrete Riffvergesellschaftungen von anderen Lebensgemeinschaften allein schon aufgrund von Riff-Indikatorarten unterscheiden können.

Abb. 15: . Blick auf das Schlernplateau (links) und die Seiseralm (rechts), Dolomiten, Italien. Der Schlern stelle eine mitteltriassische Karbonatplattform vergleichbar mit den heutigen Bahamas dar. Ganz links lag die Lagune, etwa an der Abhangkante lag das Riff, der Abhang wird von Riffschuttmaterial des Vorriffs gebildet, in dem auch große Blöcke (Cipit-Blöcke) vom Riff ins tiefe Wasser abgerutscht sind. Die Seiseralm (rechts) spiegelt ungefähr die relative Position des Meeresbeckenbodens wieder. Das Gebirgsrelief entspricht heute damit im wesentlichen dem untermeerischen Reliefs zur mittleren Triaszeit. Im Unterschied zu heutigen tropischen Riffen bestanden die Mitteltriasriffe vor allem aus gekammerten Kalkschwämmen (Sphinctozoen), Mikrobenkrusten und weiteren kleinwüchsigen Organismen.

Wann die Photosymbiose erfunden wurde, also die wechselseitig notwendige Lebens-gemeinschaft mit einzelligen Algen im Korallengewebe ist unter Fachleuten sehr umstritten. Viele Riff-Forscher gehen davon aus, dass dies bereits für paläozoische Korallen und Stromatoporen gilt, allerdings fehlt der gesicherte Nachweis bisher. Sollten sie nicht photosymbiontisch gewesen sein, müssen wir sicherlich deutlich andere Lebensbedingungen als für heutige Riffe annehmen, insbesondere die Verfügbarkeit von mehr Nährstoffen als heute. Dafür spricht, dass paläozoische Korallenassoziationen häufig auf tonig-mergeligem Boden wuchsen und dass vor allem die korallendominierten Assoziationen nicht bis ins flachste Wasser vorstießen. Möglicherweise verfügten die Stromatoporen, also eine bestimmte Gruppe von Kalkschwämmen bereits über Photosymbionten, nicht aber die paläozoischen Korallen.

Abb. 16: Ausgezeichnet erhaltene Hirnkoralle (*Microphyllia*) aus der höheren Jurazeit. Kelchbreite ca. 0,8 cm. Gerstetten. Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Foto Schweigert, Stuttgart.

Unsere modernen Steinkorallen aus der Gruppe der Scleractinia gibt es erst seit dem Mesozoikum, genauer seit der mittleren Trias, nachdem die alten Formen ausgestorben waren (siehe unten). Eine besonders rasche Entfaltung gab es während des Jura, wobei während der Zeit des Höheren Juras bis über 200 Steinkorallengattungen vorhanden waren (25). Dies entspricht in der Größenordnung dem heutigen Stand. Jurakorallen zeigen bereits alle Kriterien für das Vorhandensein von Photosymbionten (Wuchsformanpassungen je nach Wassertiefe, typische Jahresstreifenmuster (vgl. Abb. 5), Isotopencharakteristika, komplexen Aufbau, Abb. 16), allerdings wuchsen sie noch deutlich langsamer und lebten ebenfalls oft auf tonreichen, d.h. auch nährstoffreichen Sedimenten (Abb. 17). Die Symbiose war damit noch nicht so optimiert wie heute, und tatsächlich war die Zeit des höheren Jura eine Experimentierphase zur Eroberung möglichst vieler Bereiche durch Riffe.

Abb. 17: Kleine oberjurassische Koralleniffe, welche auf einer harten Kalksandschicht aufwuchsen und während toniger Sedimentation weiterwuchsen. Dieses Milieu ist für moderne Korallenriffe untypisch. Hammerlänge 28 cm. Ausschnittt zeigt Detail der Riffkorallen. Querschnitt der Korallenkelche 0.8 cm. Zentralportugal.

Verschiedenste Korallenrifftypen wuchsen vom sehr flachen bis ins etwas tiefere Wasser, häufig eben auch auf nährstoffreichen Sedimenten, oftmals unter erhöhten Sedimentationsraten (26). Nur spezielle Rifftypen, die sehr reich an Kalkschwämmen aus der Gruppe der Stromatoporen waren, lebten in Hochseelebensräumen, wie wir es heute für die meisten Riffe kennen. Das Klima war so ausgeglichen, dass Warmwasser-Korallenriffe bis in Breiten von über 60° auftraten (27) (Abb. 18), während sie heute fast ausschließlich innerhalb der Rossbreiten liegen. Im tieferen Wasser wurden die Korallenriffe von Kieselschwammriffen abgelöst (Abb. 19), in Bereichen mit sehr vielen Nährstoffen (Eutrophierung) bzw. gar Sauerstoffmangel wuchsen immer noch Riffe in Form von Mikrobenriffen, die uns an die Urzeit der Erde erinnern. Das Rifffenster, also der Toleranzbereich der möglichen Verbreitung von Riffen sah damit zur Jurazeit noch deutlich anders aus als heute, obwohl bereits die modernen scleractinen Steinkorallen dominierten und viele Korallenfamilien, die wir auch heute noch kennen, bereits vorhanden waren (26).

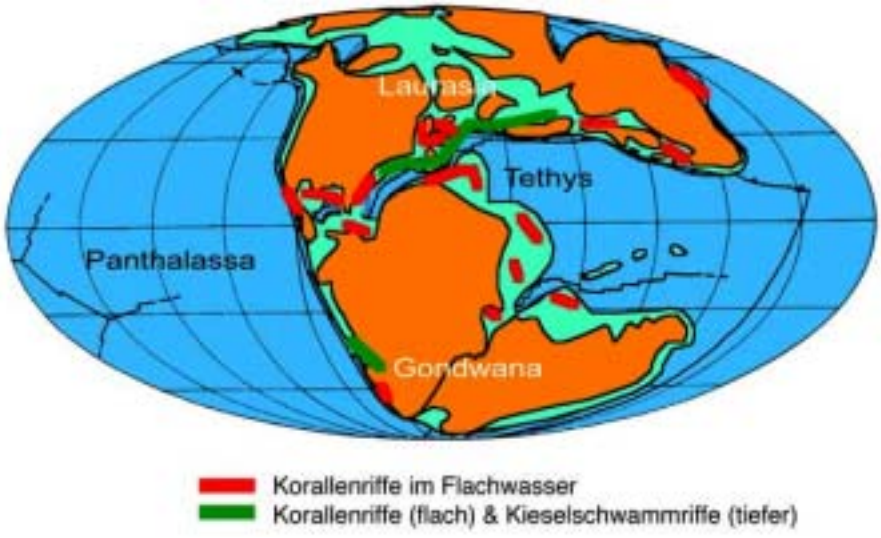

Abb.18: Globale Verbreitung der Riffe während der höheren Jurazeit (vor etwa 150 Millionen Jahren). Die Erde bestand aus dem Superkontinent Pangaea mit Nordteil Laurasia und Südteil Gondwana. Dem Pazifikvorläufer Panthalassa stand die äquatoriale Tethys mit ihren Randmeere (türkis) gegenüber. Die Flachwasserkorallenriffe wurden insbesondere entlang des Tethysnordrandes von Kieselschwammriffen des tieferen Schelfs begleitet. Subtropische Korallenriffe traten auch in sehr hohen Paläobreiten (wie z.B. Südargentinien und Patagonien) auf. Dies deutet auf die enorme klimapuffernde Wirkung des Meeresspiegels hin, der etwa 150 Meter höher als heute lag. *(aus 26, verändert).*

Abb. 19: Extrem großer Kieselschwamm aus dem Oberjura. Während der Jurazeit bildeten derartige Kieselschwämme zusammen mit Mikroben und Kalkschlamm spezielle Kieselschwamm-Riffe auf dem tieferen Schelf. Hammerhöhe 28 cm.. Gosheim, Schwäbische Alb.

Das Experimentieren der Natur ging sogar soweit, dass sich während der Kreidezeit spezielle Muscheln, die sog. Rudisten entwickelten, die wie Austern festzementiert waren, aber wie Korallen vor allem konisch nach oben wuchsen (28). Höchstwahrscheinlich verfügte diese zusammen mit den Dinosauriern ausgestorbene Muschelgruppe ebenfalls über Photosymbionten. Die korallenartigen Rudisten-Muscheln verdrängten die Korallenriffe des Jura aber nicht vollständig, sondern ergänzten nur das Riffspektrum (siehe unten).

Die letzte Erfindung auf dem Weg zu modernen Korallenriffen war die Entwicklung der corallinen Rotalgen (vgl. Abb. 8) sowie ihrer Anpassung an höchstenergetische Milieus. Einfache Kalkrotalgengruppen (die sog. Solenoporen) kennen wir zwar bereits seit dem Paläozoikum, sie waren für den Riffabbau aber selten von großer Bedeutung. Die inkrustierenden corallinen Kalkrotalgen entwickelten sich mit Vorläufern seit dem höheren Jura, wurden aber erst in der höheren Kreide langsam in Riffen wichtiger. Sie können effizienter als alle anderen Lockersedimente überkrusten und ermöglichen damit die Inkorporierung vieler Schuttbereiche in die Riffkörper. Erst seit dem mittleren Tertiär, also vor etwa 15-20 Millionen Jahren entwickelten sich hierbei Formen, die höchste Wasserenergie vertragen. Diese Rotalgen können nun auch in stark wellenexponierten Riffen bis zur Wasseroberfläche aufwachsen und Kalkkrusten abscheiden. Erst dadurch konnten sich Flachstwasser-Riffkämme bilden (28). Diese trennen das offene Meer mit seiner hohen Wellenenergie ausgezeichnet von innerliegenden Bereichen ab. Diesen Kalkrotalgen verdanken wir die paradisisch ruhigen Lagunen, obwohl gleichzeitig vor dem Riff gewaltigste Hochseebrecher auflaufen können.

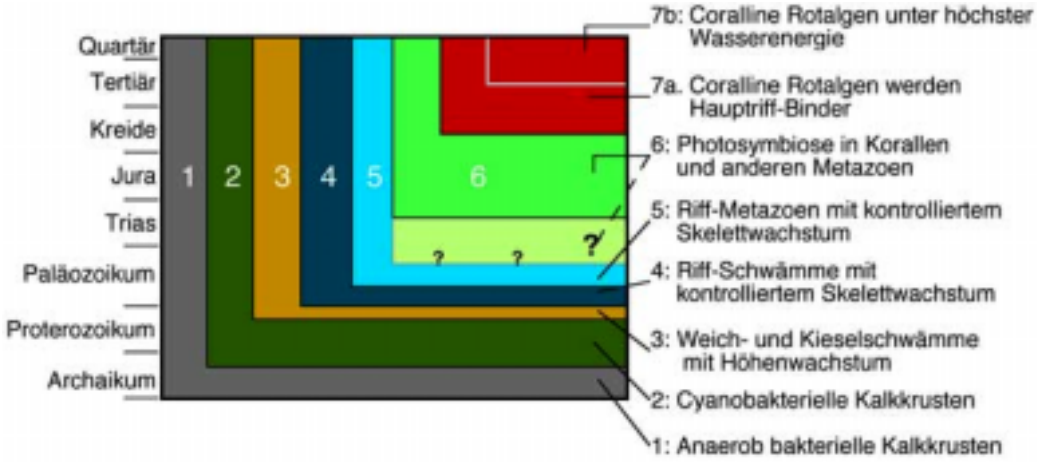

Abb. 20: Die Entwicklung der wichtigsten strukturellen Riffbausteine während der Erdgeschichte. Neue Bausteine kamen kontinuierlich hinzu; frühere Bausteine blieben jedoch erhalten. Ein modernes Korallenriff hat damit eine deutlich höhere Komplexität als etwa ein paläozoisches Korallenriff. Durch diese modulare Entwicklung konnten Lebensräume erobert werden, die zuvor von Rifforganismen nicht besiedelbar waren (z.B. extrem nährstoffarme Hochseebereiche seit Vorhandensein von Modul 6; höchstenergetische Bereich seit Vorhandensein von Modul 7 (insb. 7b). Die Entwicklung bedingte jedoch auch eine stärkere Einnischung der Riffe. *(Aus 28, leicht verändert)*

Besonders faszinierend an diesen evolutiven Erfindungen im Riffökosystem sind drei Umstände (Abb. 20) (28):

- Riffe werden über die ganze Erdgeschichte hinweg potentiell immer komplexer. Ursprünglich haben nur anaerobe Bakterien Riffe gebildet, danach kamen zunehmend weitere Riffbausteine hinzu. Dies ermöglichte zunehmende Spezialisierung. Enzymatische Kalkfällung erleichterte den Aufbau dreidimensionaler Strukturen, also auch das ernährungstechnisch wichtige "Nach-oben-Wachsen"; die Photosymbiose ermöglichte die Anpassung an die Nährstoffwüsten der Hochsee, der Rotalgenbaustein das Hochwachsen bis zum allerflachsten Wasser und damit die noch bessere Ausnutzung des Lichtes für die hinter dem Riffkamm liegenden Korallen.
- Alle Riffbausteine sind heute noch in den Riffen präsent, keiner ging verloren. So gibt es selbstverständlich noch Rifforganismen ohne Photosymbionten und die anaeroben bzw. cyanobakteriellen Mikrobenkrusten sind im Rifflückensystem vorhanden.
- Das Riffwachstum der Erdgeschichte war von vielen Krisen gezeichnet, worauf wir im nächsten Kapitel eingehen. Evolutive Rückschläge gab es dadurch aber offensichtlich nicht, einzig die Geschwindigkeit der Evolution und die globale Verbreitung der Riffe wurde dadurch beeinflusst.

RIFF-HÖHEPUNKTE UND RIFFSTERBEN WÄHREND DER ERDGESCHICHTE

Riffe waren in sehr unterschiedlicher Häufigkeit in der Erdgeschichte verbreitet. Aus Abb. 21 und 22 ist zu sehen, dass es Höhen und Tiefen in der Riffentwicklung gab, so waren insbesondere das Mittlere Paläozoikum (Silur-Devon), der höhere Jura und das höhere Oligozän und Miozän im Tertiär (1) (Abb. 22). Besonders viele Riffe gab es in der Regel, wenn der Meeresspiegel sehr hoch war. Dies bedingte global ausgeglichenes Klima, so dass zum Beispiel in der Jurazeit Korallenriffe mit Warmwasser-Charakteristika bis in Paläobreiten von über 60° auftraten (vgl. Abb. 18). Die hohe Überflutung stellte auch besonders große Flächen von Schelf- und Flachmeeren auf Kontinentbereichen zur Verfügung. Die Bedingungen für Riffausbreitung zu diesen Zeiten waren also meist günstig (Abb. 21). Dennoch spielen auch viele andere Faktoren eine Rolle, wie Abb. 21 ebenfalls zeigt. So lag die Hauptausbreitung der Korallenriffe im höheren Jura unterhalb des Meeresspiegelhöchststandes, da der Meeresspiegelhöchststand auch von feuchterem Klima und Erdkrustenbewegungen begleitet wurde. Dies führte zu stärkerem Eintrag von Ton und Schlick aus dem Hinterland, was die Rifflebensräume auf dem Schelf beeinträchtigte. Auf der Südtethys waren die Erdkrustenbewegungen die dominante Kontrolle, die die Schelfe nur an manchen Stellen für Riffwachstum geeignet machten, während sie andernorts zu tief lagen. Abb. 21 zeigt auch, dass der Höhepunkt der Riffentwicklung im Jura auch von der höchsten Korallendiversität begleitet wurde. Konservative Angaben liegen bei 130 Gattungen, andere bei über 220, was deutlich höhere Diversitäten als heute bedeuten würde, wenn man berücksichtigt, dass wohl noch nicht alle Gattungen aus der Jurazeit bekannt sind (25, 26).

> *(Die unterschiedlichen Angaben für Korallendiversitäten rühren übrigens daher, dass die Jura-Korallenarten und Gattungen vergleichend überarbeitet werden müssten, da wahrscheinlich etliche früheren Bearbeitern aufgestellte Gattungen und Arten heute als identisch zu bezeichnen sind, da man inzwischen auch von modernen Korallen hohe morphologische Flexibilitäten innerhalb einer Art oder Gattung kennt. Dieses Problem besteht auch für andere erdgeschichtliche Zeiten.)*

Neben den Höhen gab es auch deutliche Tiefen in der Riffevolution, bis hin zu teilweise sehr raschem Aussterben von Rifforganismen und Riffen (Abb. 22). So starben bereits zum mittleren Kambrium die während des Unterkambrium weitverbreiteten Archaeocyathen-Riffe aus (- Archaeocyathen waren einfach gebaute Kalkschwämme -) und während der Blütezeit der Devonriffe kam es nach Ansicht vieler Wissenschaftler zu einem Umkippen der Weltmeere mit entsprechenden Vergiftungserscheinungen, was die Korallenriffe auslöschte. Das größte Aussterbeereignis der Erdgeschichte überhaupt lag an der Perm-Trias-Grenze und hat sehr unterschiedliche Auswirkungen. Zum einen sterben die letzten Korallenarten der bereits stark dezimierten paläozoischen Korallengruppen aus, zum anderen gibt es aber in der Mitteltrias noch Kalkschwamm-Mikroben-Riffe, die denen des Perm noch sehr ähnlich sehen. Zwischen Trias und Jura starben sehr viele Korallen der gerade erst geschaffenen modernen Gruppe der Scleractinien aus, während Organismen außerhalb der Riffe viel weniger geschädigt wurden. Das bekannte Aussterbeereignis an der Kreide/Tertiär-Grenze brachte zwar die Dinosaurier und Ammoniten, sowie viele weitere Tiergruppen zum Verschwinden und löschte bei den Riffen die Rudisten-Muschelriffe aus. Die Korallen und sonstigen Rifforganismen schienen aber eher wenig betroffen zu sein. Weitere Aussterbeereignisse von Rifforganismen lagen

dann noch innerhalb des Tertiärs sowie während den pleistozänen Eiszeiten.

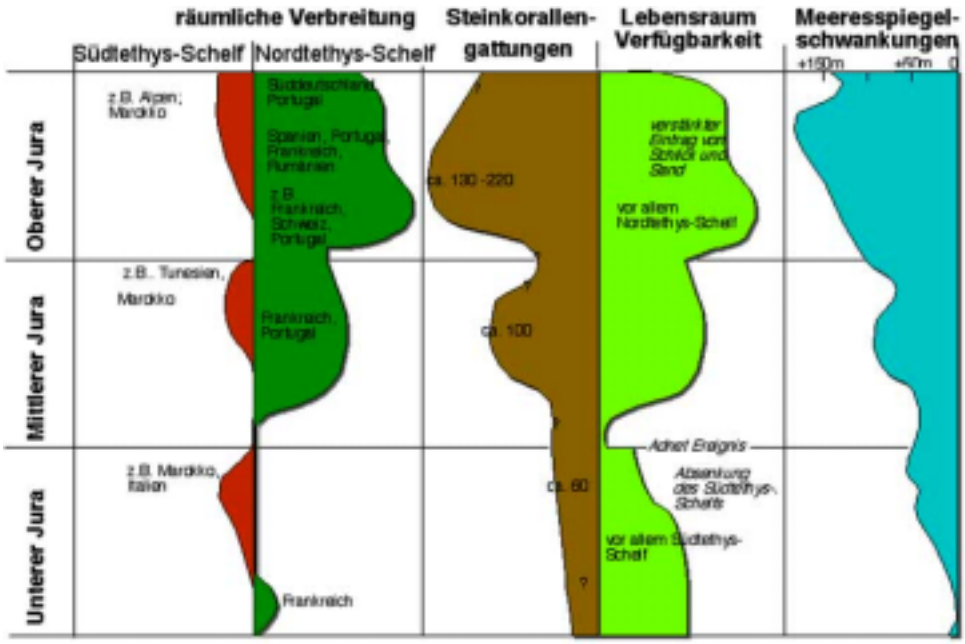

Abb. 21: Evolution der Korallenriffe während der Jurazeit. Die Korallenriffe waren am weitesten während des höheren Juras verbreitet, also zu der Zeit, in welcher der Meeresspiegel am höchsten lag und die Schelfe am weitesten geflutet waren. Dennoch ist diese Korrelation nur teilweise verwirklicht. Auf dem Südtethysschelf ergibt sich ein anderes Muster, da hier die Morphologie und Verfügbarkeit flacher Schelfe von Krustenbewegungen und weniger vom Meeresspiegel gesteuert wurde. Außerdem entspricht die Hauptausbreitung nicht dem höchsten Stand des Meeresspiegels. *(aus 26, verändert)*.

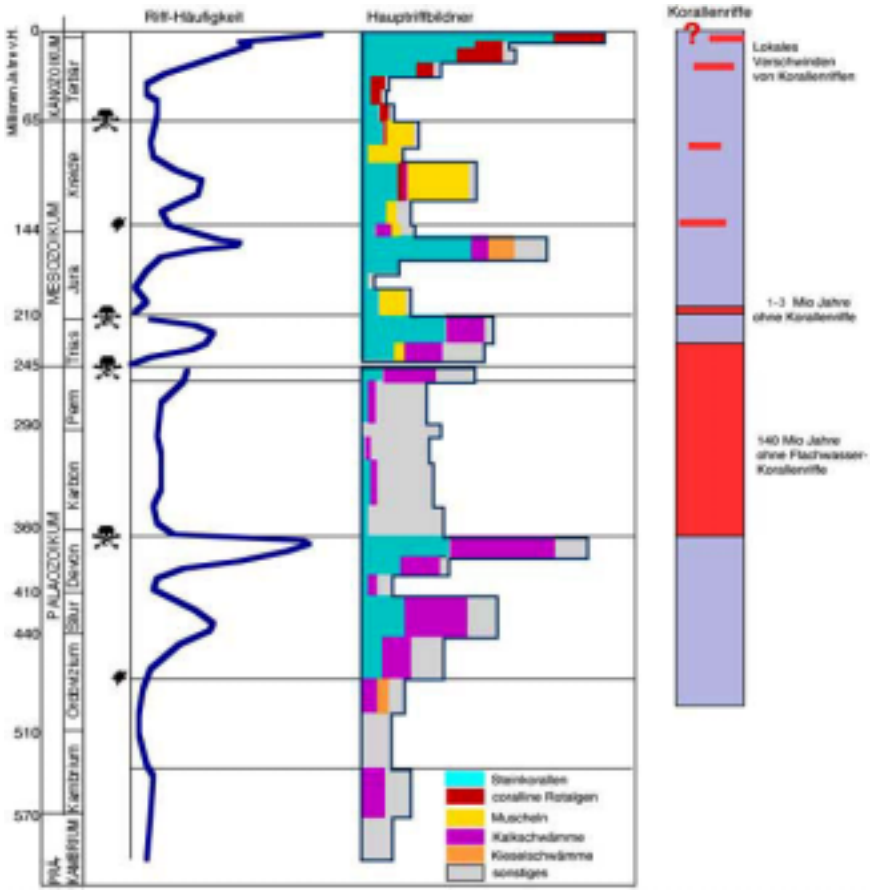

Abb. 22. Riffevolution und Riffsterben während der Erdgeschichte. Im Unterschied zur gerichteten Weiterentwicklung der generellen Riffstruktur (vgl. Abb.20) waren Riffe in der Erdgeschichte sehr unterschiedlich häufig (blaue Linie). Auch die Zusammensetzung der wichtigen Riffbinder änderte sich laufend. Die Gruppe sonstiges war im Präkambrium und Jungpaläzoikum (Karbon/Perm) besonders wichtig. Sie bestand, in unterschiedlicher Häufigkeit insbesondere aus cyanobakteriellen und bakteriellen, krustenbildenden Mikroben sowie (nur Paläozoikum) aus verschiedenen Kalkalgen, Moostierchen, Seelilien, Brachiopoden und anderen. Globale Aussterbeereignisse sind durch Totenköpfe, weniger umfassendes Massensterben durch Sternchen charakterisiert. Nach dem katastrophalen Aussterben der meisten paläozoischen Korallen im höheren Devon dauerte es etwa 140 Millionen Jahre, bis wieder subtropische Korallenriffe des Flachwassers auftraten. Nähere Erläuterungen siehe Text. *(Nach 1, stark verändert und ergänzt)*.

Die Ursachen des Aussterbens sind nach wie vor umstritten. Für viele Ereignisse werden Meteoriteneinschläge ins Spiel gebracht, andere Forscher bringen Hinweise auf Klimaabkühlungen, auch Supertreibhauseffekte, die z.B. für die Devonkrise diskutiert werden, können eine Rolle gespielt haben. Bei vielen lokalen Aussterbeereignissen spielte erhöhter Sedimenteintrag eine ausschlaggebende Rolle. In diesem Artikel wollen und können wir nicht weiter diskutieren, was jeweils der ausschlaggebende Faktor gewesen sein mag; wir haben aber gesehen, wie komplex Riffökosysteme sind, wie sie auch kleinere Umweltbeeinträchtigungen teilweise ausgleichen können, wie schnell sie aber verschwinden können, wenn das ökologische Gleichgewicht zerstört ist. Dies ist auch durch die erdgeschichtliche Überlieferung bestätigt. Riffe konnten durch Krisen aussterben, ohne dass andere Organismen so stark betroffen waren (z.B. Trias-Jura-Wende), umgekehrt konnten sie überleben, obwohl die anderen Organimsen unglaublich dezimiert wurden (z.B. Kreide-Tertiär-Grenze). Riffe sind also innerhalb ihrer Toleranzgrenzen recht robust, durch Gleichgewichtstörungen aber sehr leicht verwundbar.

AUSBLICK: WERDEN DIE RIFFE ÜBERLEBEN?

Immer öfter wird an Geowissenschaftler folgende Frage gestellt: was sagt denn nun die Erdgeschichte zur Zukunft der Riffe? Ist es um unsere Korallenriffe wirklich so schlecht bestellt, schließlich haben sich doch die Riffe nach Aussterbeereignissen immer wieder neu regeneriert?! Wie könnte eine Aussage hierzu aussehen? Vielleicht so: Es ist richtig, Riffe haben sich auch nach extremen Aussterbeereignissen immer wieder regeneriert. Wenn unsere heutigen Riffe durch die Menschen weiter zum Aussterben gebracht werden, werden sie sicherlich wiederkommen. Vielleicht als Stromatolithriffe wie in der Urzeit, vielleicht als Schwammriffe wie im Paläozoikum, vielleicht auch wieder als Korallenriffe. In geowissenschaftlichen Skalen betrachtet, kein Problem. Allerdings ist da ein großer Haken: Wann werden die Riffe nach einem eventuellen Aussterben wieder regeneriert sein? Auch hier gibt uns die Erdgeschichte eine klare Antwort. Schauen wir nur einmal auf die Geschichte der tropischen Korallenriffe (Abb. 22). Nach dem Aussterbeereignis im Devon dauerte es unvorstellbare 140 Millionen Jahre, also bis in die höhere Trias hinein, bis es wieder tropische Flachwasser-Korallenriffe gab. Der Einschnitt an der Trias-/Jura-Wende verursachte ein Fernbleiben von Korallenriffen für einige Millionen Jahre und selbst bei lokalen oder regionalen Aussterbeereignissen dauerte es Millionen, Hunderttausende oder wenigstens Zehntausende von Jahren, bis die Riffe wieder zurückkamen. Selbst wenn es nur Tausende von Jahren dauern sollte, bis sich unsere modernen Korallenriffe nach vollständigem oder überwiegendem Kollaps erholt haben könnten: haben wir wirklich die Zeit, darauf zu warten, Sie, ich, unsere Kinder, Enkel oder Urenkel? Diese Antwort überlasse ich Ihnen...

Dank und weitere Hinweise:
Herzlichen Dank an Frau OStR. Christa Maaßen, Geilenkirchen, für Durchsicht, Kommentare und Ergänzungen des Manuskripts. Vielen Dank für die Überlassung einiger Unterwasserfotografien an Dr. Helmut Lehnert, Oberottmarshausen, Boris Saric, München und Ralph-Walter Müller, Stuttgart (Unterwasser-Fotos ohne Angaben stammen vom Verfasser).

In den Literaturangaben (am Ende des Buchs) sind auch weitere allgemeinverständliche Publikationen zum Thema aufgenommen. Weitere Informationen und Ressourcen finden Sie im Internet. Hier eine kleine Auswahl aus dem Angebot des Verfassers.:

- http://www.riffe.de (Riffressourcen-Server), u.a. mit der kostenlosen Online-Version des Schulmaterialienbuchs: http://www.riffe.de/schulbuch
- http://www.palaeo.de/edu (Virtuelle Geobio-Universität, u.a mit verschiedenen Online-Artikeln zu Riffen und Riffschutz)

- http://www.palaeo.tv (mit Videoclips zu fossilen und modernen Riffen)

Weitere Infos finden Sie auch unter *http://www.reefcheck.de*, *http://www.ladygrey.de/Contest*, *http://coral.aoml.noaa.gov*, sowie unter *http://www.palaeo.de/geobiolinks* (Stichwort *Riffe*).

Literatur:

1. FLÜGEL, E. (1997): Riffe heute und früher. Die Entwicklung eines Ökosystems in der geologischen Zeit. - In: F.F. Steininger & Maronde, D. (Hrsg.): Städte unter Wasser. 2 Milliarden Jahre.- Kleine Senckenbergreihe 24: 13-18.
2. STANLEY, G. D. JR. (Hrsg.) (2001): The History and Sedimentology of Ancient Reef Systems.- 458 S., New York etc. (Kluwer/Plenum).
3. LEINFELDER, R.R. & NOSE, M. (1999): Increasing complexity - decreasing flexibility. A different perspective of reef evolution through time.- Profil 17, 171-184.
4. LEINFELDER, R. & BRÜMMER, F. (1997): Die Riffe und der Mensch. Ein Dilemma?- In: F. Steininger, & D. Maronde (Hrsg.): Städte unter Wasser - 2 Milliarden Jahre.- Kleine Senckenberg-Reihe 24, 9-12.
5. KRAUTTER, M., CONWAY, K.W., BARRIE, J.V., & NEUWEILER, M. (2001): Discovery of a "living Dinosaur": globally unique modern hexactinellid sponge reefs off British Columbia, Canada. - Facies 44, 265-282.
6. SCHÄFER, P., FREIWALD, A., HENRICH, R., BADER, B., WEHRMANN, A., SAMTLEBEN, C., SEITER, C. & ZANKL, H. (1997): Riffe in gemäßigten und hohen Breiten.- In: F. Steininger, & D. Maronde (Hrsg.): Städte unter Wasser - 2 Milliarden Jahre.- Kleine Senckenberg-Reihe 24, 151-155.
7. SCHUHMACHER, H. (1991, 4. Aufl.): Korallenriffe. Verbreitung, Tierwelt, Ökologie.-145 S.. München (BLV).
8. BRÜMMER, F. LEINFELDER, R. & REINIKE, G. (1997): Die Korallenriffe unserer Meere. Faszinierende Lebensvielfalt und imposante Steingebäude, in: F. Steininger & D. Maronde (Hrsg.): Städte unter Wasser - 2 Milliarden Jahre.- Kleine Senckenberg-Reihe 24, 131-143.
9. GRÜTER, W. (2001): Leben im Meer. Wie es ist, wie es wurde, wie es werden kann.- 287 S., München (Pfeil).
10. LEINFELDER, R. R. & GINSBURG, R. (1998): Städte unter Wasser - Gibt es so etwas? Ein Brief an interessierte Schülerinnen und Schüler.- In: R. Leinfelder, U. Kull & F. Brümmer (Hrsg.): Riffe - ein faszinierendes Thema für den Schulunterricht. Materialien für die Fächer Biologie, Erdkunde und Geologie.- Profil 13, 105-116.
11. OLIVER, W.A.JR. & COATES, A. G. (1986): Phylum Cnidaria.- In: R.S. Boardman, A.H. Cheetham & A. Rowell. (eds): Fossil Invertebrates.- London (Blackwell).
12. GÖRTZ, H.-D. (1998): Symbiose von Korallen mit grünen Dinoflagellaten. Grundlage der Riffbildung in tropischen Meeren.- In: R. Leinfelder, U. Kull & F. Brümmer (Hrsg.): Riffe - ein faszinierendes Thema für den Schulunterricht. Materialien für die Fächer Biologie, Erdkunde und Geologie.- Profil 13, 17-19.
13. HEISS, G. (1998): ReefCheck - Eine globale Gemeinschaftsaktion von Riffwissenschaftlern und Sporttauchern. Übersetzung einer Press-Release des Institute for Environmental and Sustainable Development, Hongkong - In: R. Leinfelder, U. Kull & F. Brümmer (Hrsg.): Riffe - ein faszinierendes Thema für den Schulunterricht. Materialien für die Fächer Biologie, Erdkunde und Geologie.- Profil 13, 135-138.
14. HINRICHSEN, D. (1998): The Ocean Planet.- People and the Planet 7(2), 6-9
15. WILKINSON, C. (1999): The 1997-1998 Mass Bleaching Event around the World.- http://coral.aoml.noaa.gov/gcrmn/mass-bleach.html
16. LEINFELDER, R.R. & BRÜMMER, F. (1998): Der Mensch und die Riffe: Bedeutung, Gefährdung, Schutzmaßnahmen, in: In: R. Leinfelder, U. Kull & F. Brümmer (Hrsg.): Riffe - ein faszinierendes Thema für den Schulunterricht. Materialien für die Fächer Biologie, Erdkunde und Geologie.- Profil 13, 21-36
17. Klimawandel: Inselstaat Tuvalu soll evakuiert werden.- Der SPIEGEL, 16. 11. 2001.
18. KLEINZ, D. (2001): Dot.Atlantis. Tuvalu wird im Pazifik versinken - Vorbereitung zur Evakuierung läuft an.- http://www.telepolis.de/deutsch/inhalt/te/11047/1.html , Hannover (Heise).
19. WELLS, S. & HANNA, N. (1992): Das Greenpeace-Buch der Korallenriffe.- 161 S., München (Beck).
20. STANLEY, S.M. (1989, 2. Aufl.): Earth and Life through Time.- 289 S., New York (Freeman)
21. LOWE, D.R. (1980): Stromatolites, 3,400-Mrd old from the Archean of Western Australia.- Nature, 284, 441-443.
22. REITNER, J. (1998): Stromatolithe und andere Mikrobialithe.- In: F. Steininger, & D. Maronde (Hrsg.): Städte unter Wasser - 2 Milliarden Jahre.- Kleine Senckenberg-Reihe 24, 19-37.
23. WEBB, G. E. (2001): Biologically Induced Carbonate Precipitation in Reefs through Time.- In: G. D. Jr. Stanley (Hrsg.): The

History and Sedimentology of Ancient Reef Systems.- 159-203, New York etc. (Kluwer/Plenum).
24. COPPER, P. (2001): Evolution, Radiations, and Extinctions in Proterozoic to Mid-Paleozoic Reefs.- In: G. D. Jr. Stanley (Hrsg.): The History and Sedimentology of Ancient Reef Systems.- 89-119, New York etc. (Kluwer/Plenum).
25. VERON, J. (2000): Corals of the World, Vol. 1..- 463 S., Melbourne (Australian Insttitute of Marine Science).
26. LEINFELDER, R. R. (2001): Jurassic Reef Ecosystems.- In: G. D. Jr. Stanley (Hrsg.): The History and Sedimentology of Ancient Reef Systems.- 251-309, New York etc. (Kluwer/Plenum).
27. LEINFELDER, R.R., SCHMID. D.U., NOSE, M. & WERNER, W. (2002): Jurassic reef patterns - The expression of a changing globe.- In: E. Flügel, W. Kiessling & J. Golonka, J. (Hrsg.), Phanerozoic Reef Patterns, SEPM Sp.P. 72, 465-520.
28. LEINFELDER, R.R. & NOSE, M. (1999): Increasing complexity - decreasing flexibility. A different perspective of reef evolution through time.- Profil 17, 135-147.
29. SCHUMANN, D. & STEUBER, T. (1997): Rudisten. Erfolgreiche Siedler und Riffbauer der Kreidezeit.- In: F. Steininger, & D. Maronde (Hrsg.): Städte unter Wasser - 2 Milliarden Jahre.- Kleine Senckenberg-Reihe 24, 117-122.