



Wechselwirkungen zwischen Riffen und Klima

Von HANSMARTIN HÜSSNER*)

Mit 16 Abbildungen

*Riff
Klima
Kohlenstoffkreislauf*

Inhalt

Zusammenfassung	169
Abstract	169
1. Einführung	170
2. Wirkungen des Klimas auf Riffe	170
2.1. Übersicht	170
2.2. Riffe und Temperatur	171
2.2.1. Rezente Riffe	171
2.2.2. Mesozoikum Nordamerikas und Känozoikum Australiens	171
2.2.3. Devon Südeuropas und Nordafrikas	172
2.3. Riffe und Sediment- bzw. Substratbildung	173
2.3.1. Germanische Trias	173
2.4. Riffe und Diversität	174
2.4.1. Diversität und Gleichgewicht	174
2.4.2. Diversitätsunterschiede zwischen Atlantik und Pazifik	175
3. Wirkungen von Riffen auf das Klima	176
3.1. Das Klimasystem	176
3.2. Probleme mit MILANKOVITCH und der Eiszeit	176
3.3. Riffe und der Kohlenstoffkreislauf	179
Dank	181
Literatur	181

Zusammenfassung

Auswirkungen von Klimafaktoren auf Riffe sind bekannt, und Riffe lassen sich daher auch als Paläoklimazeugen nutzen. Weniger bekannt und weniger untersucht sind dagegen die Auswirkungen von extensiven Riffbildungen auf das Klima.

Aus einem Vergleich von Klima- und Riffentwicklung im Phanerozoikum ergibt sich, daß Zeiten weiter Riffverbreitung und Zeiten warmer Klimate weitgehend zusammenfallen. Das Auftreten von neuen oder das Aussterben von alten Rifftypen korreliert jedoch kaum mit Klimawechseln, sondern ist eher von dem stammesgeschichtlichen Auftreten neuer Riffbildner abhängig. An Beispielen aus der Trias und dem Rezenten wird gezeigt, daß Klima auf Riffe nicht nur durch die Temperatur wirkt, sondern auch über Stürme. Diese führen beispielsweise zu Substratveränderungen und wirken sich auch auf die Struktur, und damit auf die Diversität, von Ökosystemen aus. Ebenso hat die unterschiedliche Diversität der atlantischen und der pazifischen Riffprovinzen neben paläogeographischen und palökologischen Ursachen auch paläoklimatische Gründe.

Innerhalb des globalen Klimasystems greifen Riffe über den Kohlenstoffhaushalt in das Klimageschehen ein. Mit jedem Kohlenstoffatom, das in Form von Kalziumkarbonat in das Riffgerüst eingebaut wird, wird gleichzeitig ein Molekül Kohlendioxid frei. Die jährliche Karbonatproduktionsrate von Riffen ist zwar im Vergleich mit derjenigen des kalkigen Planktons gering, doch stellen Flachwasserkarbonate äußerst stabile und langfristige Kohlenstoffreservoirs dar. In geologischen Zeiträumen darf dieser Faktor bei der Rekonstruktion des Paläoklimas nicht außer acht gelassen werden. Quantitative Abschätzungen zeigen, daß Riffe in nur 3000 Jahren den gesamten heutigen Gehalt der Atmosphäre an Kohlendioxid erzeugen können. Riffe könnten somit auch für die Erwärmung seit dem Pleistozän mitverantwortlich sein.

Da Riffe im tropischen Bereich wachsen, ließe sich so auch erklären, daß der 100.000-Jahr-Zyklus, der sich in niederen Breiten auswirkt, in Isotopen- und CO₂-Kurven so viel deutlicher hervortritt als Zyklen, die ihre Wirkung vor allem in hohen Breiten zeigen.

Interferences between Reefs and Climate

Abstract

Climatic effects on reefs are wellknown, whereas the opposite, the effects of reefs on climate are hardly known and poorly understood. The first part of this paper is concerned with some familiar and some less familiar effects, that climate has on reefs. Examples are provided from Paleozoic Europe and Africa, Mesozoic North America and Cenozoic Australia for temperature forcing, which is the most familiar relation. Less obvious is the impact, that storms may have on reefs, such as changes of the substrate, which is demonstrated by an example from the German Muschelkalk. Storms may

*) Anschrift des Verfassers: HANSMARTIN HÜSSNER, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Sigwartstraße 10, D-72076 Tübingen.

also have a major influence on the structure of ecosystems and may be a major prerequisite for the high diversity observable in modern reefs. This conclusion can be drawn from the coincidence of major reef areas and regions of most frequent tropical storms as well as from differences in mortality rates of corals before and during storms. The wellknown imbalance in organismic diversity between the Atlantic and the Pacific is not only due to paleogeographical and paleoecological differences, but is also a consequence of Pleistocene cooling. During that period of time, Pacific faunas could withdraw into equatorial realms, whereas this was almost impossible in the Atlantic.

The major impact of reefs on the climate system is defined by the role they play in the global carbon cycle. For each carbon atom that goes into a carbonate skeleton, another one is released in the form of carbon dioxide, which can affect the energy cycle of the earth. The annual production rate of reefs is quite low as compared to calcareous plankton. The reef reservoir, however, is a very stable and long-lasting one. On a geological time scale this reservoir may be more important than larger, but less long-lasting reservoirs, such as plankton or land plants. Therefore, reefs may be a factor in paleoclimate modeling, which has been neglected for too long. Quantitative considerations show, that it takes only 3000 years for reefs to produce the present atmospheric level of carbon dioxide. Thus reefs may have played a role in post-Pleistocene deglaciation. If this role of reefs holds true for much of the Pleistocene, it could also explain why the 100.000 year-cycle, which is more intensely felt in lower latitudes, has more impact on the climate system and thus isotope- and CO₂-curves, than other cycles which affect the higher latitudes.

1. Einführung

Unser erster Gedanke bei Nennung der Begriffe Riffe und Klima führt sofort zu Sonne, Wasser und Südsee. Im Grunde sind damit schon die wesentlichen Faktoren angesprochen, die heute für die Verteilung von Riffen relevant sind. Die überwiegende Mehrzahl der heutigen Riffe wächst in der Tat im flachen, warmen Wasser innerhalb ca. 30° N und 30° S, und die bedeutendsten Riffgebiete finden sich in der Südsee. Der Einfluß des Klimas auf Riffe ist eindeutig. Wesentlich schwieriger ist schon die Vorstellung, daß Riffe sich auch auf das Klima auswirken könnten. In einer Zeit, in der viel über die Ursachen von Klimaänderungen diskutiert wird, ist der Faktor „Riffe“, oder allgemeiner Flachwasserkarbonate, bis auf wenige Ausnahmen bisher übersehen worden. Das liegt daran, daß diese Auswirkungen erst im Verlauf größerer Zeiträume relevant werden. Ich möchte im ersten Teil dieser Arbeit auf unterschiedliche direkte und indirekte Wirkungen des Klimas auf Riffe eingehen, wobei in keiner Weise Vollständigkeit angestrebt wird. Im zweiten Teil soll dann der mögliche Einfluß von Riffen auf das Klima diskutiert werden, ein Forschungsfeld, auf dem wir noch ganz am Anfang stehen.

Ich werde im Folgenden den Begriff „Riff“ sehr weit fassen und Ausdrücke wie Bioherm, Mud Mound etc. nur verwenden, wo sich deren Gebrauch für die jeweiligen Vorkommen eingebürgert hat. An anderer Stelle (HÜSSNER, Ms.) wird gezeigt, daß sich in all diesen biogenen Konstruktionen im Hinblick auf deren Aufbau im Prinzip die gleichen Prozesse abspielen, so daß unterschiedliche Namen zwar tatsächlich unterschiedliche Merkmale widerspiegeln, aber die gemeinsamen Grundprozesse außer Acht lassen.

2. Wirkungen des Klimas auf Riffe

2.1. Übersicht

Riffe werden von einer Vielzahl biotischer und abiotischer Umweltfaktoren beeinflusst (Abb. 1). Aus dieser Vielzahl möchte ich hier nur das Klima und unmittelbar damit zusammenhängende Faktoren berücksichtigen. Das Klimasystem selbst ist ein kompliziertes Netzwerk (Abb. 2), aus dem wiederum hier zunächst nur die Faktoren herausgegriffen werden sollen, die sich unmittelbar auf Riffe auswirken. Wenn sich nun zwischen heutigen Riffen bzw. Riffmerkmalen und Klimafaktoren ein eindeutiger Zusammenhang ergibt, so kann man unter Anwendung des Aktualismusprinzips Riffe als Klimazeugen anwenden. In den Paläoklima-Büchern von FRAKES (1979) und FRAKES et al. (1992) wird von dieser Möglichkeit ausgiebig Gebrauch gemacht.

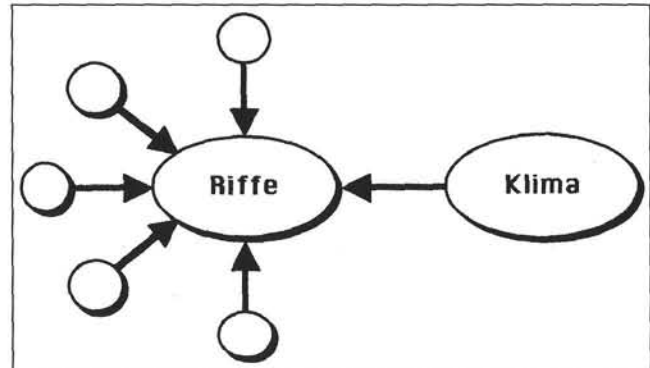


Abb. 1.
Riffe werden von einer Vielzahl von Faktoren beeinflusst. In dieser Arbeit wird nur der Einfluß des Klimas behandelt.

Vergleicht man eine stratigraphische Übersicht der Klimaentwicklung und der Riffentwicklung (Abb. 3), so fällt keine besonders ausgeprägte Korrelation ins Auge. Allenfalls könnte man sagen, daß zu Zeiten hoher Temperaturen auch die Riffverbreitung relativ groß war. Es scheint jedoch kein direkter Zusammenhang zwischen der Klimaentwicklung und dem Aussterben oder dem Neuaufreten von Rifftypen zu bestehen. Das Klima mag sich also auf die Verbreitung von Rifftypen ausgewirkt haben, neue Rifftypen sind eher in evolutionären Neuerungen der Riffbildner begründet.

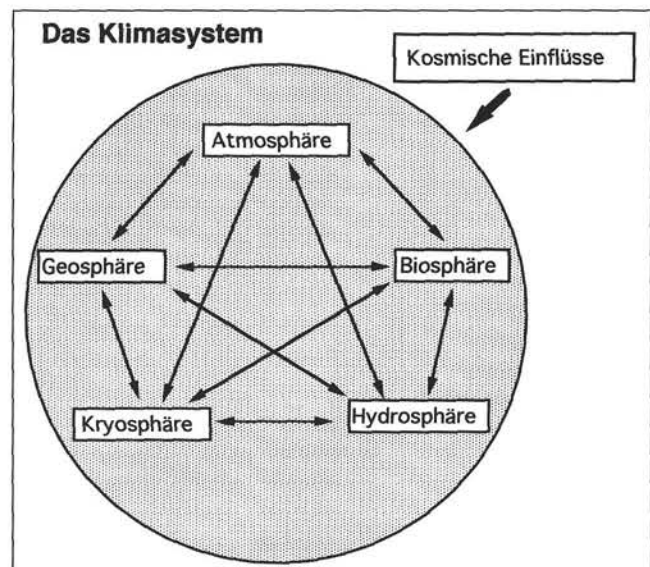
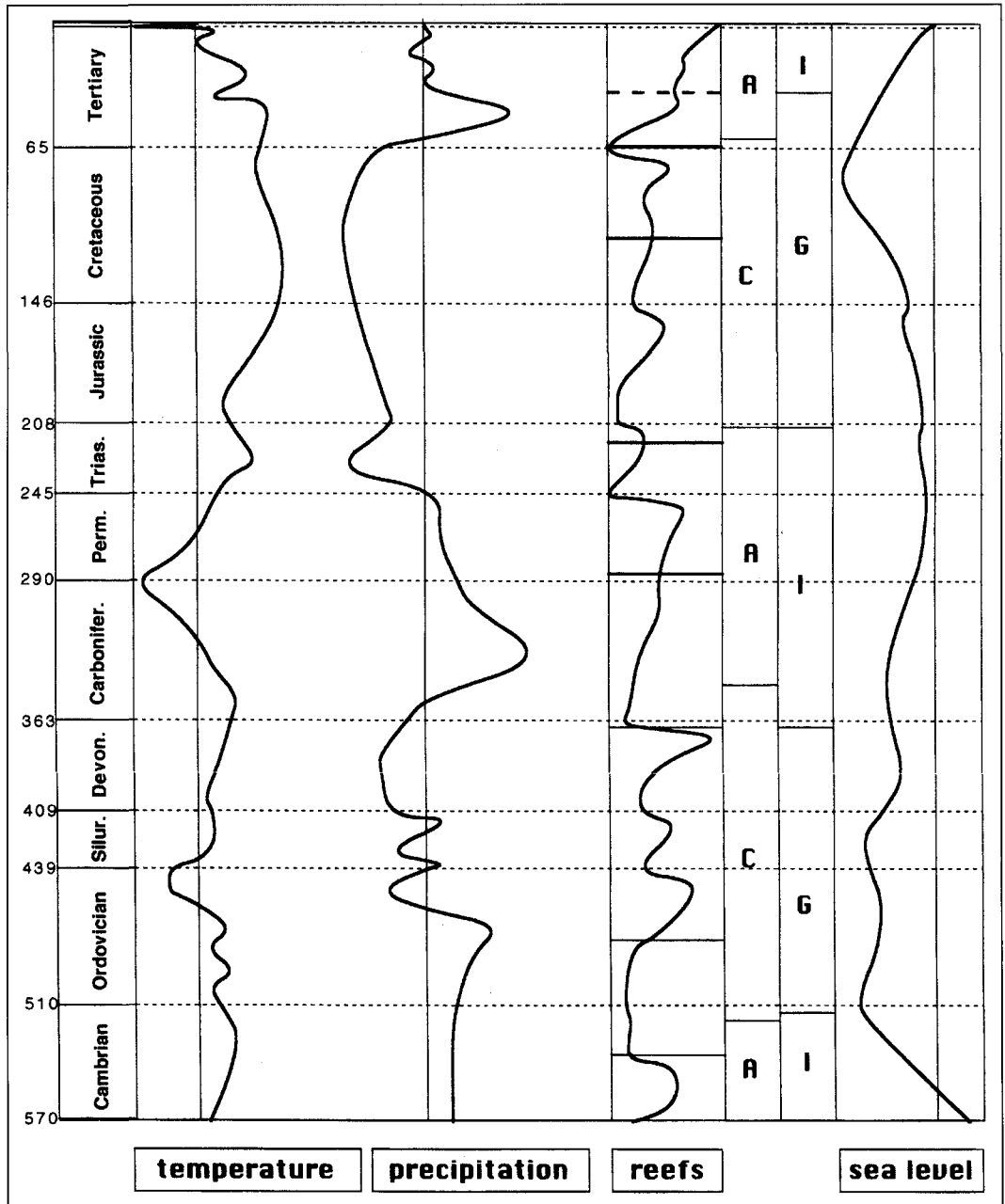


Abb. 2.
Unter Klimasystem wird heute das komplexe Wechselwirkungsgefüge der hier dargestellten Komponenten verstanden.

Abb. 3. Temperaturen, Niederschläge, Riffe, vorherrschende Karbonatmineralogie, Icehouse/Greenhouse-Zyklen und Meeresspiegelschwankungen 1. Ordnung im Phanerozoikum. Hohe Temperaturen und weite Verbreitung von Riffen fallen häufig zusammen. Das Auftreten neuer Riffotypen (horizontale Linien in der Riffspalte) ist dagegen kaum an Klimaumbrüche gebunden. Temperatur und Niederschläge verändert nach FRAKES (1979), Riffe stark verändert nach FAGERSTROM (1988), Karbonatmineralogie nach SANDBERG (1985), Icehouse/Greenhouse-Perioden nach FISCHER (1984), Meeresspiegel nach VAIL et al. (1977).



2.2. Riffe und Temperatur

2.2.1. Rezente Riffe

Betrachtet man eine Weltkarte, auf der die heutigen Korallen-/Rotalgenriffe eingezeichnet sind, so wird die Klimaabhängigkeit von Riffen sofort klar (Abb. 4). Riffe finden sich etwa zwischen dem 30. Breitengrad nördlich und südlich des Äquators. An den Westseiten der Ozeane reichen sie gewöhnlich weiter nach Norden bzw. Süden, weil dort aufgrund der Erdrotation äquatoriale Strömungen Wärme polwärts transportieren. Ein Beispiel wäre Bermuda, das durch den Golfstrom mit Warmwasser versorgt wird. An den Ostseiten der Ozeane findet sich der gegenteilige Effekt: hier sorgen polare Meeresströmungen und kaltes Auftriebswasser dafür, daß sich Riffe gar nicht (Atlantik) oder nur in einem engen Gürtel um den Äquator (Pazifik) finden. Durch die Lichtabhängigkeit der Kalkalgen und der mit den Korallen in Symbiose lebenden Zooxanthellen sind die Riffe auf Flachwasser, also auf Kontinentalschelfe und auf Untiefen in den Ozeanen

(submarine Vulkane und Plateaus) beschränkt. Löcher in der Riffverbreitung in dem durch die bisher genannten Umweltfaktoren definierten Gebiet sind vor allem durch den Sedimenteintrag großer Flüsse zu erklären (Südamerika). Das Rote Meer ist ein Sonderfall, der ausführlich von SCHUHMACHER (1988) beschrieben wird.

2.2.2. Mesozoikum Nordamerikas und Känozoikum Australiens

Es lassen sich auch in der Erdgeschichte viele Beispiele finden, die den Zusammenhang zwischen Temperatur und Riffen bzw. Karbonatplattformen bestätigen. Der nordamerikanische Kontinent ist im Verlauf des Mesozoikums polwärts gewandert (JANSA, 1981; SCHLAGER, 1981). Die vor der heutigen Ostküste gelegenen fossilen und rezenten Karbonatplattformen sind dagegen etwa in der gleichen Breitenlage verblieben. Sie „wanderten“ damit relativ zum nordamerikanischen Kontinent nach Süden (Abb. 5). Während im Jura die Karbonatplattform noch bis

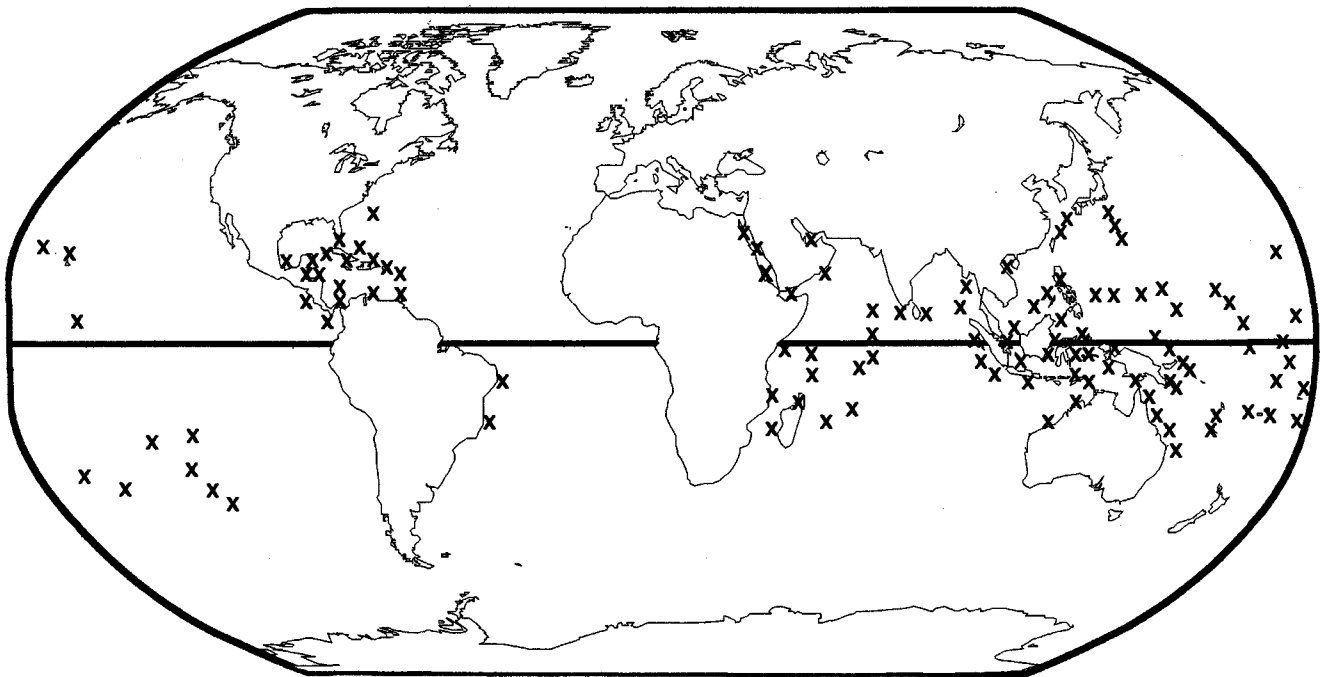


Abb. 4.
Verteilung der heutigen Riffe zusammengestellt nach ROSEN (1984) und SCHUHMACHER (1988).
Zu den steuernden Faktoren dieser Verteilung siehe Text.

Neufundland reichte, endete sie in der Kreide auf der Höhe von Baltimore. Heute finden sich Karbonate nur noch auf der Bahama-Plattform und an der Südspitze Floridas (Abb. 5).

Ein vergleichbarer Zusammenhang läßt sich für das Große Barriereriff an der Ostküste Australiens finden. Australien driftete im Verlauf des Känozoikums polwärts, und das Riffwachstum begann zuerst im Norden des heutigen Barriereriffs. Erst im Verlauf der Norddrift dehnte sich die Karbonatplattform relativ zum australischen Kontinent nach Süden aus. So finden sich auch heute die weitest ausgedehnten Mächtigkeiten im Norden des Barriereriffs (FEARY et al., 1991).

2.2.3. Devon Südeuropas und Nordafrikas

Im Unterdevon des Antiatlans entwickelten sich ausgedehnte Karbonatplattformen mit dazwischen liegenden Becken (WENDT et al., 1984).

Im Hamar Laghdad, im Südosten Marokkos ist über einem submarinen Vulkanit ebenfalls eine Karbonatplattform ausgebildet, in deren obersten Bereichen (*serotinus*-Zone) sich Mud Mounds finden.

Diese kegelförmigen Strukturen, die Höhen bis 70 m und Basisdurchmesser von über 100 m erreichen, wurden zuletzt von BRACHERT et al. (1992) und HÜSSNER (Ms) beschrieben. Die Mud Mounds werden etwa zur Hälfte von

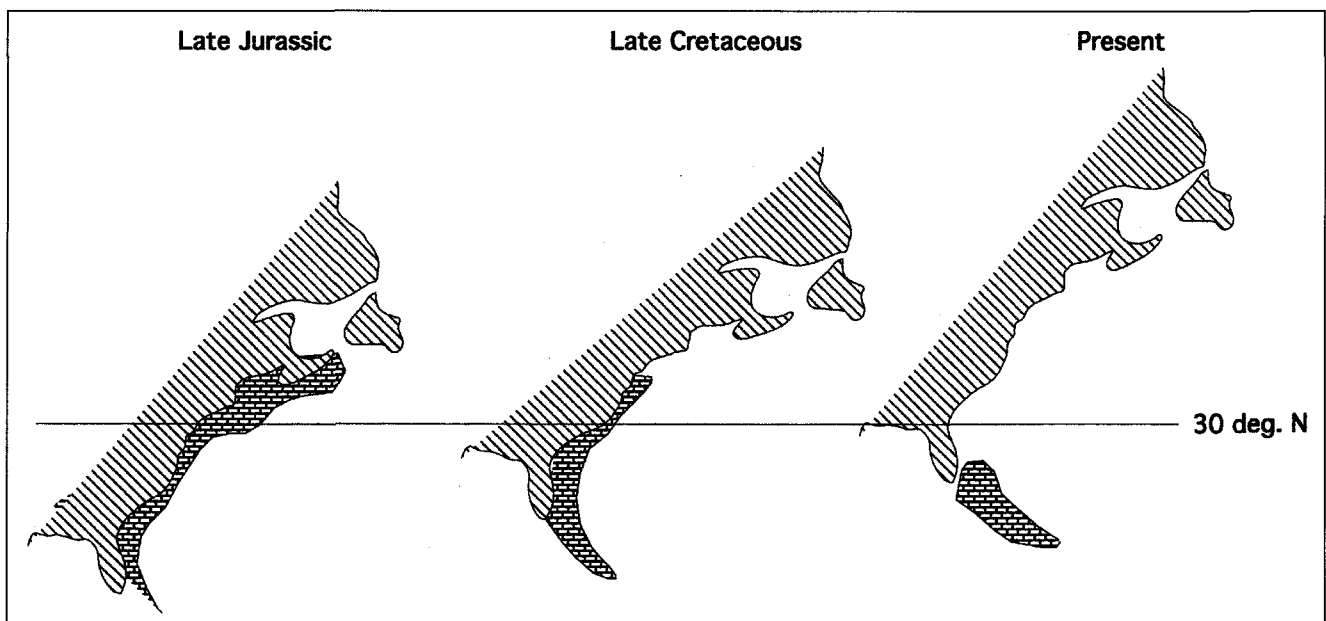


Abb. 5.
Zeitliche Entwicklung der Karbonatplattformen an der amerikanischen Ostküste.
Das Klima ist ein wesentlicher Steuerungsfaktor, der die Ausbildung von Karbonatplattformen auf dem nordwärts wandernden amerikanischen Kontinent auf den tropischen Bereich beschränkt. Verändert nach SCHLAGER (1981).

Mikrit und zur anderen Hälfte von Organismen aufgebaut. Unter den Organismen überwiegen tabulate Korallen, gefolgt von Echinodermen, Trilobiten, Tentaculiten, Brachiopoden und Stromatactis-Strukturen (s.u.). Die Fauna spricht für vollmarine und warme Bedingungen. Es fehlen allerdings Stromatoporen, Algen und Foraminiferen. Sedimentologische Hinweise deuten auf eine Ablagerungstiefe zwischen der Normalwellenbasis und der Sturmwellenbasis. Da sich in mitteldevonischen Mud Mounds etwas weiter im Süden, also im Devon polwärts, Stromatoporen finden (WENDT, 1992), dürfte das Fehlen von Algen und Stromatoporen eher auf die Tiefe als auf die Oberflächentemperatur zurückzuführen sein. Natürlich kann auch mit der Tiefe eine Temperaturabnahme verbunden sein. Wir werden darauf zurückkommen.

In der Montagne Noire in Südfrankreich finden sich in derselben Conodontenzone (*serotinus*-Zone) ebenfalls Mud Mounds (FLAJS & HÜSSNER, 1993). Auch hier sprechen die sedimentologischen Anzeichen für eine Ablagerung zwischen Normal- und Sturmwellenbasis. Diese Mounds erreichen vergleichbare Höhen wie jene in Marokko, haben allerdings größere Basisdurchmesser und geringere Flankensteigungen. Wie in Marokko fehlen auch hier Stromatoporen und Algen; Foraminiferen sind äußerst selten. Tabulate Korallen, die in Marokko einen erheblichen Anteil der Fauna ausmachen, fehlen in der Montagne Noire fast vollkommen, und Rugosa sind vor allem in einzelnen Lagen angereichert. Sie spielen aber quantitativ keine Rolle beim Aufbau der Mounds. Crinoidenstielglieder sind ähnlich wie in Marokko mit ca. 15 % an der Gesamtfaua beteiligt. Mengenmäßig bedeutendste Faunen sind in Frankreich Kieselschwämme und Bryozoen. Bei den Kieselschwämmen sind nur die Nadeln in kalzitischer Form erhalten; häufig läßt sich jedoch aus der Anordnung der Nadeln eine Überlieferung in Lebensstellung ablesen. Somit kann auch die quantitative Beteiligung am Gesamtgestein abgeschätzt werden. Es lassen sich mehrere Schwammtypen unterscheiden, die den Gruppen Hexactinellida und Demospongia zugeordnet werden können. Eine genauere Bestimmung ist nicht möglich. Die Schwämme dürften eine Rolle beim Fangen von Sediment, vor allem aber bei der Stabilisierung gespielt haben. Ähnlich vielfältig waren die Funktionen der Bryozoen, von denen inkrustierende, aber auch knollige und fächerförmige Typen, vor allem Fenestellidae und Fistuliporidae, vorkommen. Stromatactis-Strukturen, deren Anteil am Gesamtgestein in Marokko unter 10 % betragen hatte, erreichen in der Montagne Noire im Durchschnitt 30 %, stellenweise über 60 %. Die Genese dieser sparitverfüllten Hohlräume ist nach wie vor umstritten, jedoch mehren sich die Hinweise, die auf eine Beteiligung von Mikroben-Matten hindeuten (FLAJS & HÜSSNER, 1993). Schwamm/Bryozoen-Vergesellschaftungen sind sowohl im Rezenten als auch in fossilen Beispielen eher für gemäßigte Temperaturen charakteristisch.

Wenn nun die Mud Mounds in Marokko wirklich auf wärmeres Wasser hindeuten und die Vorkommen in Frankreich auf kühlere Verhältnisse, so steht das zunächst im Widerspruch zur unterdevonischen Paläogeographie (ZIEGLER, 1989). Danach lag Marokko damals äquatorferner als der Mikrokontinent, auf dem sich der südliche Anteil der Montagne Noire befand. Da an der relativen paläogeographischen Lage beider Vorkommen wenig Zweifel bestehen, bleiben nur zwei Erklärungsmöglichkeiten. Entweder

1) Die französischen Mud Mounds lagen im Bereich einer kühlen Strömung, die an der Westküste Gondwanas

äquatorwärts zog und in den Rheischen Ozean (OZC-LON, 1992) hineinreichte, oder

2) die französischen Mounds lagen unterhalb der Thermokline, also unterhalb der Tiefe, bis zu der ein Temperaturausgleich von der Oberfläche her erfolgt.

Für die zweite Möglichkeit spricht auch, daß in den Flachwasserkalken des tieferen Unterdevons in der Montagne Noire, in den Calcaires à Polypieux, Korallen nicht selten sind.

Aus dieser Einzelbeobachtung können selbstverständlich keine Rückschlüsse auf damalige Strömungsverhältnisse oder die Lage der Thermokline gezogen werden, aber zusammen mit weiteren Temperaturhinweisen liefern sie Proxydaten für paläoklimatische Rekonstruktionen. Darüber hinaus zeigt dieses Beispiel, daß die Gleichsetzung von Riffvorkommen und warmem Wasser nicht immer zutreffen muß. Insbesondere bei paläozoischen Mud Mounds, die in tieferem Wasser entstanden sind, muß man, soweit bekannt, sowohl die Bathymetrie als auch die ökologischen Anforderungen der Organismen beachten.

2.3. Riffe und Sediment- bzw. Substratbildung

2.3.1. Germanische Trias

Riffvorkommen im Muschelkalk der Germanischen Trias (BACHMANN, 1979; HAGDORN, 1978; HÜSSNER, 1993) zeigen neben ihrer Existenz im warmen Wasser auch eine indirekte Beeinflussung durch das Klima. Neben anderen Voraussetzungen, wie Wassertiefe, Salinität, und zeitliches Auftreten der Organismen spielt das Klima hier eine besondere Rolle. In der Germanischen Trias treten Riffe vor allem im Hauptmuschelkalk auf. Im unteren Hauptmuschelkalk, im Niveau der Terebratelbänke 3 und 4, finden sich in der Gegend von Schwäbisch Hall Muschel/Crinoiden-Bioherme, in denen untergeordnet auch Kieselschwämme eine Rolle spielen (GWINNER, 1968; HAGDORN, 1978; HÜSSNER, 1993). Diese Bioherme zeigen in ihrem Einsetzen eine deutliche Abhängigkeit von Schillbänken. Gleiches gilt für die *Placunopsis*-Bioherme, die vorwiegend im oberen Hauptmuschelkalk von Schwaben und Franken im Bereich der Hauptterebratelbank vorkommen (BACHMANN, 1979; HÜSSNER, 1993; KRUMBEIN, 1963). Diese Riffe werden fast ausschließlich von der inkrustierenden Muschel *Placunopsis ostracina* gebildet und haben ihren Ausgangspunkt und ihre jeweils größte laterale Ausdehnung im Bereich von Schillbänken. AIGNER (1985) hat gezeigt, daß das Germanische Muschelkalkmeer im Bereich der Tropen bis Subtropen lag, und hat diese Schillbänke auf Hurrikane zurückgeführt. Hurrikane als Ausdruck spezieller klimatischer Bedingungen haben hier über Substratveränderungen ganz wesentlich als steuernder Faktor der Riffbildung gewirkt. Dies wird insbesondere bei den langsam wachsenden *Placunopsis*-Riffen deutlich, wo während Zeiten (wiederum klimatisch gesteuerter) höherer Tonzufuhr das Riffwachstum lateral reduziert wird. Mit jeder neuen Schillbank breitet sich das Riff dann seitlich wieder aus. Im Bereich des Gelben Kippers, wo die Tonsedimentation besonders lange anhielt, kamen schließlich die letzten Muschelkalkriffe zum Erliegen. Besonders schön ist, bzw. war, das am größten Muschelkalk-Riff, in Tiefenstockheim SE Würzburg, zu sehen (Abb. 6). Hier wirkt sich das Klima durch unterschiedliche Verwitterung und Tonzufuhr, sowie durch die Veränderung von Substrat auf die Riffentstehung und das Riffsterben aus.

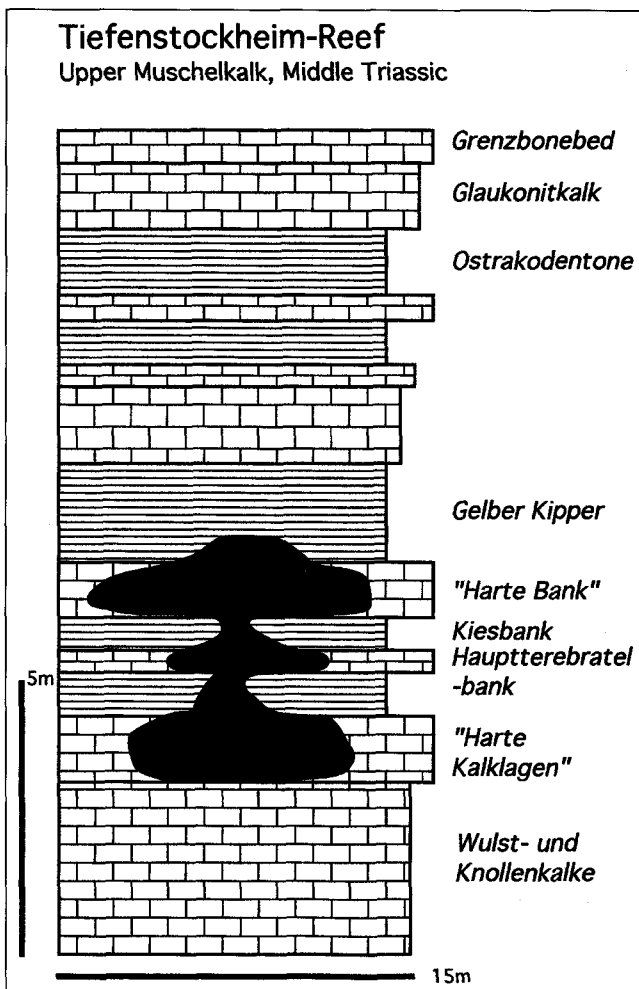


Abb. 6. Profil durch den oberen Hauptmuschelkalk bei Tiefenstockheim (Unterfranken) mit einem *Placunopsis*-Riff. Die laterale Ausdehnung des Riffes ist vom Substrat (Sturmsedimente) und damit vom Klima abhängig. Nach KRUMBEIN (1964) und eigenen Aufnahmen.

2.4. Riffe und Diversität

2.4.1. Diversität und Gleichgewicht

Riffe sind die artenreichsten marinen Biotope. Im folgenden soll weniger auf die Entstehung der großen Artenvielfalt eingegangen werden, diese wurde z.B. von ROSEN (1984) ausführlich diskutiert. Vielmehr soll der Frage nachgegangen werden, wie sich die große Diversität erhalten konnte. Traditionell wird diese hohe Diversität auf die stabilen ökologischen Bedingungen in den Tropen, die keine Jahreszeiten kennen, zurückgeführt. Ein Argument für die Stabilität ist der hohe Anpassungsgrad und die Vielzahl der im Riff realisierten ökologischen Nischen. Bei genauem Hinsehen ist aber für die primären Riffbildner die, zumindest offensichtliche, Zahl der Nischen relativ gering. Die primären Riffbildner, also vor allem die Korallen und Rotalgen, konkurrieren alle um Raum und Licht. Im übrigen sind sie wenig nahrungsspezifisch, so daß auch hier kaum die Möglichkeit für neue Nischen gegeben ist. Über subtilere Formen der ökologischen Differenzierung, wie Resistenz gegen Mikrobohrer oder Fische ist noch wenig bekannt. Bei der zwischen Korallen bekannten gegenseitigen Aggressivität sind ausgerechnet die aggressivsten Formen (*Eusmilia*) sehr selten, so daß diese spezielle Anpassung als Schutz vor dem Aussterben für einige wenige Ar-

ten zu sehen ist. Entlang der Nischenachse „Licht“ können einige Korallen (z.B. *Acropora*) andere durch „overshadowing“ zum Absterben bringen. Andererseits ist *Acropora* bei Stürmen sehr fragil. Ein gewisser Widerspruch zwischen beobachteter Diversität und der klassischen Theorie der Sukzession (CLEMENTS, 1916) ergibt sich insofern, als nach letzterer ein ungestörtes Ökosystem sich von einer artenarmen Pioniergesellschaft zu hoher Diversität entwickeln, und dann im Klimaxstadium wiederum in einer weniger diversen Vergesellschaftung enden soll (WALKER & ALBERSTADT, 1975). In dieser Vergesellschaftung finden sich dann nur noch die am besten angepaßten Organismen, alle anderen sind der Konkurrenz nicht gewachsen gewesen. Der Klimaxbegriff ist allerdings in der modernen Ökologie umstritten (WALTER & BRECKLE, 1983). Es lassen sich jedoch sog. primäre Sukzessionen, z.B. nach Gletscherrückzügen oder Vulkanausbrüchen, und sog. sekundäre Sukzessionen, also auf anthropogen erzeugten Brachen, in der oben beschriebenen Art beobachten (KREB, 1983; CONNELL, 1978). Insbesondere die Botaniker haben Sukzessionsstadien detailliert untersucht und festgestellt, daß über längere Zeit stabile Ökosysteme sich tatsächlich in Richtung auf eine artenarme Klimaxgemeinschaft hinentwickeln können (KREB, 1983; WALTER & BRECKLE, 1983; CONNELL, 1978). In der Natur sind jedoch Störungen durch Waldbrände, Windbruch und Epidemien in der Regel so häufig, daß sich praktisch nie eine Klimaxgemeinschaft über größere Areale entwickeln kann. CONNELL (1978) hat in einem Vergleich von Tropenwäldern und Riffen auf diesen Umstand hingewiesen und vermutet, daß sich in den hochdiversen Riffen ebenfalls Störungen auswirken müßten, um eine niedrigdiverse Klimaxgemeinschaft zu verhindern. Es war auch lange bekannt, daß sich Hurrikane auf Riffe verheerend auswirken, und dort große Mengen Riffschutt produzieren. Vergleicht man eine Weltkarte mit den größten Riffvorkommen und eine Weltkarte mit den größten Hurrikanhäufigkeiten, so stellt man weitgehende Übereinstimmung fest (Abb. 4 und 7). Betrachtet man andererseits z.B. eine Karte der Karibik mit den Hurrikan-Tracks über etwa 50 Jahre, so stellt man fest, daß praktisch jeder Punkt des gesamten Raumes in dieser Zeit mindestens einmal von einem Hurrikan heimgesucht wurde. Im Bezug zur Lebenszeit eines Riffes sind Zerstörungen durch Hurrikane also etwas durchaus Normales. Bezogen auf eine Riffprovinz, z.B. die Karibik, bleibt somit das Ökosystem natürlich stabil und ermöglicht spezielle Anpassungen, für das einzelne Riff jedoch wird die ökologische Uhr immer wieder auf Null gestellt. Nach der Zerstörung können dann die Überlebenden bzw. Einwanderer aus umgebenden Riffen wieder mit einer neuen Sukzession beginnen, bis diese erneut gestört wird. In diesen permanenten Störungen ist eine der wesentlichen Ursachen für die hohe Diversität von Riffen zu sehen. Auch in Riffgebieten, in denen es keine Hurrikane gibt, wie z.B. dem Roten Meer, sind Streßsituationen wie niedriger Meeresspiegel während langandauernder Nordwinde, sowie klastischer Einfluß nach seltenen, aber starken Regenfällen über geologische Zeiträume normal. Es verwundert dann auch nicht, daß wir in vielen fossilen Flachwasser-Riffen weit mehr Schutt als Rifforganismen in situ finden. Besonders gut dokumentiert wird diese Hypothese durch Untersuchungen an Riffkorallen in Jamaica (PORTER et al., 1981). Abb. 8 zeigt, daß die opportunistischen Arten, die unter normalen Bedingungen eine niedrige Sterblichkeitsrate haben und die

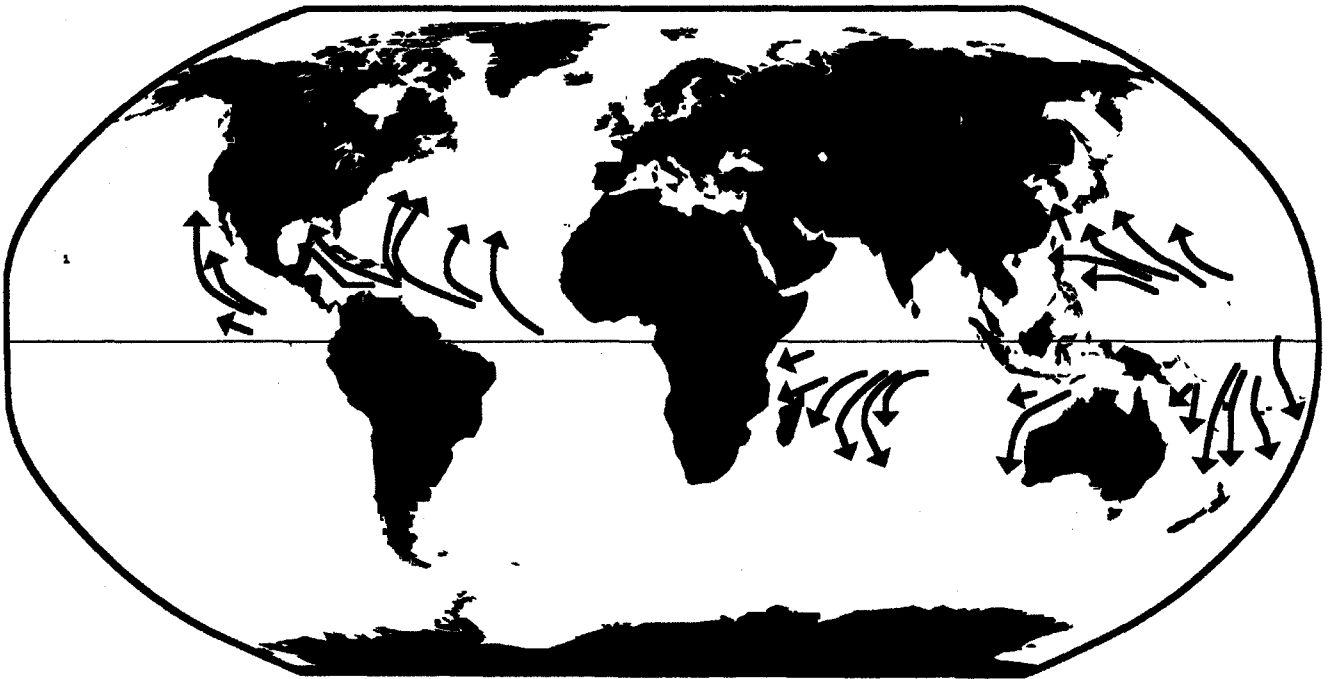


Abb. 7.
Weltkarte mit den wichtigsten Hurrikan-Gebieten (nach KRÜGER, 1979).
Bei Vergleich mit Abb. 3 fällt das weitgehende Zusammenfallen von Rifffgebieten und Hurrikangebieten auf.

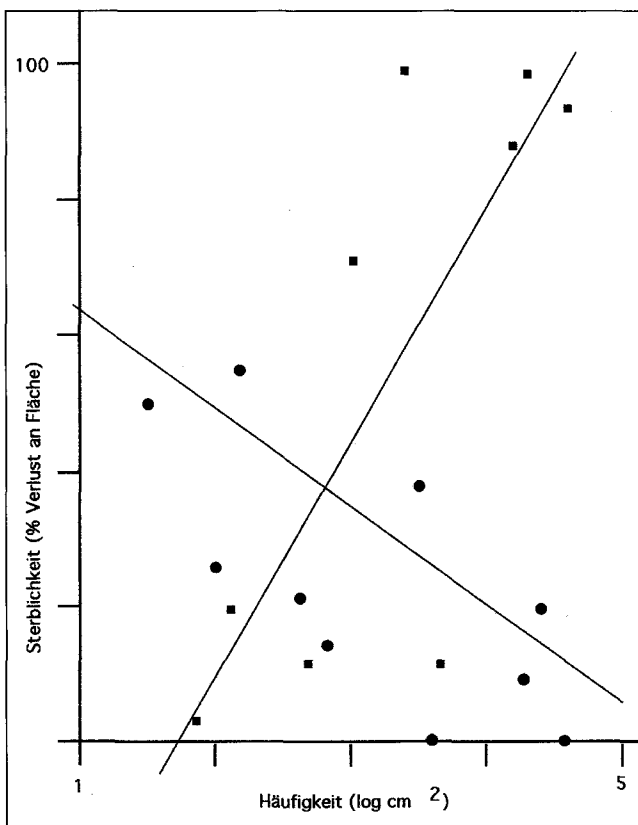


Abb. 8.
Arealveränderungen von Korallen zu normalen Zeiten und während eines Sturmes in Jamaica (nach PORTER et al., 1981).
Zu normalen Zeiten (Schwarze Kreise) ist bei häufigen Arten die Mortalitätsrate gering, bei ohnehin schon seltenen Arten dagegen ist sie vergleichsweise hoch. Durch diese Punkte kann eine Regressionsgerade (von NW nach SE) gelegt werden. Völlig unterschiedlich sind die Verhältnisse bei Stürmen (Schwarze Quadrate). Hier sind die besonders häufigen Arten auch besonders stark betroffen, während die selteneren Arten relativ weniger Schaden davon tragen. Die aus diesen Werten errechnete Regressionsgerade verläuft von SW nach NE.

Riffgemeinschaft dominieren, während Stürme eine besonders hohe Sterblichkeitsrate zu verzeichnen haben. Umgekehrt sind andere Riffbewohner, die zu normalen Zeiten als nicht besonders erfolgreich angesehen werden, nach Stürmen relativ häufiger als zuvor. Hier greift das Klima wiederum in Form von Stürmen als steuernder Faktor auf die Rifffentwicklung ein.

2.4.2. Diversitätsunterschiede zwischen Atlantik und Pazifik

Vergleicht man den Pazifik und den Atlantik hinsichtlich der Diversität ihrer Riffbildner und Riffbewohner, so stellt man enorme Unterschiede fest (Abb. 9, ROSEN, 1984; SCHUHMACHER, 1988). Dies ist einerseits auf den großen Arealunterschied zurückzuführen, andererseits aber auch auf Unterschiede in der biogeographischen Entwicklung und in der Klimageschichte. Im Pazifik sind Riffe vor allem an den reich gegliederten Küsten Südasiens und Australiens sowie auf den Archipelen verbreitet. Die größere Riffdichte und die größere Diversität der Riffforganismen im Westpazifik hängt einerseits mit den viel größeren und reicher gegliederten Schelfflächen dort, andererseits mit den oben schon erwähnten Strömungsverhältnissen zusammen, die für wärmeres Wasser im Westpazifik, verglichen mit den gleichen Breiten im Ostpazifik, sorgen. Darüber hinaus spielen die Strömungen insofern eine Rolle, als sie in den Breiten, in denen Riffe vorkommen, überwiegend nach Westen gerichtet sind, sodaß sich für die westlichen Gebiete ein ständiger Nachschub an Larven ergibt, der im östlichen Pazifik fehlt. Unter diesen generellen Gesichtspunkten betrachtet, sind die Verhältnisse im Atlantik ähnlich. Auch hier sind in den niederen Breiten im Westen die Küsten stärker gegliedert und werden von wärmeren Strömungen berührt als im Osten. Auch hier gilt für den Nachschub an Larven das für den Pazifik Gesagte. Es besteht allerdings ein wesentlicher Unterschied zwischen Pazifik und Atlantik. Während in ersterem die westlichen Gebiete um den Äquator dicht mit Riffen besiedelt sind,

Species Diversity		
	Indo-Pacific	Atlantic
Corals	500	84
Conchifera	5000	1200
Fish	2200	600

Abb. 9.
Artenzahlen in Atlantik und Indopazifik.
Nach SCHUHMACHER (1988).

verhindern der Amazonas und der Orinoko, sowie weitere Flüsse solches im Atlantik. Erst südlich der Westspitze Südamerikas findet sich nochmals spärlicher Riffwuchs (SCHUHMACHER, 1988). Ansonsten ist das Riffareal des Atlantik im wesentlichen auf die Karibik beschränkt. Die Auswirkungen dieser Konstellation dürften während der Eiszeiten noch dramatischer gewesen sein als heute. Auch wenn die Wassertemperaturen im tropischen und subtropischen Bereich nicht wesentlich unter den heutigen lagen, so dürften doch die tropischen Zonen enger, und weite Teile der heutigen Karibik als Riffgebiete ausgefallen sein. Während sich im Pazifik die Riffe auf die tropischen Areale zurückziehen konnten, war dieses Refugium im Atlantik versperrt. Die Sedimentfracht der tropischen Flüsse dürfte bei geringerer Ausdehnung der Regenwälder in Südamerika eher höher gewesen sein als heute, und somit mußten sich die Riffe während der Kälteperioden auf die südliche Karibik beschränken. Da aufgrund der geographischen Verhältnisse von keinem anderen Meer neue Faunenelemente zuwandern konnten, mußte sich in den Zwischeneiszeiten und im Holozän die gesamte atlantische Fauna aus einem relativ kleinen Rückzugsgebiet rekrutieren, während im pazifischen Raum während der Vereisungsphasen wesentlich größere Reservate im Bereich Südasiens und in der Inselwelt der Südsee bestanden.

An diesen wenigen Beispielen sollte der zwar allgemein bekannte, aber doch nicht immer so offensichtliche, Einfluß des Klimas auf Riffe in seiner Vielfalt demonstriert werden. Vor allem das letzte Beispiel zeigt, daß ein Ökosystem nicht nur aus seinen gegenwärtigen Merkmalen heraus vollständig verstanden werden kann, sondern daß die paläogeographische, palökologische und paläontologische Entwicklung mitberücksichtigt werden müssen. Im folgenden Teil sollen nun einige Grundsätze des bisher kaum beachteten Einflusses der Riffe auf das Klima behandelt werden.

3. Wirkungen von Riffen auf das Klima

3.1. Das Klimasystem

In der neueren Literatur (z.B. CROWLEY & NORTH, 1991) wird der Begriff des Klimasystems sehr weit gefaßt. Das Klimasystem besteht demnach aus dem komplexen Wechselwirkungsgefüge der Atmosphäre, der Biosphäre, der Geosphäre, der Hydrosphäre und der Kryosphäre (Abb. 2). Übergeordnete Steuerungsfaktoren sind kosmische Veränderungen (Erdbahnparameter, Sonneneinstrahlung, etc.). Der Begriff Wechselwirkungsgefüge besagt, daß Veränderungen in einem Subsystem auch Verän-

derungen in anderen Subsystemen nach sich ziehen können. Diese Wechselwirkungen können direkter aber auch indirekter Natur sein, sie können relativ kurzfristig wirken (z.B. Temperaturveränderungen) aber auch erst in geologischen Zeiträumen zum Tragen kommen (z.B. Kohlenstoffkreislauf). Im Falle des Klimasystems ist jedes der Subsysteme für sich genommen aber schon so komplex und wiederum aus Subsystemen aufgebaut, daß man bisher diese Wechselwirkungen erst in ihren Grundzügen versteht. Innerhalb der einzelnen Subsysteme sind manche Prozeßverläufe relativ gut bekannt (z.B. für die kurzfristige Wettervorhersage, einige Sedimentationsprozesse, ökologische Prozesse oder auch die großen Zusammenhänge zwischen Orogenesen und Magmatismus). Bei den zahlreichen Modellen des Klimasystems, die in den letzten Jahren publiziert wurden, z.B. BERNER (1991), GOODESS et al. (1992), HOLMÉN (1992), MURRAY (1992), RODHE (1992), fällt auf, daß Flachwasserkarbonate in diesen Modellen überhaupt nicht vorkommen. Für den Kohlenstoffkreislauf werden allenfalls die Landpflanzen, das marine Phytoplankton und das Zooplankton sowie die Tiefseesedimente als Reservoire, in denen Organismen eine Rolle spielen, herangezogen. Erstmals hat BERGER (1982a, 1982b), später dann KINSEY & HOPLEY (1991) und OPDYKE & WALKER (1992) auf die Bedeutung von Flachwasserkarbonaten im Kohlenstoffkreislauf hingewiesen. Wir werden darauf zurückkommen.

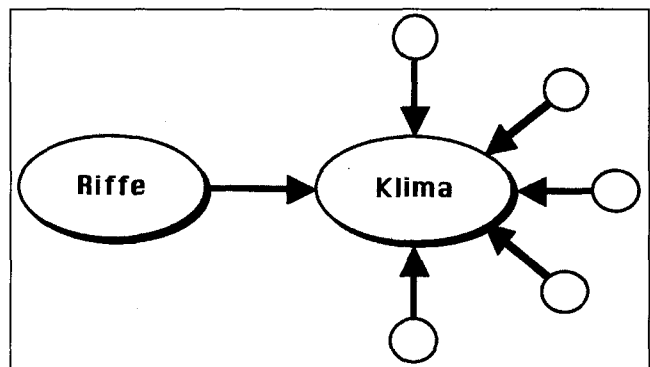


Abb. 10.
Das Klima wird von einer Vielzahl von Faktoren beeinflusst. Obwohl Riffe sicherlich nicht der wichtigste Faktor sind, soll der Einfluß von Riffen auf das Klima hier diskutiert werden.

3.2. Probleme mit MILANKOVITICH und der Eiszeit

Der Einfluß von Erdbahnparametern auf das Klima wird heute allgemein akzeptiert. Die Erde bewegt sich in einer Ellipse um die Sonne, deren Exzentrizität mit einer Periode von ca. 100.000 Jahren schwankt. Die Schwankungen der Exzentrizität wirken sich vor allem in niederen Breiten aus (GOODESS et al., 1992). Die Schiefe der Erdachse gegenüber der Ekliptik schwankt mit einer Periode von ca. 40.000 Jahren (41.000 und 53.000). Dabei erhält bei extremer Schiefe die Polarregion der im Sommer der Sonne zugewandte Hemisphäre ungleich mehr Energiezufuhr als der gegenüberliegende Pol. Die Energiebilanz für beide Hemisphären ist zwar im Jahresdurchschnitt ausgeglichen, aber die Verteilung im Jahr ist sehr ungleichmäßig. Die Schwankungen der Schiefe der Erdachse wirken sich also vor allem in hohen Breiten aus. Die Präzession der Erdachse schwankt mit einer Periode von ca. 20.000 Jahren (19.000 und 23.000). Diese Schwankungen ergeben sich aus der Kreisbewegung der Rotationsachse. Ihre

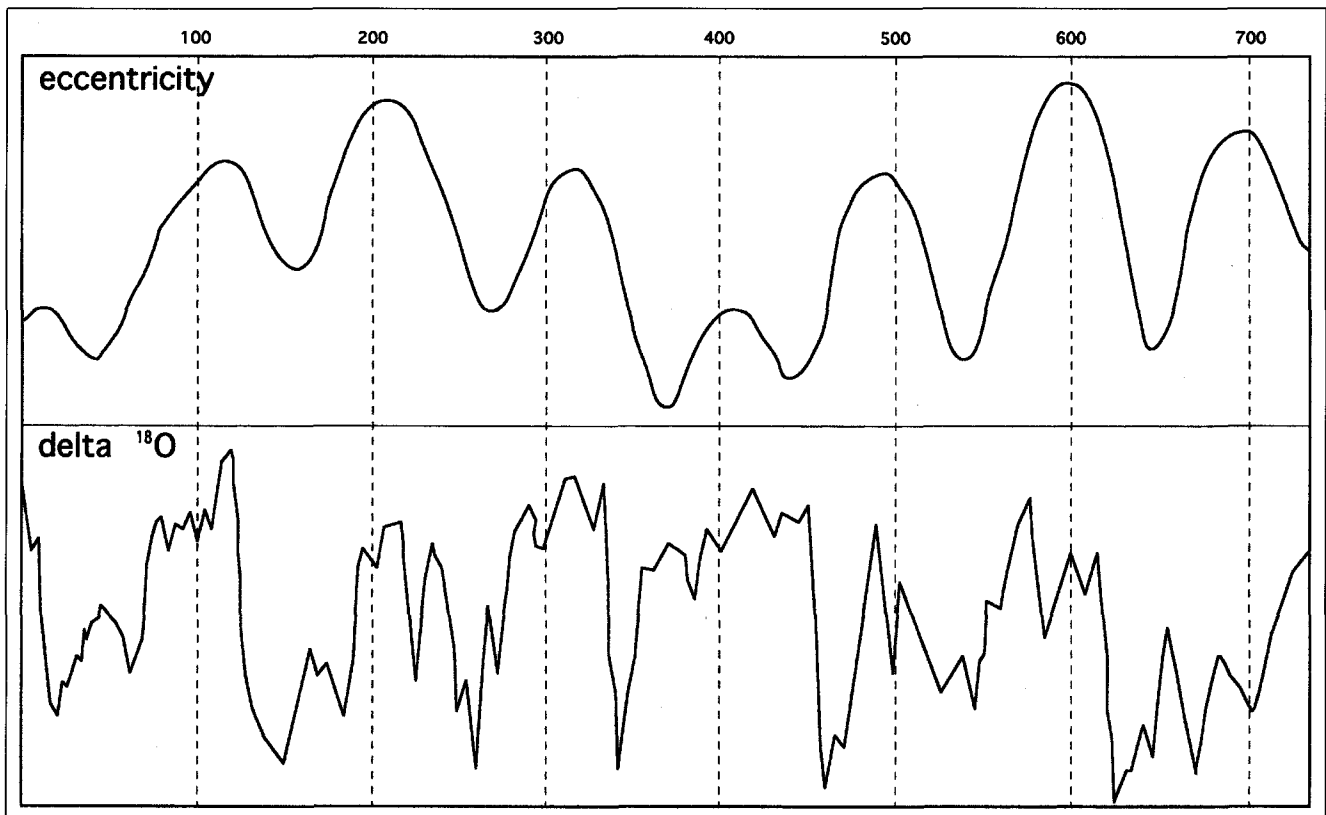


Abb. 11.
Die für die Exzentrizität errechneten Werte laufen den gemessenen $\delta^{18}\text{O}$ -Werte für die letzten ca. 700.000 Jahre erstaunlich gut parallel. Die Sauerstoff-Isotopenwerte stehen hier stellvertretend auch für andere Parameter, wie z.B. CO_2 , die einen prinzipiell ähnlichen Verlauf zeigen. Die Exzentrizität wirkt sich vor allem in niederen Breiten aus, die Vereisungen fanden jedoch in den hohen Breiten statt. Riffe könnten das Signal übermitteln haben.

Wirkung modifiziert in erster Linie die Wirkungen der Exzentrizität (GOODNESS et al., 1992), und wirkt sich in niederen und mittleren Breiten aus.

Schwankungen der Erdbahnparameter als Ursache für die Eiszeiten hat man schon im letzten Jahrhundert vermutet. In der Mitte dieses Jahrhunderts hat dann M. MILANKOVITICH in mehreren Arbeiten (z.B. 1938) die Veränderungen der Erdbahnparameter erneut und genauer berechnet, und sie ebenfalls zur Erklärung der Eiszeiten herangezogen. Sie werden nach ihm als MILANKOVITICH-Zyklen bezeichnet. Er war der Meinung, daß, insbesondere bei Überlagerung der Effekte der unterschiedlichen Zyklen in eine Richtung, Auswirkungen auf das Klima zu erwarten sind. Die Auswirkungen der Veränderungen der Erdbahnparameter auf die Energiebilanz sind aber insgesamt gering, sie reichen nicht aus, um die errechneten Temperaturabweichungen zu erzeugen (SHAW & DONN, 1968; LIU, 1992). Schon MILANKOVITICH ging von Rückkopplungseffekten aus, die das von der Sonne kommende Signal auf der Erde verstärken. Er dachte dabei insbesondere an den Rückkopplungseffekt Eis-Albedo. Dieser Gedanke war insofern richtig, als sich die entscheidenden Voraussetzungen zur Bildung von polaren Eiskappen in hohen Breiten abspielen müssen. Genau hier liegt aber das Problem. Die Vereisung selbst muß in hohen Breiten beginnen, und der Schlüssel zu einer Veränderung des Zirkulationssystems der Ozeane, der ebenfalls die klimatischen Verhältnisse in den Polarregionen beeinflussen könnte, liegt auch in den hohen Breiten. Praktisch das gesamte Tiefenwasser der Weltmeere wird heute im Nordatlantik gebildet. Nur über eine Veränderung der klimatischen Verhältnisse in dieser Region kann man den Tiefen-

wasserstrom verstärken oder vermindern. Die Strömungsverhältnisse der Ozeane sind beschrieben in BROEKER & PENG (1982), GOODNESS et al. (1992) und MURRAY (1992).

Messungen von Isotopenwerten in Organismenschalen und daraus berechnete Temperaturen, ebenso wie Schwankungen im CO_2 -Gehalt der Luft, wie sie aus Luft einschüssen in Eiskernen gemessen worden sind, zeigen, zumindest für die letzten 500.000 Jahre, eine eindeutige Dominanz des 100.000-Jahr-Zyklus (Abb. 11). Wie oben ausgeführt wurde, wirkt sich aber der 100.000-Jahr-Zyklus vor allem in den niederen Breiten aus, und dort hatte man während der Eiszeiten die geringsten Temperaturveränderungen. Für eine Lösung des Problems bieten sich im Grunde vier Möglichkeiten:

Entweder ① man nimmt an, daß Eiszeiten nur entstehen können, wenn sich alle drei Parameter in einer Richtung also „kühl“ überlagern. Dann kommt man aber bei Perioden von 20.000, 40.000 und 100.000 Jahren nur alle 200.000 Jahre zu einer Deckung. Diese Möglichkeit widerspricht den Beobachtungen (Abb. 11), oder ② man bringt den 20.000- und den 100.000-Jahr-Zyklus alle 100.000 Jahre zur Deckung und nimmt an, daß der 40.000-Jahr-Zyklus nicht so entscheidend ist. Dann bleibt die Frage, warum es bei 20.000, 40.000, 60.000 und 80.000 Jahren nicht so kalt wurde, und man läßt den einzigen Zyklus, der sich definitiv in den hohen Breiten auswirkt, außer acht. Auch diese Variante ist nicht überzeugend. Möglichkeit ③ besteht darin, das in niederen Breiten ankommende Signal möglichst schnell in hohe Breiten zu transferieren. Möglichkeit ④ geht davon aus, daß der 100.000-Jahr-Zyklus im wesentlichen ein Produkt interner Schwankungen des Systems ist, der allenfalls durch die extern vorgege-

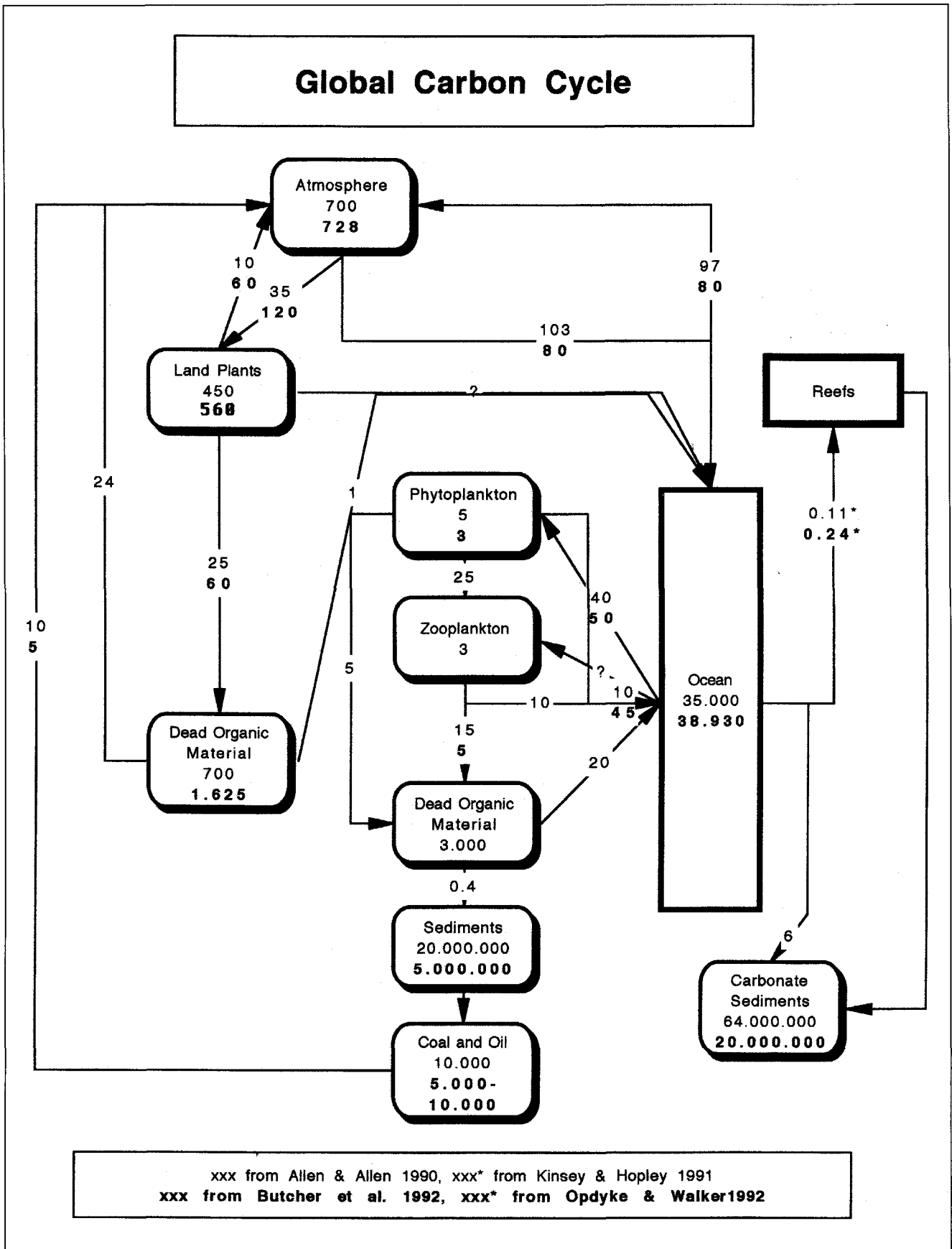


Abb. 12. Wichtigste Reservoirs und Flüsse im globalen Kohlenstoffkreislauf (Alle Werte in 10^{14} g C).

bene Periode stabilisiert wird. Die beiden letzten Möglichkeiten verdienen etwas genauere Betrachtung, da in beiden Fällen Riffe eine nicht unerhebliche Rolle spielen könnten. Zu dieser Diskussion siehe auch GOODISS et al. (1992).

3.3. Riffe und der Kohlenstoffkreislauf

In Abb. 12 sind die wichtigsten Reservoirs des Kohlenstoffkreislaufs und die Flüsse zwischen ihnen zusammengestellt. Aus der Abbildung geht hervor, warum Riffe (hier sind riffbezogene Flachwasserkarbonate mit eingeschlossen) normalerweise bei quantitativen Modellen des Kohlenstoffkreislaufs nicht in die Rechnung miteinbezogen werden. Der Fluß von 0.11 bzw. 0.24×10^{14} g C ist gegenüber den Flüssen zwischen Atmosphäre und Ozean, oder zwischen Ozean und Plankton vernachlässigbar klein (alle weiteren Angaben zu Stoffmengen und Flüssen beziehen sich auf 10^{14} g C, unterschiedliche Werte für dasselbe Reservoir oder denselben Fluß stammen aus verschiedenen Quellen, die in den Abb. angegeben sind). Das ändert sich aber schon bei Zeiträumen von wenigen tausend Jahren, und erst recht, wenn man in geologische Zeiträume kommt. Ein wesentlicher Unterschied zwischen Flachwasserkarbonaten und den meisten anderen Reservoirs in Abb. 12 besteht darin, daß Kohlenstoff, der ins Flachwasserkarbonat-Reservoir gelangt, dem übrigen System für lange Zeit entzogen wird.

Der wichtigste Einfluß von Riffen auf den Kohlenstoffkreislauf, und damit auf das Klima, besteht in der Absonderung von kalkigen Skeletten durch Riffbauer und -bewohner. Dies ist im einzelnen ein komplizierter chemischer Prozeß, der aber auf die in Abb. 13 und Abb. 14 angegebene Nettoformel hinausläuft. Bei der Kalkabscheidung durch Organismen wird ein Kohlenstoffatom in das Skelett eingebaut und ein zweites in Form von CO_2 an die Umgebung, den Ozean, abgegeben. Wenn alle anderen Parameter konstant bleiben, wird schließlich ein Teil des so erzeugten CO_2 in die Atmosphäre gelangen. Dieser Umstand, und daß daher Riffe auch nicht zum Abbau des anorganischen Kohlenstoffs beitragen können (KINSEY & HOPLEY, 1991), wird häufig übersehen. Natürlich trifft diese Formel für jeden Verkalkungsprozeß zu, also auch bei pelagischen Organismen. Allerdings gibt es doch Unterschiede, die auf längere Zeiträume gesehen, gravierende Auswirkungen haben. Aus Abb. 12 ergibt sich, daß zwar der jährliche Kohlenstoff-Fluß in das Plankton-Reservoir um Größen-

Calcification in the Ocean	
Benthic calcifiers:	
$\text{Ca}^{2+} + 2\text{HCO}_3^- \rightarrow \text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2$	
ratio: organic carbon/inorganic carbon = 0.03	
deposition mainly in waters saturated for CaCO_3	
annual rate of CaCO_3 -production: 3×10^{14} g C [*]	
annual rate of CaCO_3 -deposition: 2.4×10^{14} g C [*]	
<small>* BUTCHER et al. 1992 ** OPDYKE & WALKER 1992</small>	

Abb. 14.
Daten zur Karbonatproduktion durch benthonische Organismen.

ordnungen höher ist als in das Riff-Reservoir, daß aber auch der Rückfluß vom Plankton zum Ozean hoch ist. Wesentliche Unterschiede bestehen bei der Fixierung des Kohlenstoffs (Abb. 13 und 14). Im Plankton-Reservoir wird ca. 3 mal soviel Kohlenstoff in kurzlebige organische Substanz eingebaut wie in Kalkskelette. Im Benthos-(Riff)-Reservoir wird dagegen, über ein Jahr gesehen, dreißig mal mehr Kohlenstoff in Kalkskelette eingebaut als in organische Substanz. Zwar ist die jährliche globale Karbonatproduktion des Planktons etwa 10 mal so hoch wie die des Benthos, doch der große Unterschied, wie er aus den Flußraten abzulesen ist, hat sich schon deutlich verringert. Auch diese Unterschiede gleichen sich aus, wenn man das weitere Schicksal des Karbonats betrachtet. Zwar geht auch im Flachwasser etwas Karbonat zurück in das Meerwasser, doch ist diese Fraktion vernachlässigbar, da das Meerwasser in diesen Bereichen hinsichtlich Karbonat ge- bzw. übersättigt ist. Anders sieht es bei den pelagischen Organismen aus. Diese geraten zu einem erheblichen Anteil unter die CCD und werden aufgelöst. Der Kohlenstoff fließt in das System zurück. Die globale Netto-sedimentationsrate für benthonische Organismen liegt in der gleichen Größenordnung wie die für pelagische. Über das weitere Schicksal beider Sedimenttypen liegen keine gesicherten Daten vor. Durch Änderungen der CCD, bzw. durch CO_2 -reiche Tiefenwässer können in der Tiefsee zusätzlich enorme Mengen an Karbonat gelöst werden, was zu einer weiteren Verminderung der Nettosedimentationsrate über längere Zeiträume führt. Allerdings ist auch bei Flachwasserkarbonaten bei Meeresspiegel-Tiefständen mit verstärkter Karbonatlösung zu rechnen. Natürlich kommt der Verwitterung generell, ebenso wie dem Vulkanismus, eine wichtige Rolle im Kohlenstoffhaushalt zu. Hier soll nur gezeigt werden, daß Flachwasserkarbonate durchaus eine wichtige Rolle im globalen Kohlenstoffhaushalt spielen können. Wie ein Vergleich von Abb. 12 und Abb. 14 zeigt, entziehen Riffe dem globalen Kohlenstoffhaushalt bereits in 3000 Jahren die Menge Kohlenstoff, die heute in der Atmosphäre enthalten ist, und entlassen gleichzeitig nochmals die gleiche Menge mit dem CO_2 in ihre Umgebung. In 160.000 Jahren bringen Riffe die Menge Kohlenstoff in das Sediment, die heute in den Ozeanen vorhanden ist (Abb. 15). Dazu wird nochmals die gleiche Menge in Form von Kohlendioxid an die Luft abgegeben. Wenn man im Gedankenexperiment alle anderen Faktoren konstant läßt, wäre den Ozeanen in 80.000 Jahren sämtlicher Kohlenstoff, ausschließlich durch Riffe, entzogen. Wenn man etwa das Klimasystem der Kreide,

Calcification in the Ocean	
Pelagic Calcifiers:	
$\text{Ca}^{2+} + 2\text{HCO}_3^- \rightarrow \text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2$	
ratio: organic carbon/inorganic carbon = 3	
deposition mainly in waters undersaturated for CaCO_3	
annual rate of CaCO_3 -production: 30×10^{14} g C [*]	
annual rate of CaCO_3 -deposition: 2×10^{14} g C [*]	
<small>* BUTCHER et al. 1992, ** OPDYKE & WALKER 1992</small>	

Abb. 13.
Daten zur Karbonatproduktion durch pelagische Organismen.

Annual production by coral reefs	
C (carbonate):	0.24 *
In 5,000 years:	1,200
in 15,000 years:	3,600
in 100,000 years:	24,000
in 1,000,000 years:	240,000
+ same amount released with CO₂	
* Opdyke & Walker 1992	

Abb. 15.
Die heutige jährliche Produktionsrate von Rifforganismen auf verschiedene Zeitspannen hochgerechnet.
Alle Werte bezogen auf 10¹⁴ g C.

einer Zeit mit mächtigen Karbonatsedimenten und relativ hohem mittleren Meeresspiegel, verstehen will, darf man nicht vernachlässigen, daß, heutige Produktionsraten vorausgesetzt, der heutige atmosphärische Gehalt an CO₂ in einer Million Jahre etwa 340 mal alleine durch Riffe freigesetzt wird. Bei doppeltem Kohlendioxidgehalt und nur halb so großer Produktion wäre das immer noch 85 mal, bzw. einmal in 12.000 Jahren.

Von diesen spekulativen Betrachtungen zurück zum Problem der Vereisungen.

Riffe könnten als Bewohner der tropischen Regionen ein schnell reagierendes System auf Klimaänderungen in niederen Breiten sein. Über ihre CO₂-Produktion kann sich dieses Signal rasch auf alle geographischen Breiten auswirken. Sie könnten Mittler und Verstärker des 100.000-Jahr-Zyklus sein. OPDYKE & WALKER (1992) haben in einer numerischen Simulation gezeigt, daß durch Meeresspiegelschwankungen und die damit verbundene Verla-

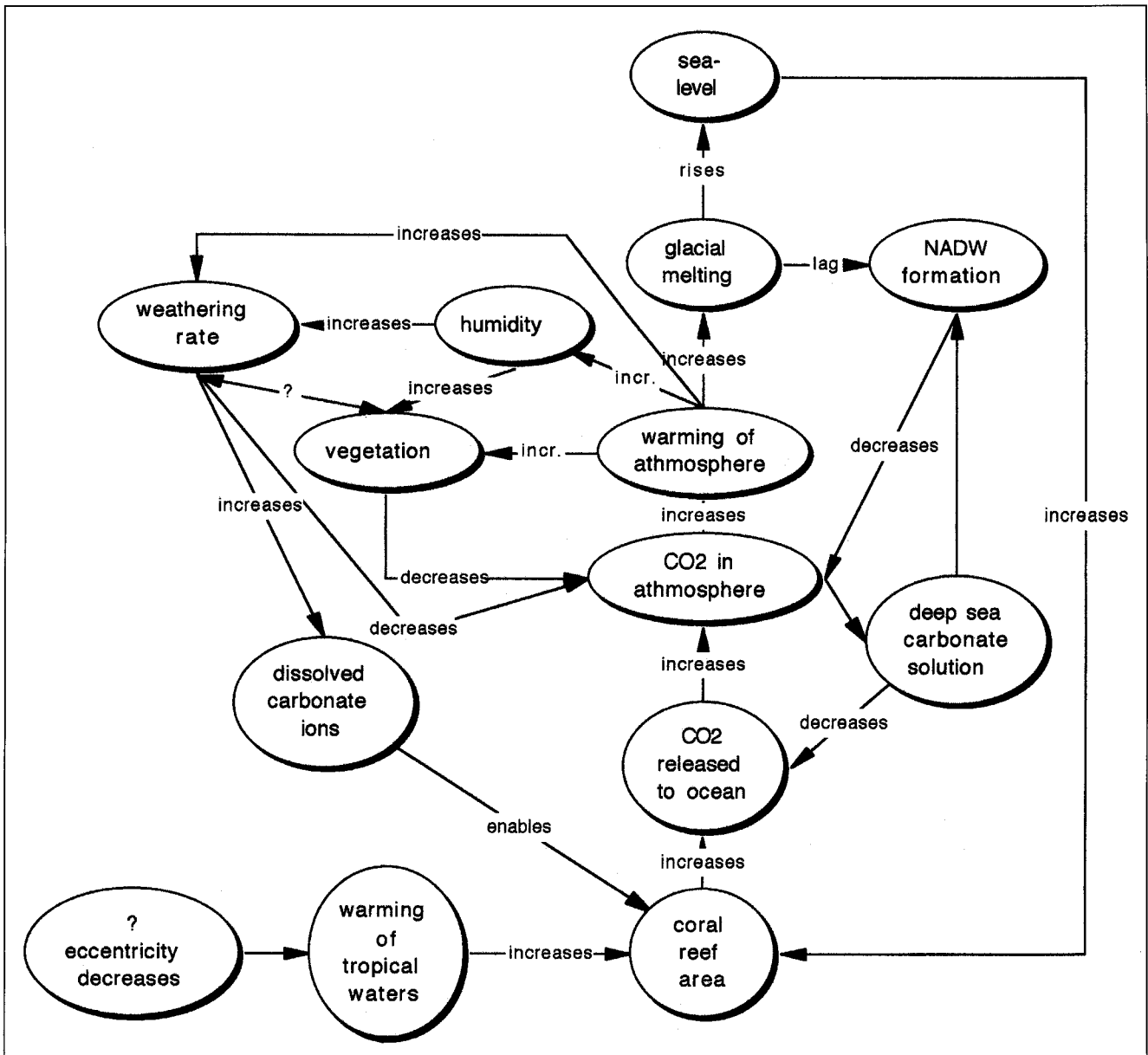


Abb. 16.
Hypothetisches Szenario beim Übergang von Eis- zu Warmzeiten.
Das relativ kleine kosmische Signal einer verringerten Exzentrizität wirkt sich in niederen Breiten in verstärktem Riffwachstum aus. Die möglichen Folgen sind dargestellt.
NADW= North Atlantic Deep Water = Tiefenwasserbildung im Nordatlantik, siehe Text.

gerung der Karbonatproduktion vom Schelf auf den offenen Ozean bzw. umgekehrt, die in Luft einschließen in Eiskernen beobachteten CO₂-Schwankungen im Pleistozän erzeugt werden können. BERGER (1982a, 1982b), konnte mit seiner „Coral-Reef-Hypothese“ nicht nur die postpleistozäne Erwärmung erklären, sondern auch noch ein Modell für das Phänomen der jüngeren Dryas liefern.

Damit soll aber keinesfalls gesagt werden, daß Riffwachstum die alleinige Ursache für Eiszeiten oder Warmzeiten ist! Riffe sind vielmehr eingebunden in ein komplexes Wechselwirkungssystem, als dessen gemeinsamen roten Faden man den Kohlenstoffkreislauf bezeichnen kann. Daneben existieren andere rote Fäden, also Stoffkreisläufe, in die noch weitere Systeme miteinbezogen sind. In Abb. 16 sind die wichtigsten Reservoirs des Kohlenstoffkreislaufes und ihre Auswirkungen bei einer hypothetischen Erwärmung aufgezeichnet. Für eine Abkühlung gelten im Prinzip die gegenteiligen Wirkungen. Nur aus der Summe dieser vielfältig rückgekoppelten Prozesse ergibt sich eine Abkühlung oder Erwärmung im Verlauf der Zeit. Riffe sind nur ein kleines Mosaiksteinchen, das bei der Betrachtung in einer Zeitebene nicht auffällt. Durch die oben beschriebenen Eigenschaften unterscheidet sich das Kohlenstoff-Reservoir „Riff“ jedoch deutlich von anderen Kohlenstoff-Reservoirs. Seine Bedeutung kommt erst über längere Zeiträume zum Tragen und darf in der Paläoklimaanalyse nicht unterschätzt werden.

Dank

Mein herzlichster Dank gilt Herrn Professor FLÜGEL, dem ich die Anregung zur Beschäftigung mit Riffen verdanke und der mich über viele Jahre mit Rat und Hilfe begleitet hat. Danken möchte ich auch der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die mich innerhalb mehrerer Projekte des Antragstellers FLÜGEL sowie in einem gemeinsamen Projekt mit G. FLAJS (Aachen) finanziell unterstützt hat. J.T. GROISS danke ich für die Durchsicht des Manuskripts.

Literatur

- AIGNER, T. (1985): Storm Depositional Systems. – Lecture Notes in Earth Sciences, **3**, 174 S., 83 Abb., Berlin – Heidelberg – New York (Springer).
- BACHMANN, G. (1979): Bioherme der Muschel *Placunopsis ostracina* v. SCHLOTHEIM und ihre Diagenese. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **158**, 381–407, 17 Abb., Stuttgart.
- BERGER, W.H. (1982a): Deglacial CO₂ Buildup: Constraints on the Coral-Reef Model. – Paläogeogr. Paläoclimatol. Paläoecol. **40**, 235–253, Amsterdam.
- BERGER, W.H. (1982b): Increase of carbon dioxide in the atmosphere during deglaciation. – Naturwissenschaften, **69**, 87–88.
- BERNER, R.A. (1991): A model for atmospheric CO₂ over time. – Amer. J. Sci., **291**, 339–376, New Haven, Ct.
- BRACHERT, T.C., BUGGISCH, W., FLÜGEL, E., HÜSSNER, H., JOACHIMSKI, M.M., TOURNEUR, F. & WALLISER, O.H. (1992): Controls of Mud Mound Formation: The Early Devonian Kess-Kess Carbonates of the Hamar Laghdad, AntiAtlas, Morocco. – Geol. Rdsch., **81** (1), 22 Abb., 4 Tab., Stuttgart.
- BROEKER, W.S. & PENG, T.H. (1982): Tracers in the Sea. – 690 S., viele Abb., Palisades, NY (Lamont-Doherty Geological Observatory).
- CONNELL, J.H. (1978): Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. – Science, **199**, 1302–1310, Washington D.C.
- CROWLEY, T.J. & NORTH, G.R. (1991): Paleoclimatology. – Oxford (Oxford University Press).
- EMERY, K.O., UCHUPI, E., PHILLIPS, BOWIN, C.O., BUNCE, E.T. & KNOTT, S.T. (1970): Continental Rise off Eastern North America. – Amer. Assoc. Petroleum Geol. Bull., **54** (1), 44–108, 46 Abb., Tulsa, Ok.
- FAGERSTROM, J.A. (1987): The Evolution of Reef Communities. – 600 S., viele Abb., 51 Taf., New York (Wiley).
- FEARY, D.A., DAVIES, P.J., PIGRAM, C.J. & SYMONDS, P.A. (1991): Climatic Evolution and control on carbonate deposition in northeast Australia. – Paläogeogr. Paläoclimatol. Paläoecol. **89**, 341–361, Amsterdam.
- FISCHER, A.G. (1984): The two Phanerozoic supercycles. – In: BERGGREN, W.A. & VAN COUVERING, J.A. (eds.): Catastrophes in Earth History, 129–150, Princeton, N.J. (Princeton University Press).
- FLAJS, G. & HÜSSNER, H. (1993): The Role of Microbes in Devonian Mud Mounds, Montagne Noire (France). – Facies, **29**, 179–194, Erlangen.
- FRAKES, L.A. (1979): Climates throughout Geologic Time. – 310 S., Amsterdam (Elsevier).
- FRAKES, L.A., FRANCIS, J.E. & SYKTUS, J.I. (1992): Climate Modes of the Phanerozoic. – 274 S., Cambridge (Cambridge University Press).
- GOODESS, C.M., PALUTIKOF, J.P. & DAVIES, T.D. (1992): The Nature and Causes of Climatic Change – Assessing the Long Term Future. – In: GREGORY, S. (eds.): Studies in Climatology Series, **248**, Taf., London (Belhaven Press).
- GWINNER, M. (1968): Über Muschel/Terebratel-Riffe im Trochitenkalk (Obere Muschelkalk, mo1) nahe Schwäbisch Hall und Biebigheim (Baden-Württemberg). – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1968**, 338–344, Stuttgart.
- HAGDORN, H. (1978): Muschel/Krinoiden-Bioherme im Oberen Muschelkalk (mo1, Anis) von Crailsheim und Schwäbisch Hall (Südwestdeutschland). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **156**, 31–86, 25 Abb., Stuttgart.
- HOLMÉN, K. (1992): The Global Carbon Cycle. – In: BUTCHER, S.S., CHARLSON, R.J., ORIANI, G.H. & WOLFE, G.V. (Eds.): Global Biogeochemical Cycles, 239–262, London (Academic Press).
- HÜSSNER, H. (1993): Riffotypen im Muschelkalk Süddeutschlands. – In: HAGDORN, H. & SEILACHER, A. (eds.): Muschelkalk – Schöntaler Symposium 1991, 261–269, Stuttgart, Korb.
- HÜSSNER, H. (Ms): Reefs, an Elementary Principle with Many Complex Realizations. – Beringeria 1994, ca. 150 S., Würzburg.
- JANSA, L.F. (1981): Mesozoic Carbonate Platforms and the Banks of the Eastern North American Margin. – Marine Geol., **44**, 97–117, Amsterdam.
- KINSEY, D.W. & HOPLEY, D. (1991): The significance of coral reefs as global carbon sinks-response to Greenhouse. – Paläogeogr. Paläoclimatol. Paläoecol. **89**, 363–377, Amsterdam.
- KREEB, K.-H. (1983): Vegetationskunde. – 331 S., Stuttgart.
- KRÜGER, W. (1979): Der Große Krüger Atlas der Ozeane. – 208 S., Frankfurt (Krüger-Verl.).
- KRUMBEIN, W. (1963): Über Riffbildungen von *Placunopsis ostracina* im Muschelkalk von Tiefenstockheim bei Marktbreit in Unterfranken. – Abh. Natw. Ver. Würzburg, **4**, 91–106, 6 Abb., Würzburg.
- LIU, H.S. (1992): Frequency variations of the Earth's obliquity and the 100-kyr ice-age cycles. – Nature, **358**, 397–399, London.
- MILANKOVITCH, M. (1938): Astronomische Mittel zur Erforschung der erdgeschichtlichen Klimate. – In: Handbuch der Geophysik, **9**, 592–698, Berlin.
- MURRAY, J.W. (1992): The Oceans. – In: BUTCHER, S.S., CHARLSON, R.J., ORIANI, G.H. & WOLFE, G.V. (eds.): Global Biogeochemical Cycles, 175–211, London (Academic Press).
- OPDYKE, B.N. & WALKER, J.C.G. (1992): Return of the coral reef hypothesis: Basin to shelf partitioning of CaCO₃ and its effect on atmospheric CO₂. – Geology, **20**, 733–736, Boulder, Co.

- OZCLON, M. (1992): Gondwana and Laurussia before and during the Variscan Orogeny in Europe and Related Areas. – Heidelberg. Geowiss. Abh., **53**, 1–56, 5 Abb., 1 Taf., Heidelberg.
- PORTER, J.W., WOODLEY, J.D., SMITH, G.J., NEIGEL, J.E., BATTEY, J.F. & DALLMEYER, D.G. (1981): Population trends among Jamaican reef corals. – *Nature*, **294**, 249–250, London.
- RODHE, H. (1992): Modeling Biogeochemical Cycles. – In: BUTCHER, S.S., CHARLSON, R.J., ORIANI, G.H. & WOLFE, G.V. (eds.): *Global Biogeochemical Cycles*, 55–72, London (Academic Press).
- ROSEN, B.R. (1984): Reef Coral Biogeography and Climate Through the Late Cenozoic: Just Islands in the Sun or a Critical Pattern of Islands? – In: BRENCHLEY, P. (ed.): *Fossils and Climate*, 201–260, New York (Wiley).
- SANDBERG, P.A. (1983): An oscillating trend in Phanerozoic non-skeletal carbonate mineralogy. – *Nature*, **305**, 19–22, London.
- SCHLAGER, W. (1981): The paradox of drowned reefs and carbonate platforms. – *Geol. Soc. Amer. Bull.*, **92**, 197–211, Tulsa, Ok.
- SCHUHMACHER, H. (1988): *Korallenriffe*. – 275 S., 3. Aufl., München.
- SHAW, D.M. & DONN, W.L. (1968): MILANKOVITCH Radiation Variations: A Quantitative Evaluation. – *Science*, **162**, 1270–1272, Washington D.C.
- VAIL, P.R., MITCHUM, G.D., TODD, R.G., WIDMIER, J.M., THOMPSON, S., SANGREE, J.B., BUBB, J.N. & HATFIELD, W.G. (1977): Seismic Stratigraphy and Global Changes of Sea Level. – In: PAYTON, C.E. (ed.): *Seismic Stratigraphy. Application to Hydrocarbon Exploration*, **26**, Tulsa, Ok.
- WALKER, K.R. & ALBERSTADT, L.P. (1975): Ecological succession as an aspect of structure in fossil communities. – *Paleobiology*, **1**, 238–257, Chicago.
- WALTER, H. & BRECKLE, S.-W. (1983): Ökologische Grundlagen in globaler Sicht. – In: WALTER, H. & BRECKLE, S.-W.: *Ökologie der Erde*, **1**, 238 S., Stuttgart.
- WENDT, J., AIGNER, T. & NEUGEBAUER, J. (1984): Cephalopod Limestone Deposition on a Shallow Pelagic Ridge: The Tafilalet Platform (Upper Devonian, eastern Anti Atlas, Morocco). – *Sedimentology*, **31**, 601–625, Oxford.
- WENDT, J. (1993): Steep-sided carbonate mud mounds in the Middle Devonian of the eastern Anti Atlas (Morocco). – *Geol. Mag.*, **130** (1), 69–83.
- ZIEGLER, P.A. (1989): *Evolution of Laurussia*. – 102 S., 14 Taf., Dordrecht (Kluwer Academic Publishers).