

# **Geologische Bedeutung ökologischer Zeiträume in biogener Schichtung (Mikrobenmatten, potentielle Stromatolithe)**

**Geological importance of ecological time spans in biogenic bedding (microbial mats, potential stromatolites)**

Von

GISELA GERDES & THOMAS KLENKE

mit 8 Abbildungen  
with 8 figures

Schlüsselwörter:

*Wachstumsschichtung  
stromatolithische Lamination  
lebende Sedimentoberfläche  
dreidimensional geometrische Oberflächenstrukturen  
Wiedererkennung  
Fossilbericht*

Key words:

*Growth bedding  
stromatolitic lamination  
living sedimentary surface  
three dimensional geometric surface structures  
recognition, fossil record*

Anschriften der Verfasser, addresses of the authors:

GISELA GERDES  
Carl von Ossietzky Universität Oldenburg  
Institut für Chemie und Biologie des Meeres (ICBM) Meeresstation  
Schleusenstr. 1  
D-26382 Wilhelmshaven  
Deutschland  
Fax: 04421 944 200  
E-Mail: g.gerdes@icbm.terramare.de

THOMAS KLENKE  
Carl von Ossietzky Universität Oldenburg  
Institut für Chemie und Biologie des Meeres (ICBM)  
Postfach 2503  
D-26111 Oldenburg  
Deutschland  
Fax: 0441 798 3404  
E-Mail: klenke@icbm.de

**Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud. Österr.**

**46**

**S. 35-49**

**Wien 2003**

## Inhalt

Zusammenfassung.....	36
Abstract.....	36
1. Einleitung.....	36
2. Fallbeispiele.....	37
2.1. Erstes Fallbeispiel: Hypersalines Labormodell.....	37
2.1.1. Beschreibung des Versuchssystems.....	37
2.1.2. Kleinräumige topographische Heterogenität der Mattenoberfläche.....	39
2.1.3. Versuch zur Ornamentbildung auf Petrischalen.....	39
2.1.4. Störungsexperiment (Übersandung).....	40
2.2. Zweites Fallbeispiel: Sedimentationsgesteuerte Genese biogener Schichtgefüge.....	42
3. Diskussion.....	45
4. Schlussfolgerungen.....	47
Dank.....	48
Literatur.....	48

## Contents

Zusammenfassung.....	36
Abstract.....	36
1. Introduction.....	36
2. Case histories.....	37
2.1. First case history: hypersaline laboratory model.....	37
2.1.1. Description of the experimental system.....	37
2.1.2. Small-scale topographic heterogeneity of the mat surface.....	39
2.1.3. Experimental study of ornament formation on petridish cultures.....	39
2.1.4. Experimental study of disturbance (sedimentation).....	40
2.2. Second case history: sedimentation-controlled genesis of biogenic laminated fabrics.....	42
3. Discussion.....	45
4. Conclusions.....	47
Acknowledgements.....	48
References.....	48

### Zusammenfassung

Mit Blick auf Ablagerungen, in denen biologische Prozesse eine dominante Rolle spielen, gewinnt die Eingrenzung der Zeiträume, die von ökologischen Bedingungen und Vorgängen bestimmt werden, an Bedeutung. Zeittakte auf dieser biotisch geprägten Skala unterscheiden sich von anderen geologischen Zeittakten. Der vorliegende Beitrag ist eine Annäherung an die Eingrenzung der Zeit in ökologischen Vorgängen in mikrobiell-sedimentären Ökosystemen. In ihm wird dargestellt, dass ökologische Vorgänge und vor allem auch ihre zeitliche Entwicklung sich durch typische Strukturen im Sediment rekonstruieren lassen. Der ökologische Zeitraum lässt sich dabei zumindest semi-quantitativ angeben. So besitzen Mikrostrukturen neben ihrer bekannten Funktion als Faziesindikatoren auch eine Funktion als Zeitbelege in Aufwuchssedimenten.

### Abstract

The definition of time determined by ecological and biological facts gain importance in deposits predominated by biological processes, e.g., biogenic laminated bedding. Mea-

sure of time across these biotic scales differs from other geological measures. The present contribution is an approach to the definition of time for taxon-morphological and ecological processes which generate topographically heterogeneous surfaces of microbial mats. Since these structures cause uneven laminae in biogenic laminated bedding, they represent important tools to distinguish between the sedentary genesis due to microbial mats and transported organic matter. The results of experimental studies enable to set a semi-quantitative measure of ecologic time spans involved in the genesis of uneven stromatolitic lamination which may support reconstruction of similar structures in the fossil record. Thus, biogenic laminated bedding besides its known function as facies criterion also contains important records of time.

### 1. Einleitung

Stromatolithe und Mikrobenmatten sind nach REINECK (1984) biogene Schichtgefüge. Der Begriff "biogen" weist darauf hin, dass es sich um die Lebenstätigkeit von Organismen, in diesem Fall Mikroorganismen, handelt, die eine laminierte

## 2. Fallbeispiele

Die folgenden Beispiele stammen aus (a) dem hypersalinen Flachwassersystem eines Labormodells und (b) einem Übersandungsexperiment mit Mikrobenmatten und Sediment aus dem Farbstreifen-Sandwatt von Mellum, südliche Nordsee.

### 2.1. Erstes Fallbeispiel: Hypersalines Labormodell

#### 2.1.1. Beschreibung des Versuchssystems

Mikrobenmatten wurden aus einer Saline nahe Guerande, Bretagne entnommen (GIANI et al. 1989), homogenisiert und in einer Kunststoffwanne (86 x 245 cm Bodenfläche) auf einer Lage aus Ton ausgestrichen. Seewasser wurde mit einer

Ablagerung hervorruft, sei es in Verbindung mit oder ohne Sedimentation (GERDES et al. 2000). PETTJOHN & POTTER (1964) veranschaulichen den dominanten Prozess des in situ-Wachstums durch den Begriff "Wachstumsschichtung". Im Zuge der Lamina-Bildung orientieren sich die Mikroorganismen, überwiegend Cyanobakterien, horizontal auf Sedimentoberflächen. Hierdurch bilden sich teppichartige Überzüge, die als Matten bezeichnet werden. Dieser Prozess wird durch die Eigenart kokkoider und fädiger Cyanobakterien unterstützt, sich kollektiv in Form von Lagern, Bündeln und Kolonien zu organisieren (KRUMBEIN et al. 1990, PALINSKA & KRUMBEIN 1999).

Zur aktiven Wachstumszone phototroph dominierter Matten passt die Metapher der "lebenden Sedimentoberfläche" (SCHOLZ 2000). Tendenz solcher lebender Oberflächen ist nicht nur ein zweidimensionales laminares, sondern auch vertikal orientiertes Wachstum. Hieraus resultieren in Gegenwart einer Artengemeinschaft, die einerseits sehr vielfältig und morphologisch variabel sein kann (HOFFMANN 1999, MONTOYA & GOLUBIC 1991) und die sich andererseits zumeist in Reaktion auf kleinräumige Veränderungen diskret auf der Oberfläche verteilt, dreidimensional geometrische Oberflächenstrukturen. SUMNER (2000) beschreibt ähnliche Strukturen für präkambrische Ablagerungen. Die dreidimensionalen Oberflächenstrukturen sind selbst kleinskalig ablagerungsrelevant, da sie unebene Interngefüge hervorrufen, die ein wichtiges Abgrenzungsmerkmal gegenüber transportiertem organischem Material darstellen (SCHIEBER 1998).

Die Entwicklung solcher biogenen Strukturen braucht Zeit (s. a. SUMNER 2000). Sie werden meist nicht von primären Biofilmen hinterlassen, sondern stehen im Zusammenhang mit der Verdichtung und biozönotischen Mannigfaltigkeit einer Mikrobenmatte, in der äußerst komplexe Stoffwechselprozesse ablaufen und frühdiagenetische Mineralbildung häufig ist (VAN GEMERDEN 1993, DEFARGE et al. 1996, VON KNORRE & KRUMBEIN 2000, KROPP et al. 1996). Die Entwicklung solcher Reifestadien bemisst sich im Minimum auf Monate. Die Frage ist, welche Ablagerungsräume eine längerfristig durch Sedimentation oder Erosion ungestörte Entwicklung zulassen.

Die vorliegende Untersuchung ist methodisch der Aktualpaläontologie als "Wissenschaft vom Werden fossil möglicher Urkunden in der Gegenwart" (RICHTER 1928) zuzuordnen. Im ersten Fallbeispiel wird im Anschluss an die Darstellung des komplexen Wachstums eines sich langjährig ohne Störungen durch Sedimentation entwickelnden Labormodells experimentell ermittelt, wie die Entwicklung einer neuen Mattenoberfläche nach Störungen verlaufen und wieviel Zeit in der Regeneration enthalten sein kann. Im zweiten Fallbeispiel wird experimentell hinterfragt, wieviel Zeit in dem durch rhythmische Sedimentation gesteuerten Aufwuchs eines Mattenstapels enthalten ist. Das Ergebnis wird mit biogenen Gefügen aus dem Freiland, dem sogenannten Farbstreifen-Sandwatt, verglichen, in dem die Mikrobenmatten unterschiedlich mächtigen Sedimentationsschüben ausgesetzt sind. In die Diskussion dieses Ablagerungsraumes fließen Reflexionen des 1999 verstorbenen Geologen und Sedimentologen HANS-ERICH REINECK über die sich in den Sedimentprofilen des Farbstreifen-Sandwatts widerspiegelnden abrupten und längerfristigen Prozesse ein.

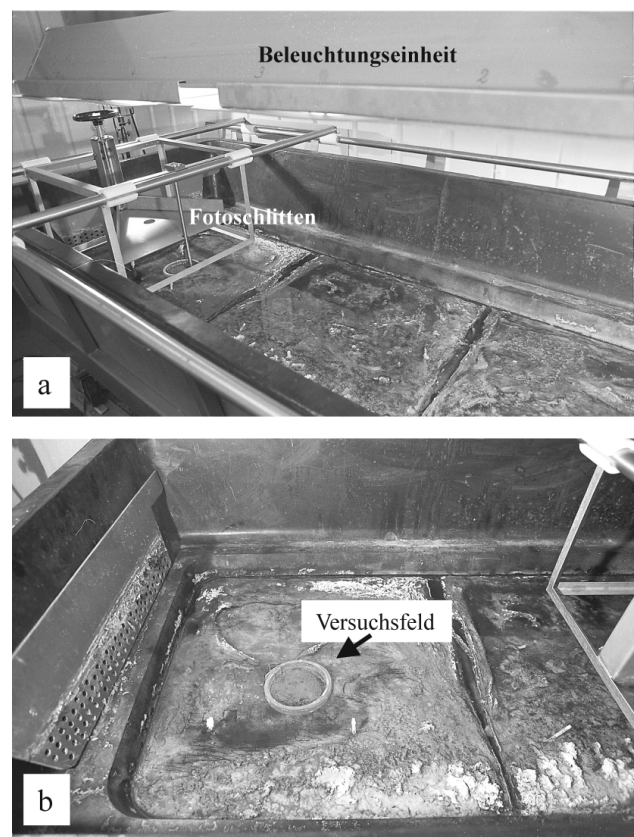
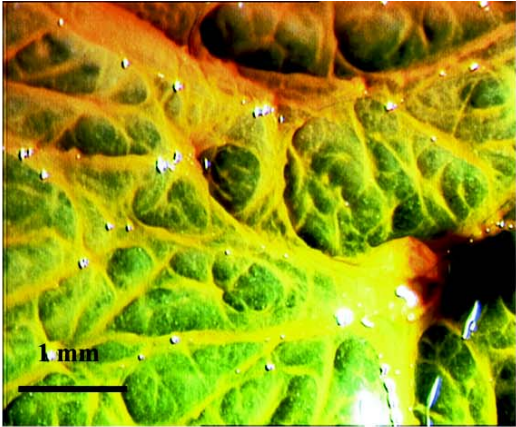
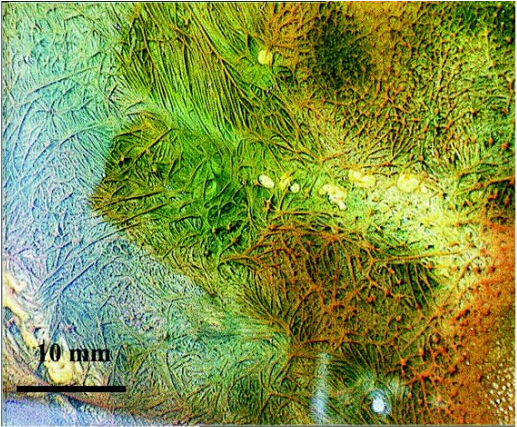


Abb. 1: Labormodell einer hypersalinen Mikrobenmatte in einer 2 x 3 m großen Kunststoffwanne: a) Übersicht über die Wanne mit darüberhängender Beleuchtungseinheit und Fotoschlitten (links im Bild); b) linkes Feld des Labormodells: Durch einen Kunststoffring (20 cm Ø) wurde eine Fläche für den Übersandungsversuch abgetrennt. Der Ring wurde mit Löchern versehen, um die Wasserzirkulation zu gewährleisten. Um den Ring herum ist die heterogene Oberfläche der Matte zu sehen.

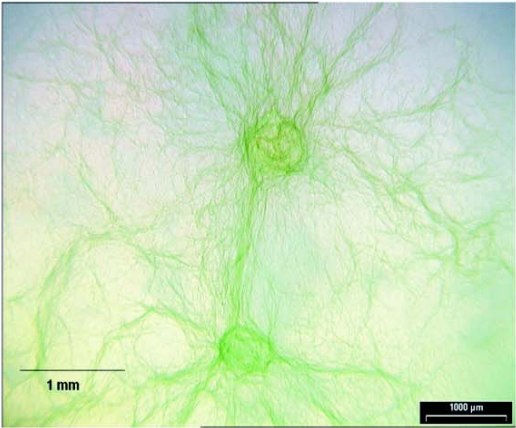
Fig. 1: Lab-cultured hypersaline microbial mat in a basin of 2 x 3 m. a) Overview showing the basin, the illumination system above, and the photographic construction. b) Experimental set-up for the burial experiment: a part on the left field of the lab model was separated using a plastic ring. The heterogeneous mat surface is visible around the ring.



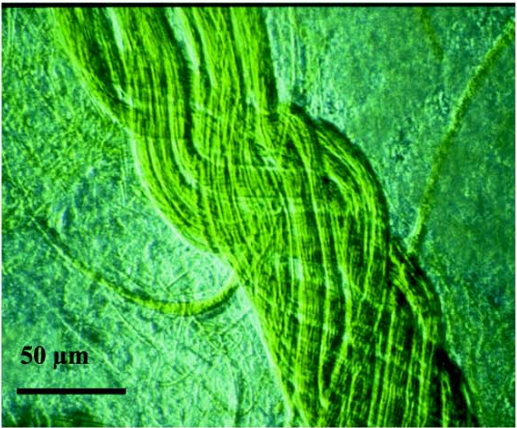
a



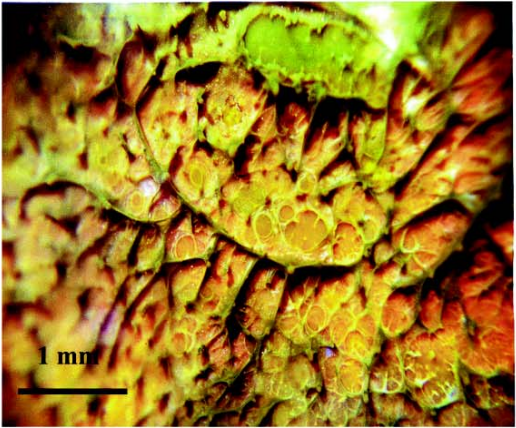
b



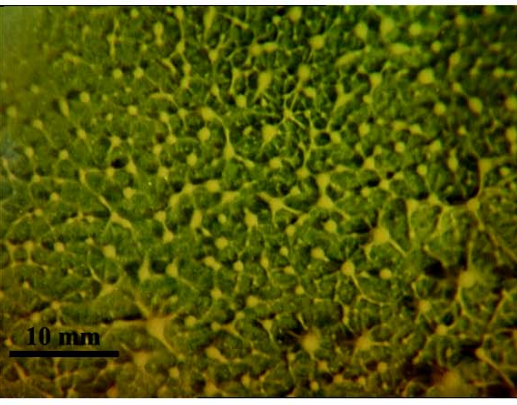
c



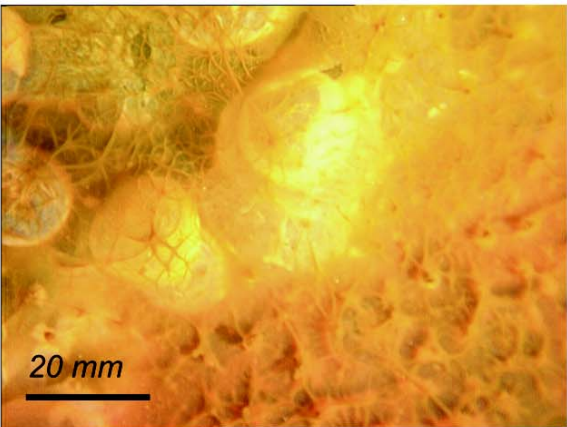
d



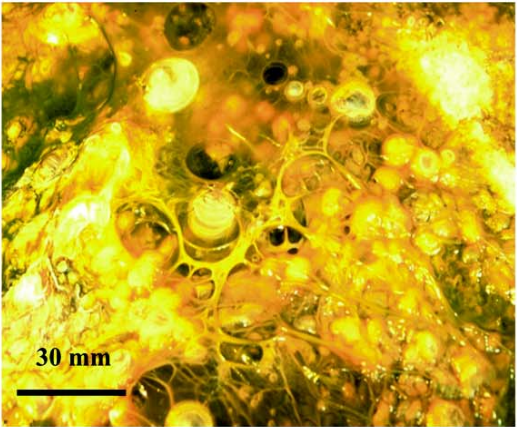
e



f



g



h

Abb. 2: Komplexe Biostrukturen auf der Oberfläche des Labormodells, hervorgerufen durch zwei- und dreidimensionales Wachstum der mattenbildenden phototrophen Mikroorganismen: a) und b): zinnenförmige Erhebungen (sog. "Pinnacles") sowie verzweigte erhabene Netzleisten, die z.T. radialstrahlig von den Pinnacles wegführen, z. T. linear ausgebildet sind und filigrane Muster zeigen; c) Modell der Pinnacle- und Netzleistengenese auf dem Feststoffmedium einer Petrischale; d) verwirbeltes Bündel der am Aufbau der Pinnacles und Netzleisten beteiligten Art *Microcoleus chthonoplastes*; e) konzentrische Oberflächenstrukturen kokkoider Cyanobakterien sowie mächtige Netzleisten, die von *Lyngbya aestuarii* überlagert und verstärkt werden; f) gelbe Pinnacles (etwa 500 µm hoch) und radialstrahlige Netzleisten auf grünem Grund, die auf *Spirulina labyrinthiformis* zurückgehen; g) im Schleim gefangene und überwachsene Blasen, gefüllt mit Gasen, die aus dem Untergrund oder der photosynthetischen Aktivität der Organismen stammen; h) dreidimensionales Gefüge der Mattenoberfläche aus diversen, sich in die Wassersäule entwickelnden Biofilmen.

Fig. 2: Growth structures produced by distinct microbial populations on the surface of the lab-cultured mat: a) and b) pinnacles, radial, longitudinal and reticulate strips; c) model of pinnacle and strip genesis on a solid medium of ASN III; d) various intertwined bundles of *Microcoleus chthonoplastes*; e) concentric surface structures produced by coccoid cyanobacteria, and longitudinal or slightly curved strips of a consortium of *M. chthonoplastes* and *Lyngbya aestuarii*; f) smaller pinnacles and radial strips due to local dominance of *Spirulina labyrinthiformis*, g) bubbles captured in the surface mat indicating metabolic activity of the mat community; h) three-dimensional fabric of mat surface showing various fragile biofilms.

Pumpe zugeführt und der Wasserstand durch einen Niveauregler reguliert. Beleuchtet wurde 12 Stunden pro Tag durch Lampen mit annähernd Tageslichtspektrum. Die Temperaturen lagen in der Matte im Sommer bei 25 bis 30°C und im Winter zwischen 10 und 15°C. Die Salinität lag zwischen 40 und 120 ‰ (RIEGE 1994).

Die langjährig ohne Sedimenteintrag wachsende hypersaline Matte (Abb. 1) diente und dient verschiedenen Untersuchungen, u. a. der authigenen Karbonatbildung (RIEGE et al. 1991, RIEGE 1994) und der Quantifizierung der Oberflächenstrukturen mittels digitaler Bildverarbeitung (BRÖHLDICK 2000).

### 2.1.2. Kleinräumige topographische Heterogenität der Mattenoberfläche

Seit der Entwicklung des Labormodells wachsen die phototrophen Organismen sowohl linear als auch konzentrisch und erzeugen eine kleinräumig topographische Heterogenität der Mattenoberfläche (Abb. 2). Wesentlich für die dreidimensionale Oberflächenkonfiguration ist die raumzeitlich diskrete Verteilung der Arten. Dort, wo beispielsweise *Microcoleus chthonoplastes* (THURET) lokal dominant ist, bilden sich häufig senkrecht orientierte Mikrozinnen (sogenannte "Pinnacles"), sowie lineare und radialstrahlige Netzleisten (Abb. 2a, b). Ähnlich konzentrisches und radialstrahliges Wachstum zeigt die Art auch auf Festmedien (Abb. 2c). Die Pinnacles des Labormodells erreichen Höhen bis zu 15 mm. An der Bildung der Pinnacles und Netzleisten sind Bündel von *M. chthonoplastes* beteiligt (Abb. 2d). In diesen wächst eine Vielzahl von Einzelfilamenten, von einer polymeren Scheide umgeben, zu makroskopisch wahrnehmbaren Schnüren heran. Diese formieren sich im Labormodell zusammen mit *Lyngbya aestuarii* (Liebm.) zu erhabenen, linearen bis leicht gekrümmten Netzleisten (Abb. 2e). Die mobilen Filamente von *M. chthonoplastes* suchen bevorzugt lichtgeschützte Bereiche auf. Diese werden möglicherweise von den braunen, UV-protaktiven Pigmenten der Art *L. aestuarii* angeboten (Abb. 2e), so dass die spektakulären Netzleisten auf Platz-

konkurrenz zwischen beiden Arten zurückgehen könnten. Feinere Pinnacles und radialstrahlige Netzleisten werden auch durch das fädige Cyanobakterium *Spirulina labyrinthiformis* (Menegh.) Gom. gebildet (Abb. 2f).

Kokkoide Cyanobakterien, von denen mehrere Arten ebenfalls beweglich sind (PALINSKA & KRUMBEIN 1999), entwickeln bei lokaler Dominanz konzentrische Wuchsformen (Abb. 2e). Weiterhin bilden auch die im Schleim gefangenen und überwachsenen Gasblasen, in denen O<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>S oder CH<sub>4</sub> angesammelt sein können, typische Formelemente (Abb. 2g). Bei Wasserüberstand entwickeln sich fragile Biofilme in die Wassersäule hinein und erhöhen die Heterogenität des Oberflächengefüges (Abb. 2h).

Die kleinräumige Komplexität der Oberflächenmuster wird durch lokale Dominanz verschiedener taxonomischer Gruppen hervorgerufen (Abb. 3). So bilden sich grüne Flächen, Pinnacles und Netzleisten durch Dominanz der Bündel von *M. chthonoplastes*, gelbe bis orangerote Flächen sowie konzentrische Buckel und Knötchen durch lokale Dominanz kokkoider Arten (*Aphanothece* sp., *Synechococcus* sp.), braune Überzüge auf grünen Netzleisten durch *Lyngbya aestuarii*.

### 2.1.3. Versuch zur Ornamentbildung auf Petrischalen

#### Ansatz

Eine reife Mikrobenmatte (Abb. 2) ist so komplex, dass der Beitrag einzelner Arten zur Musterbildung schwer nachvollziehbar ist. Daher wurden zusätzlich zur Kultivierung von *M. chthonoplastes* (Abb. 2c) Versuche mit Organismen der Gattung *Phormidium* durchgeführt. Einige Organismen wurden aus einem schwimmenden Biofilm des Labormodells entnommen und auf Agarplatten überimpft. Als Medium wurde ASN III verwendet (RIPPKA et al. 1979). Die Platten wurden im Tageslicht kultiviert. Das vom Inoculum ausgehende Ausbreitungsverhalten der Organismen wurde unter einem Binokular in Zeitreihen fotografiert und die Zunahme der bewachsenen Fläche mit Hilfe der Bildverarbeitungssoftware Analysis Pro (SIS) berechnet (Abb. 4a).

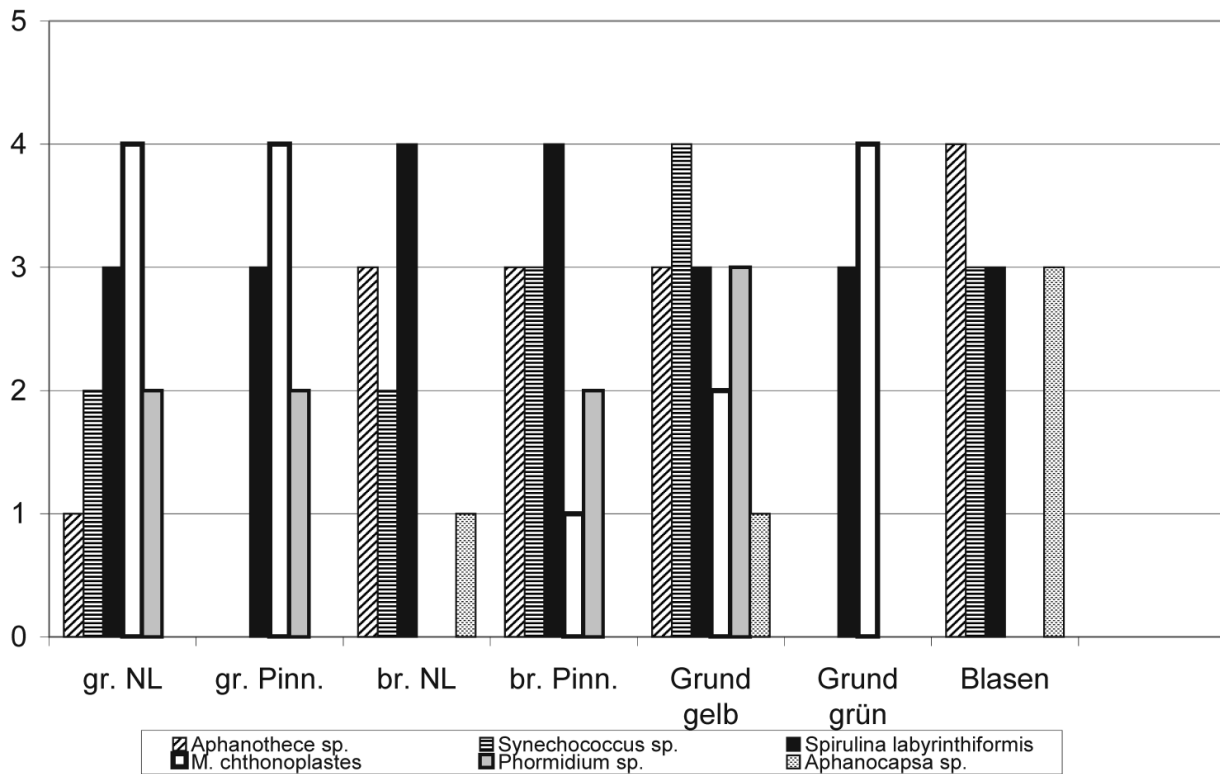


Abb. 3: Häufigkeit der Organismen in den verschiedenen Strukturtypen der Oberfläche des Labormodells (BRÖHL DICK 2000): Dominante Taxa in grünen Netzleisten (gr. NL), Pinnacles (gr. Pinn.) und im grünen Grund: *M. chthonoplastes*; in gelbbraunen Netzleisten (br. NL) und Pinnacles (br. Pinn.) *S. labyrinthiformis*; im gelben Grund: *Synechococcus* sp.; in den überwachsenen Blasen *Aphanothece* sp. Bestimmung der relativen Häufigkeit nach RIEGE (1994): 1 = nur ein oder zwei Exemplare im mikroskopischen Präparat; 2 = mehrere vereinzelte Exemplare im Präparat; 3 = mehrere Exemplare in fast jedem Ausschnitt des Präparats; 4 = Organismus ist im Präparat dominant.

Fig. 3: Taxon abundance within different form elements: Dominant taxa: green reticulate strips and pinnacles (gr. NL, gr. Pinn.): *M. chthonoplastes* dominant; yellow-brown strips and pinnacles (br. NL, br. Pinn.): *S. labyrinthiformis*; yellow fields: *Synechococcus* sp.; coated bubbles: *Aphanothece* sp. Relative abundance was estimated according to RIEGE (1994): 1 = only one or two specimens visible in the microscopic slide; 2 = several individual specimens; 3 = several specimens in almost each detail of the slide; 4 = taxon dominant in the slide.

**Ergebnis**

Vom Inoculum ausgehend breiteten sich die überimpften Organismen der Art *Phormidium* sp. in einem ornamentartigen Muster auf der Agarplatte aus (Abb. 4). Die flächendeckende Ausbreitung verlief langsam. Selbst nach 3 Wochen deckten die Organismen nur 20 % der Fläche der Petrischale ab (Abb. 5a). Sie entwickelten dagegen im Mikromaßstab erhabene Leisten und Netzwerke als Ausdruck der kollektiven Organisation der Zellfäden im Raum, die für die Gesamtgruppe typisch ist. Die Beobachtung zeigt andererseits, dass die für Cyanobakterien spezifische Form des Populationswachstums in komplexen geometrischen Mustern Zeit braucht, bis eine Substratfläche von einer Mikrobenmatte überzogen ist. Ähnliche Ergebnisse erbrachte auch das nachfolgend beschriebene Übersandungsexperiment mit *M. chthonoplastes*.

**2.1.4. Störungsexperiment (Übersandung)**

**Ansatz**

Für das Übersandungsexperiment (Abb. 1b) wurde eine Fläche ausgewählt, die aus einem grünen Areal mit deutlichen Netzleisten und horizontalen Querverbreitungen und einem gelben Areal bestand (Abb. 6a). Dominant waren in der grünen Teilfläche *M. chthonoplastes*, in der gelben Fläche *Synechococcus* sp. Die Teilfläche wurde mit einer dünnen Lage (2-3-Korn-Dicke) aus Feinsand mit einem Korndurchmesser von 80-125 µm überdeckt (Abb. 6b). Die Wiederbesiedlung der neuen Oberfläche aus der unterliegenden Matte wurde optisch erfasst (Abb. 6c-f; BRÖHL DICK 2000).

**Ergebnis**

Die Wiederbesiedlung der neuen Oberfläche erfolgte als Kopie des unterliegenden Mattenfeldes (Abb. 6a). Während sich im mittleren bis oberen Feld nach dem Beobachtungszeitraum von drei Wochen nur vereinzelte kokkoide Zellen zeigten, wurden Filamente der mobilen Art

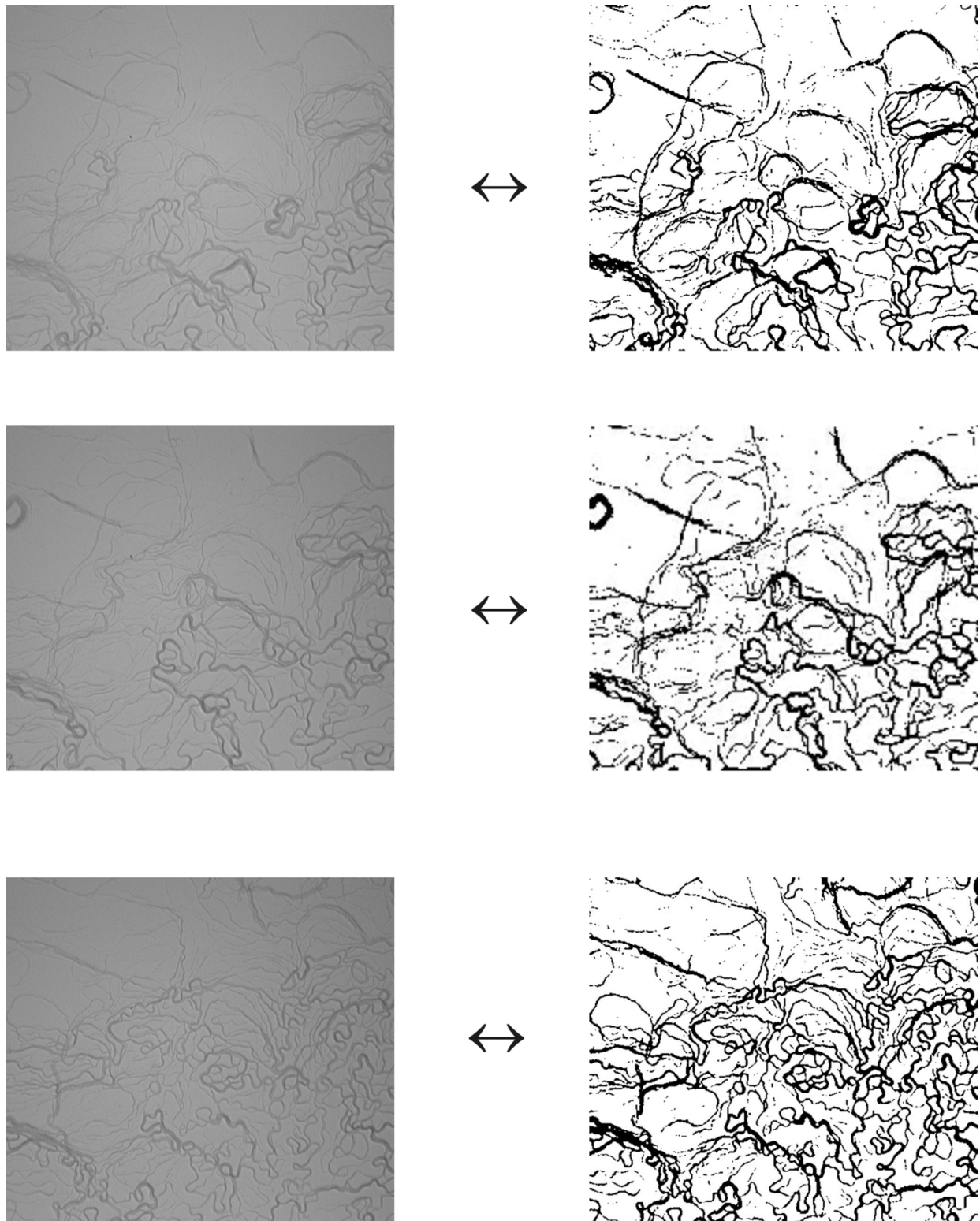


Abb. 4: Phasen der Ausbreitung von Filamenten von *Phormidium* sp. auf einer Agarplatte: a) 4 Tage Wachstum nach Überimpfen; zwischen b) und c) liegen ebenfalls jeweils 4 Tage. Die Wachstumsfront verläuft vom Inoculum unten rechts (nicht im Bild sichtbar) nach oben links. Größe der Ausschnitte jeweils 2 x 2 cm. Rechts: Schwarz-Weiß-Transformation und Bearbeitung der Bilder zur Berechnung der Zunahme der bewachsenen Fläche mit der Bildverarbeitungs-Software Analysis Pro (SIS). Die berechneten Werte sind in Abb. 5a dargestellt.

Fig. 4: Distribution of filaments of *Phormidium* sp. on an agar plate: a) after 4 days growth; between b) and c) are another 4 days; growth increases from the inoculum at the lower right corner (not visible in the photograph) towards upper left corner. Size of details each 2 x 2 cm. Right: black-white transformations and image processing necessary for the measurement of growth increase using an image processing software (Analysis Pro, SIS). Compare the measurements in Fig. 5a.

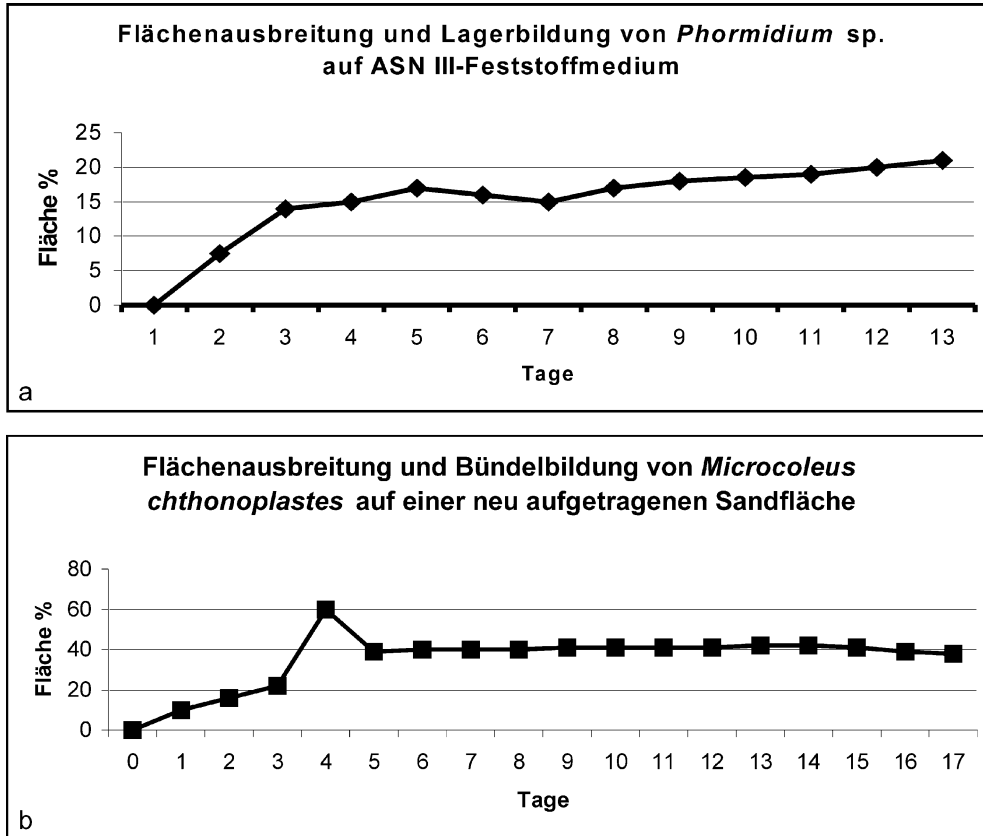


Abb. 5a: Zeitreihe der Flächenbedeckung eines Feststoffmediums (Petrischale) durch das mattenbildende Cyanobakterium *Phormidium* sp. im Verlauf von 13 Tagen: Nach anfänglicher linearer Zunahme geht der Grad der Flächenbedeckung zunächst leicht zurück und steigt sodann nur langsam an. Dieses Phänomen kennzeichnet nicht einen Wachstumsrückgang, sondern ist auf die zunehmende Aggregat- und Lagerbildung der Filamente zurückzuführen (vgl. Abb. 4).

Abb. 5b: Zeitreihe der Flächenbedeckung eines übersandeten Feldes durch das mattenbildende Cyanobakterium *M. chthonoplastes* im Verlauf von 17 Tagen: Nach anfänglicher Zunahme der bewachsenen Fläche auf 60 % geht der Grad der Flächenbedeckung zurück und bleibt sodann stagnant. Wie in Abb. 5a kennzeichnet dieses Phänomen nicht einen Wachstumsrückgang, sondern die zunehmende Organisation in Bündeln und Ausbildung dreidimensionaler Netzleiten (vgl. Abb. 6).

Fig. 5a: Sequence of measurements based on image processing (image gallery in Fig. 4) over a time span of 13 days, showing ratios between two-dimensional surface areas covered by *Phormidium* sp. and non-covered areas respectively. After an initial increase there is a retreat of surface cover and subsequently only a slight increase. This does not indicate growth reduction, but increasing three-dimensional filament aggregation (compare Fig. 4).

Abb. 5b: Calculation of the development of two-dimensional surface cover based on image processing (image gallery in Fig. 6) through a time span of 17 days after experimental burial of a part of the laboratory mat. Results are similar to Fig. 5a. After an initial increase there is a retreat of two-dimensional surface cover and subsequently stagnant conditions. As in Fig. 5a, the decreasing and stagnant two-dimensional values do not indicate growth loss, but three-dimensional aggregation of filaments.

*M. chthonoplastes* aus dem grünen Teilbereich bereits nach 3 Tagen optisch wahrnehmbar (Abb. 6c). Der Anteil der überwachsenen Fläche nahm bis zum vierten Tag kontinuierlich zu. Ab dem 6. Tag zeigte die Bildserie, ähnlich wie beim Inoculum-Versuch, den Beginn der Aggregatbildung. Die zunächst dispers verteilten Filamente von *M. chthonoplastes* gingen zur typischen kondensierten Bündelung über und formierten sich zu den bereits bekannten Netzwerken (Abb. 6d-f). Die Vermessung der Fläche im zweidimensionalen Maßstab ergab nach 3 Wochen eine Überdeckung von 40 % (Abb. 5b). Erst nach sechs Wochen hatte eine überwiegend aus *M. chthonoplastes* bestehende Matte die Versuchsfläche weitgehend abgedeckt. Danach folgte über weitere 8 Wo-

chen allmählich die Zunahme der Artenmannigfaltigkeit und entsprechend Heterogenität der Oberflächenmuster, jedoch ist selbst zwei Jahre nach Beendigung des Experiments noch schwach die Stelle zu sehen, an der sich der Kunststoffring befand.

## 2.2. Zweites Fallbeispiel: Sedimentationsgesteuerte Genese biogener Schichtgefüge

### Herkunft des Materials und Versuchsaufbau

Das Farbstreifen-Sandwatt ist ein Teilökosystem der Nordsee-Watten. Es entwickelt sich dort, wo feinsandige Ablä-



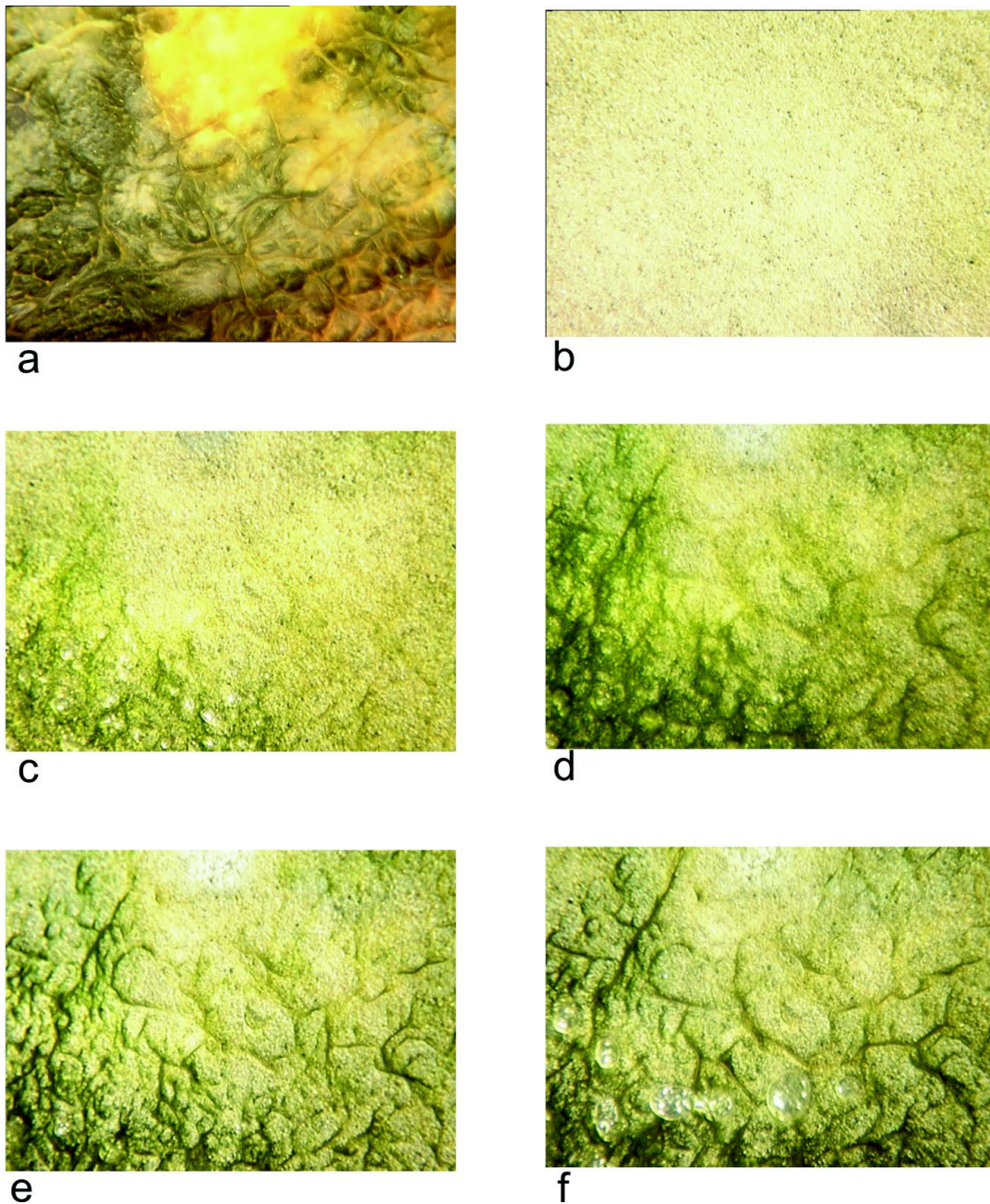


Abb. 6: Wiederbesiedlung einer sandigen Oberfläche aus der unterliegenden Matte: a) Mattenoberfläche des Versuchsfeldes vor der Übersandung, darin Dominanz von *M. chthonoplastes* im grünen, von Netzleisten gestalteten Bereich, und der kokkoiden Art *Synechococcus* sp. im gelben glatten Feld; b) Sandauftrag; c) – f): Bildserie des Durchwachsens nach 3 (c), 6 (d), 13 (e) und 17 Tagen (f). Die räumlichen Verbreitungsmuster von *M. chthonoplastes* und *Synechococcus* sp. in der Ursprungsmatte pausen sich bei diesem Versuch durch: die rasch beweglichen Filamente von *M. chthonoplastes* erscheinen bereits nach drei Tagen am unteren Rand des Versuchsfeldes. Ab dem 6. Tag (d) formieren sie sich immer stärker zu Bündeln und Netzleisten. Blasen in (f) weisen auf O<sub>2</sub>-Bildung durch Photosynthese hin. Die berechneten Werte dieser Bildserie sind in Abb. 5b dargestellt. Größe der Ausschnitte 2 x 3 cm.

Fig. 6: Recolonization of a quartz-sandy surface layer from a preexisting mat underneath: a) preexisting mat before burial showing a green part with bulges and strips shaped by a dominance of *M. chthonoplastes*, and a yellow part in which the coccoid species *Synechococcus* sp. is dominant; b) sandy layer; c) to f): image gallery showing the successive distribution of *M. chthonoplastes* filaments after 3 days (c), 6 days (d), 13 days (e), and 17 days (f). The spatial distribution patterns of *M. chthonoplastes* and *Synechococcus* sp. of the preexisting mat are reflected by the recolonization patterns: quick filaments of *M. chthonoplastes* are pioneers appearing already after 3 days at the lower margin of the field. After 6 days (d), the filaments tend more and more to three-dimensional bundle and strip formation. In two-dimensional measurements this species-specific non-linear growth suggests retreat of surface cover (Fig. 5b). Gas bubbles (f) indicate photosynthesis and O<sub>2</sub>-formation. Size of detail images: 2 x 3 cm.

gerungen bis zur Hochwasserlinie und darüber hinaus reichen. Das ist der Fall bei sogenannten offenen Watten, die gegen See nicht durch Barriereinseln, sondern durch Strandwälle mit schütterer Dünenbildung abgeschlossen werden. Die Insel Mellum im Jade-Weser-Ästuar ist ein Beispiel dafür. Mikrobenmatten kommen dort im Eulitoral und unteren Supralitoral vor (GERDES et al. 1985).

Experimentell wurde eine aus dem unteren Supralitoral entnommene, von *M. chthonoplastes* dominierte Mikrobenmatte in rhythmischen Abständen von 4 Tagen mit Feinsand (2-3-Korn-Lage) überdeckt. Die Mattenfront wuchs mit diesen Intervallen in die Höhe. Das Experiment wurde nach 12

Übersandungen beendet, und aus dem Sedimentkern wurde ein Kunstharzrelief nach REINECK (1970) angefertigt (Abb. 7a).

**Ergebnis**

Das experimentell erzeugte biogene Schichtgefüge belegt die übereinander lagernden Mikrobenmatten und rhythmisch aufgetragenen sandigen Zwischenlagen (Abb. 7a). Der Versuch zeigt, dass Übersandung in geringen Raten ein Stimulus sein kann, auf den vor allem die schnell beweglichen Organismen, z. B. *M. chthonoplastes*, reagieren, nach oben wandern und sich erneut zur Matte verdichten. Die Zeit, die

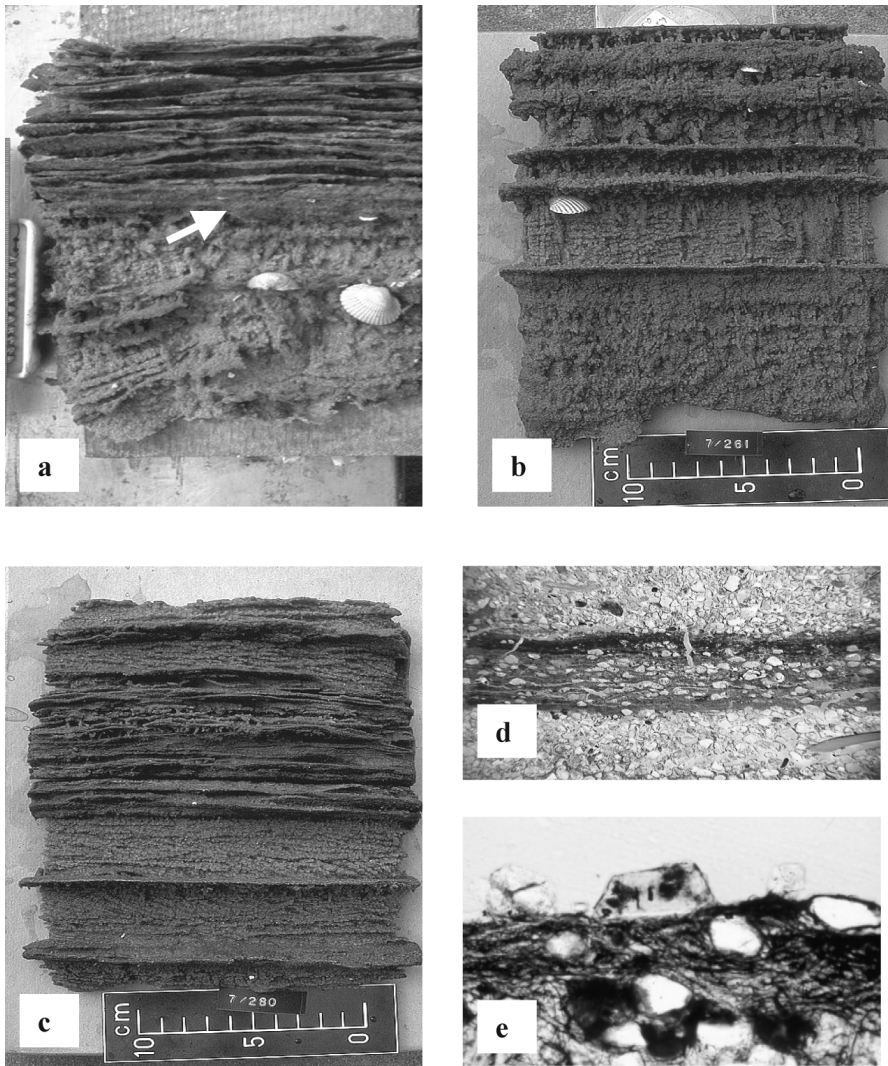


Abb. 7: Reliefgüsse und Dünnschliffe aus dem Farbstreifen-Sandwatt von Mellum. a) experimentell erzeugtes biogenes Schichtgefüge aus 12 übereinander lagernden Mikrobenmatten und sandigen Zwischenlagen, die rhythmisch aufgetragen wurden. Unterer Teil: natürliche Sequenz aus dem Freiland mit Muschelschill, bioturbaten Gefügen und Schrägschichtung; b) und c) Reliefgüsse ungestört entnommener Sedimentkerne aus dem Freiland. b) Im unteren und mittleren Teil werden rasch aufeinander folgende Sedimentationsschübe sichtbar, die von sehr dünnen Mattenhorizonten getrennt sind. Nach oben folgen die Mattenhorizonte enger aufeinander. Bioturbate Gefüge sind im gesamten Profil sichtbar. c) Im unteren Teil sind zwei schräggeschichtete Abschnitte von einem dünnen Mattenhorizont getrennt, der auf eine kurzfristige Sedimentationspause hinweist. Im mittleren Teil liegen die Mattenstapel enger aufeinander. Im Top ist wiederum eine schräggeschichtete bis laminare Sedimentationseinheit sichtbar. Darauf folgt die zum Zeitpunkt der Entnahme an der Oberfläche ausgebildete Matte; d) Dünnschliff mit einem mit einzelnen Quarzkörnern angereicherten Mattenhorizont; e) Dünnschliff mit dreidimensionalem

Bionetz ("Biodyction") im Porenraum der Oberflächensedimente des Farbstreifen-Sandwatts.

Fig. 7: Relief casts and thin sections of sediments sampled at the siliciclastic tidal flats of Mellum: a) experimentally produced biogenic bedding showing a pile of 12 microbial mats and quartz-sandy instances of oversedimentation. Lower part: natural fabrics of the tidal flat area, including shells, bioturbate structures and cross stratification; b) and c) undisturbed sedimentary sequences cored in the field. b) Lower and middle part show several very thin microbial mat horizons; towards top the mat horizons are closer together; bioturbated fabrics are visible throughout the sequence: c) In between two layers of laminated and cross-bedded sediments, a thin fragile mat is visible. Mid part: organic mat laminae separated by documents of low-rate sedimentation. Top: again a thicker layer of cross-bedded and laminar sand covered by the most recent mat. d) Thin section showing microbial mat horizon enriched in siliciclastic grains. e) Thin section showing three-dimensional distribution of mat-forming microbes ("biodyction") within pore spaces of siliciclastic sediments.

dieser Mattenstapel brauchte, addiert sich aus abrupten und längerfristigen Intervallen. Abrupt waren die Veränderungen durch Übersandung (wenige Minuten). Dagegen benötigten die Regenerationsphasen der Matten, deren Organismen aus der jeweils unterliegenden Matte stammten, erheblich mehr Zeit. Im Experiment wurde den Matten eine Sedimentationspause von 4 Tagen gelassen. Diese Pausen haben zwar ausgereicht, um eine monospezifische Matte zu erzeugen, waren jedoch zu kurz für die biozönotische Ausreifung, d. h., der ablagerungsrelevante biologische Zeitraum war sehr kurz bemessen.

Die für das Experiment gewählten Intervalle sind der Freiland-situation der Matten im sedimentationsbeeinflussten Farbstreifen-Sandwatt angenähert. Dort sind selbst bei Schönwetterlagen und Niedrigwasser Treibsand-Überdeckungen häufig, denen die im Experiment simulierte Sedimentation in geringen Raten entsprechen sollte (Abb. 7a). Hinzu kommen Sedimentschübe durch Starkwinde, Sturm- und Windfluten, die während des ganzen Jahres eintreten und bei Rückseitenwetterlagen mit einer kurzen Zwischenberuhigung auch rasch (im Abstand von 2-3 Tagen) aufeinander folgen können (Abb. 7b, c). Mikrobenmatten, die sich zwischen solchen Ereignissen bilden, sind dünn und gradlinig (Abb. 7b-c) und wären möglicherweise – falls fossil überliefert – nicht eindeutig von allochthonen organischen Lagen zu unterscheiden.

### 3. Diskussion

Morphologisch-physiologische Besonderheiten der beteiligten systematischen Gruppen und Reaktionen auf kleinräumige ökologische Veränderungen wirken gestaltend auf die Oberflächenstruktur von Mikrobenmatten als aktiver Wachstumszone stromatolithischer Lamination ein. Die lebende Oberfläche ist insofern einer der prägenden Faktoren der Biofazies. Die dargestellten Ergebnisse zeigen, dass die zu ihrer Ausgestaltung verfügbare Zeitspanne zu den ablagerungsrelevanten Grössen zählt. Denn diese Zeitspanne entscheidet über die biozönotische Reife und Artenvielfalt, die kleinskaligen Dominanzwechsel, alles das, was für die Genese der heterogenen Oberflächenstrukturen kennzeichnend ist. Diese, projiziert auf die vertikalen Gefüge, erzeugen die für Stromatolithe typische unebene Lamination, die als Abgrenzungsmerkmal gegenüber transportiertem organischem Material in Lagenform gilt (SCHIEBER 1998). Biologische Zeitspannen, die zur biozönotisch ausgereiften, heterogenen Struktur der lebenden Oberfläche führen, bemessen sich nach den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit und eigenen Beobachtungen auf mehrere Monate.

Die Frage wurde eingangs gestellt, welche Ablagerungsräume diese "biologischen" Zeiträume zwischen Sedimentations- oder Erosionsereignissen zulassen. Zwei Typen von Ablagerungsräumen wurden einbezogen, geschützte hypersaline Flachwasserlagunen und das sedimentationsbeeinflusste Farbstreifen-Sandwatt.

### Geschützte hypersaline Flachwasserlagunen: Dokumente von Rhythmen im mikrobiellen Ökosystem

Matten, die in geschützten Flachwasserlagunen aufgewachsen sind, zeigen eine typische kleinskalig komplexe Heterogenität (Abb. 8). Der stromatolithisch laminierte Aufwuchs wird in solchen Systemen wesentlich durch jahreszeitliche Veränderungen von Lichtintensitäten, Temperaturen und Salinität kontrolliert (GERDES et al. 2000). Die hiermit korrespondierende Kinetik der mattenbildenden Organismen äußert sich in einem saisonalen Dominanzwechsel zwischen fädigen, schattenliebenden Arten (z. B. *M. chthonoplastes*) und kokkoiden, UV-protektive Pigmente synthetisierenden Arten, die abwechselnd die Oberfläche besiedeln. Eine Eigenart von *M. chthonoplastes* ist, als Reaktion auf zunehmende Strahlung an der Oberfläche in das tiefere Sediment abzutauchen und dort aufgrund ihrer Fähigkeit zur anoxygenen Photosynthese auch im sauerstoffarmen Milieu zu überleben. Bei nachlassender Lichtintensität wandern die Organismen, wie im Übersandungsversuch, wieder zur Oberfläche und bewirken dort erneut die Ausbildung einer Matte. Diese Kinetik bildet sich im vertikalen Schichtbild durch dunkle (*M. chthonoplastes*) und helle Laminae ab (kokkoide Cyanobakterien), wobei jeweils ein Paar dunkler und heller Laminae ein Jahr dokumentiert (Abb. 8: biogene Varvite, GERDES et al. 2000).

Für den längerfristigen Aufbau kleinskaliger geometrischer Oberflächenstrukturen auf der Mattenoberfläche sind hypersaline Flachwasserlagunen prädestiniert, da in ihnen weidende oder wühlende marine Fauna außerordentlich selten ist. Zahlreiche dieser Ablagerungssysteme werden von JAVOR (1989) beschrieben. Auch das Labormodell und die darin aufwachsenden mikrobiellen Systeme verkörpern diesen Typus.

Ökologische Zeiträume verbinden sich mit jeder einzelnen Lage (Oberflächenmatte), mit Lamina-Paaren (hell-dunkel) und mit einem Mattenstapel. Für die biozönotische Verdichtung der Schichtoberfläche als ablagerungsrelevantes Kriterium bemisst sich die Zeit in den oben beschriebenen Experimenten auf 1 – 2 Monate. Die ohne Sedimentation durch konkurrierendes Überwachen entstehenden Lamina-Paare brauchen einen Zeitraum von einem Jahr. Für einen im Solar Lake auf diese Weise entstandenen Mattenstapel von 1.20 m Mächtigkeit (Ausschnitt in Abb. 8c) wurde ein Alter von 2400 <sup>14</sup>C-Jahren berechnet (KRUMBEIN et al. 1977; die Angaben beziehen sich auf rezent karbonatbildende, jedoch nicht lithifizierte biolaminierte Sedimente).

### Farbstreifen-Sandwatt: Störungen und Reorganisation mikrobieller Oberflächen

Vertikalprofile und Schiffe aus dem Farbstreifen-Sandwatt (Abb. 7b-e) zeigen, wie unterschiedlich die Sedimentationsereignisse und ihr Einfluss auf die Genese der biogenen Gefüge selbst innerhalb desselben Litoralstockwerks (oberes Eulitoral und unteres Supralitoral) verlaufen. Sequenzen, die dem experimentellen Aufbau ähneln (vgl. Abb. 7a und Mittelteil von Abb. 7c), wechseln mit solchen ab, in denen die Sedimentationsschübe mächtiger sind; ebenso wechseln sehr dünne Mattenhorizonte mit mächtigeren (Abb. 7b, c).

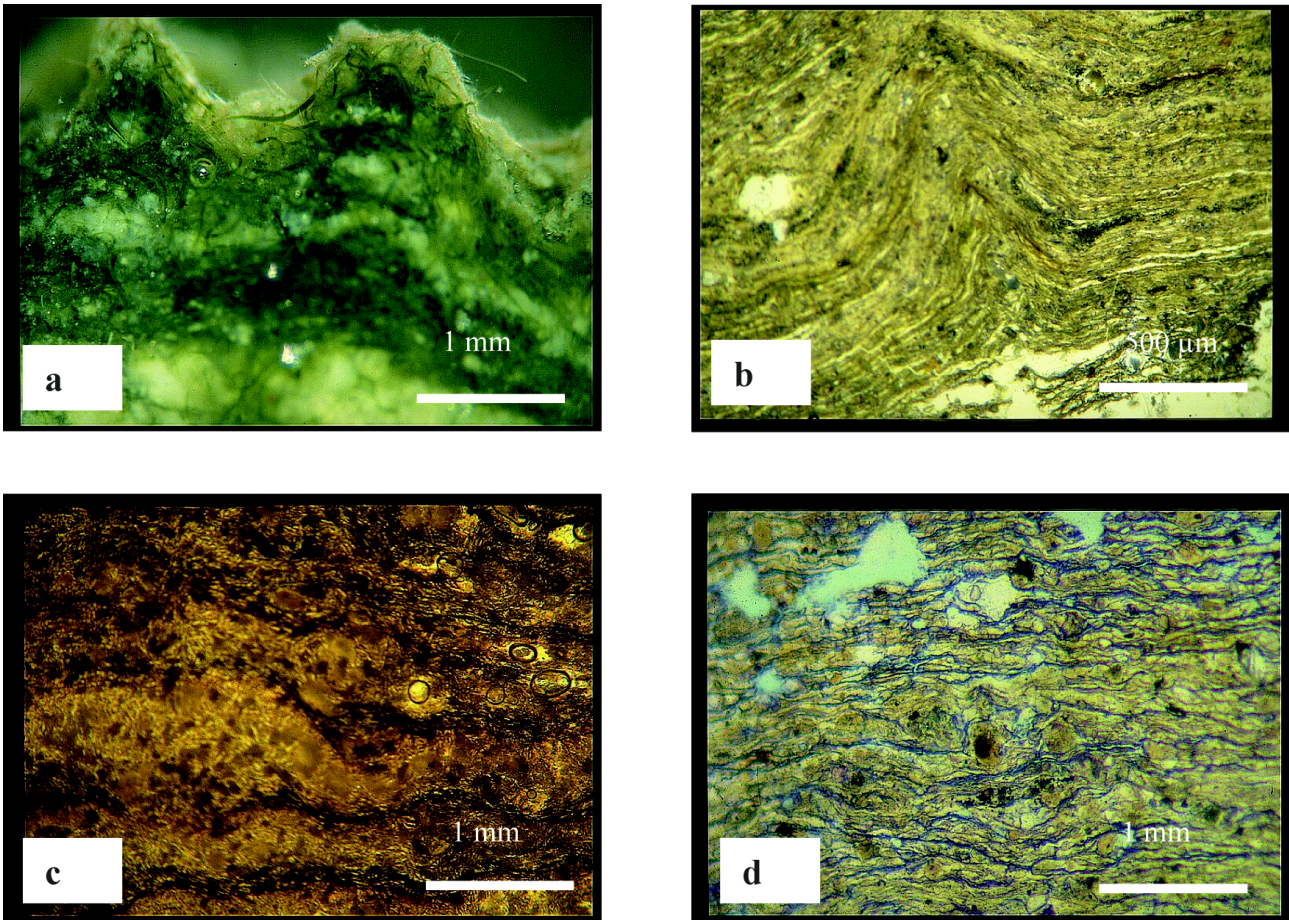


Abb. 8: Beispiele unebener Lamination aus rezenten Mattenaufwuchsgebieten ohne wachstumsbestimmenden Einfluss von Sedimentation: a) Pinnacle-Bildung einer Mikrobenmatte aus der Saline der südlichen Bretagne; b) im Schichtgefüge stromatolithischer Lamination erhaltene Pinnaclebildung (Saline Lanzarote); c) unebene Laminae aus dem Solar Lake, Golf von Aqaba; d) unebene Laminae aus der Saline von Lanzarote, Canarische Inseln. In allen Beispielen ist die typische Hell-Dunkel-Laminierung ausgebildet, die auf jahreszeitlichen Dominanzwechsel von kokkoiden und fädigen Cyanobakterien an der Mattenoberfläche zurückzuführen ist.

Fig. 8: Collection of uneven biogenic laminations caused by morphologically heterogeneous surfaces of modern microbial mats growing without the influence of sedimentation: a) pinnacle formation at the surface of a mat from salterns in southern Brittany, France; b) preexisting surface pinnacle preserved within potential stromatolithic lamination (Lanzarote salterns); c) uneven laminae of mats cored at Solar Lake, Gulf of Aqaba; d) uneven laminae of mats cored at salt works of Lanzarote, Canary Islands. All these examples show the typical light-dark-lamination which can be traced back to seasonal dominance changes between surface populations of coccoid and filamentous cyanobacteria.

Die dünnen Mattenhorizonte spiegeln kurze Sedimentationspausen wider, die der Produktivität wenig Raum lassen. In diesen Sedimentabfolgen bietet sich das Bild des Wechsels zwischen abrupten und längerfristigen Vorgängen. Abrupte Veränderungen sind auf wiederholte Sedimentschübe, die von Starkwinden, Sturmfluten und Windfluten aufgetragen werden, zurückzuführen, wogegen die Wiederbesiedlung der Oberfläche und sukzessive Entwicklung der gleichen Oberflächenbiozönose nach Eintreten sedimentärer Ruhe zeitbrauchend ist. Starkwinde, Sturm- und Windfluten sind zwar eher ein wetterbedingtes „Zufallsereignis“, im Untersuchungsgebiet jedoch mit einer Häufung im Winterhalbjahr. Auch Treibsanddecken kommen als Starkwindablagerungen im Winterhalbjahr häufiger als im Sommer vor, obwohl sie wetterbedingt während des ganzen Jahres eintreten können.

Daher ist der im Farbstreifen-Sandwatt beobachtete Wechsel zwischen physischem Schichtenaufbau und Wachstumsschichtung nicht streng rhythmisch, steht aber dennoch unter jahreszeitlichem Einfluss, da die Sturmfluten in den Herbst-, Winter- und Frühlingsmonaten auftreten. Orkanfluten sind auf die Zeit vom November bis März beschränkt. Im Winterhalbjahr sind Sturmtiden häufiger und höher als im Sommer (LÜDERS & LUCK 1976). Damit ist die Wahrscheinlichkeit gegeben, dass Sturmflutschichtungen in den Wintermonaten entstehen. Die mikrobielle Produktion organischer Substanz findet dagegen überwiegend im Frühjahr, Sommer und Herbst statt. In diesem Zeitraum entsteht Wachstumsschichtung bevorzugt. Ein solcher hypothetisch saisonaler Zyklus wurde bislang nicht erkannt, da die ganzjährig wechselnden Wetterlagen des Klimabereiches, in dem die Untersuchungen vorge-

nommen wurden, einen etwaigen jahreszeitlichen Zyklus stark überlagern.

Ökologische Zeiträume verbinden sich hier mit dem Durchwachsen und Regenerieren der individuellen Mattenlage an der jeweils neuen Oberfläche, im Experiment im Minimum 4 Tage, und im Mattenstapel, dessen Mächtigkeit im Experiment 20 cm umfasst und 2 Monate brauchte. Bei allen diesen Angaben handelt es sich um Weichsubstrate, die durch spätere Kompaktion und Entwässerung stark zusammengedrückt werden können.

Die Erhaltung solcher Sequenzen wird durch die Windsanddecken und/oder sturmflutbedingten Schwemmfächer (wash-over fans) begünstigt. Rezente Beispiele solcher Schwemmfächer sind u. a. bei JACOBSEN (1980) und LEATHERMAN (1981) beschrieben. Von fossilen Schwemmfächern berichten u. a. BRIDGES (1976) und HORNE & FERM (1978).

Physikalische Sedimentation entscheidet über den Reifegrad der Oberflächenmatten und den Grad der "Verdünnung" der Biomasse durch mineralischen Eintrag. Sie kann fehlen, und dennoch kommt es zur Lamination in Mikrobematten (Abb. 8; GERDES et al. 2000), sie kann auf der anderen Seite in so kurzen Intervallen erfolgen (Abb. 7), dass die in den Sedimentationspausen wachsenden Matten unreif bleiben. Über die Ausbildung des einen oder anderen Typus, und entsprechend auch über die Wiedererkennung im Fossilen entscheidet der jeweilige Ablagerungsraum.

Auch in Karbonatwatten kann der biolaminierte Aufwuchs in längeren Biophasen und kurzen Sedimentationsereignissen beobachtet werden (HARDIE & GINSBURG 1977). Zusätzlich beobachtete MONTY (1967) im karbonatischen Milieu der Bahamas den tageszeitenrhythmischen Aufwuchs biolaminierter Sedimente und vollzog ihn experimentell durch Über"sandung" einer Matte des inkrustierenden Cyanobakteriums *Schizothrix calcicola* mit Karborundum nach. In solchen Milieus wird die Strukturgenese und -erhaltung durch die rasche Zementation gefördert, wogegen Weichsubstrate, wie sie in der vorliegenden Arbeit behandelt werden, differenzierter gesehen werden müssen.

Die in dieser Arbeit beschriebenen Mikrobematten entstehen primär durch Cyanobakterien. Diese Organismen spielen seit etwa 3,5 Milliarden Jahren eine wesentliche Rolle in der Erdgeschichte (SCHOPF 1994). Sie verdanken diese Bedeutung einer Vielzahl ineinandergreifender Eigenschaften: ihrer taxonomischen und physiologischen Vielfalt, ihrer Neigung zu lokaler Massenentwicklung vor allem unter extremen Umweltbedingungen, ihrer typischen kollektiven Organisation im Raum in Form von Lagern, Bündeln und Kolonien, ihren Schutzmechanismen, zu denen die Produktion extrazellulärer polymerer Substanzen gehört. Cyanobakterien bilden heute vor allem unter ökologischen Stressbedingungen, z. B. im hypersalinen Milieu, kompaktere Matten aus. Ihre eingeschränkte Verbreitung unter normal marinen Bedingungen wird durch Konkurrenz mit mariner Fauna erklärt, deren Überformung, Bioturbation oder Beweidung vor allem die sensibleren Weichsubstratmatten nachhaltig stören kann. In Ablagerungen der faunenfreien präkambrischen Meere wird eine weitaus größere Verbreitung der Mikrobematten bis in Schelfgebiete hinein beobachtet (HAGADORN & BOTTJER 1997, PFLÜGER 1999, BOUOUGRI & SAQUAQUE 2000). Vor allem offene Schelfe werden jedoch bis in größere Tiefen hydrodynamisch stark beansprucht. Daher reicht es nicht

aus zu postulieren, dass das Fehlen der Fauna im Präkambrium ein Mattenwachstum bis in die Schelfe hinein ermöglichte. Wichtig ist es, zusätzlich zu hinterfragen, welcher Schelftyp und welche Bathymetrie den mattenbildenden mikrobiellen Biozönosen zwischen Erosions- oder Sedimentationsereignissen genügend Zeit zum Wachsen, zur Verdichtung und biozönotischen Reife lassen. Zwei Modelle sind denkbar: zum einen ein geschützter, von geringer hydrodynamischer Energie und längeren Phasen der Sedimentationsarmut geprägter Schelfbereich, zum anderen ein Meeresraum, in dem sehr rasche Lithifikation stattfindet. Im ersten Modell könnte eine fossil wiedererkennbare biogene Schichtung auch durch lebende und wachsende Oberflächen des Weichsubstrat-Typus erzeugt werden (ein Beispiel nennen STASIUK et al. 1991). Da die Sturmwellenbasis offener Schelfe sehr tief herabreichen kann, werden unterhalb dieser Basis an Stelle phototropher Mikrobematten eher lithotroph dominierte Gemeinschaften zur Ausbildung sedentärer organischer Schichten beitragen (WILLIAMS 1984). Allerdings wies MONTY (1971) darauf hin, dass an der Entwicklung von Stromatolithen in lichtschwachen tiefen Gewässern durchaus auch Cyanobakterien beteiligt gewesen sein können, da diese Gruppe über eine außergewöhnliche Vielfalt an Photosynthesepigmenten verfügt (Chlorophyll *a*, Phycocyanin, Phycoerythrin, Carotenoiden) und dank der Fähigkeit zur chromatischen Adaption geringstes Restlicht ausschöpfen kann. Als Beispiel wird das Vorkommen der inkrustierenden Art *Schizothrix calcicola* in 390 m Tiefe im Toten Meer und von *Nostoc* sp. in 1000 m im Indischen Ozean genannt (MONTY 1971).

Neben Cyanobakterien und lithoautotrophen Bakterien können in lichtschwachen Gewässern auch pilzähnliche Protisten an der Ausbildung von Biolaminiten beteiligt sein. So beschreiben REITNER et al. (1995) die Beteiligung ausgeprägter Biofilme an der Biolamination von Automikriten in Riffhöhlen von Lizard Island (Großes Barriere-Riff, Australien), die möglicherweise auf heterotrophe Mikroorganismen zurückgeführt werden können.

Das zweite Modell richtet sich auf einen Meeresraum, der rapide synsedimentäre Lithifizierung zulässt. Rezente Beispiele sind die Gezeitenrinnen der Bahamas. Dort werden in der starken Strömung transportierte Karbonatsedimente von Biofilmen eingefangen und in diesen bereits synsedimentär zementiert (SEONG-JOO et al. 2000). Von einem fossilen Beispiel rapider synsedimentärer Lithifizierung berichten BRAGA & MARTIN (2000).

#### 4. Schlussfolgerungen

Mit Blick auf Vorgänge, Entwicklungen und Ausprägungen in Ablagerungsräumen, in denen Organismen und biologische Prozesse eine dominante Rolle besitzen, gewinnt die Eingrenzung der Zeit, die von ökologischen Bedingungen und Vorgängen bestimmt wird, an Bedeutung. Zeittakte auf dieser biotisch geprägten Skala unterscheiden sich von anderen geologischen Zeittakten, die von physikalischen, chemischen, klimatischen, astronomischen oder weiteren Phänomenen gesteuert werden.

Dieser Beitrag ist eine Annäherung an die Eingrenzung der

Zeit ökologischer Vorgänge in mikrobiell-sedimentären Ökosystemen. Die Verbindung quantitativer Informationen zur Zeit und zu rezenten Mikro-Strukturen in marinen Sedimenten eröffnet einen Schlüssel zum Verständnis analoger Strukturen in Dokumenten aus flachmarinen Ablagerungsräumen aus der Erdgeschichte.

Ökologische Vorgänge in sedimentären mikrobiellen Ökosystemen und vor allem auch ihre zeitliche Entwicklung lassen sich durch typische Strukturen im Sediment rekonstruieren. Die ökologische Zeit läßt sich zumindest semi-quantitativ angeben. Mikro-Strukturen besitzen neben ihrer bekannten Funktion als Faziesindikatoren auch eine Funktion als Zeitbelege in Aufwuchssedimenten.

### Dank

Die Verfasser erinnern sich dankbar an Diskussionen, die sie mit dem 1999 verstorbenen Geologen und Sedimentologen Hans-Erich Reineck führen durften. Dabei ging es häufig auch um die Kinetik der Sedimentation, die sich in den biolaminierten Gefügen siliziklastischer Abfolgen offener Watten der südlichen Nordsee widerspiegelt. Die Ausführungen der vorliegenden Arbeit über abrupte und zeitbrauchende Prozesse, die in solchen Schichtabfolgen enthalten sind, gehen auf Überlegungen von H.-E. Reineck zurück. Unser Dank gilt den Kollegen Michael Rasser (Graz) und Wolfgang Schlager (Amsterdam) für die sorgfältige Durchsicht des Manuskriptes, ihre Anregungen und Verbesserungsvorschläge.

Diese Untersuchung wurde in Teilen durch eine Sachbeihilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt (GE 64/6-1).

### Literatur

BOUOUGRI, E., SAQUAQUE, A. (2000): Organisation stratigraphique et structure de la marge Anti-Atlantique du craton Quest-Africain au sud du Siroua (Néoprotérozoïque, Anti-Atlas central, Maroc). - C.R. Acad. Sci. Paris **330**: 753-759.

BRAGA, J.C., MARTIN, J.M. (2000): Subaqueous siliciclastic stromatolites: A case history from Lage Miocene Beach deposits in the Sorba Basin of SE Spain. - (In: RIDING, R.E., AWRAMIK, S.M. (Hrsg.): Microbial Sediments), 226-232, (Springer) Berlin.

BRIDGES, P.H. (1976): Lower Silurian transgressive barrier islands, southwest Wales. - Sedimentology, **23**: 347-362, Amsterdam.

BRÖHLDICK, K. (2000): Quantitative Analyse von Oberflächenstrukturen einer hypersalinen Mikrobenmatte mittels digitaler Bildverarbeitung unter besonderer Berücksichtigung der Organismenverbreitung. - Leistungsnachweis, Universität Oldenburg, 23. Seiten, Oldenburg.

DEFARGE, C., TRICHET, J., JAUNET, A.-M., ROBERT, M., TRIBBLE, J., SANSONE, F.J. (1996): Texture of modern microbial sediments revealed by cryo-scanning electron microscopy. - J. Sed. Petrol., **66**: 935-947, Tulsa.

GERDES, G., KRUMBEIN, W.E., REINECK, H.E. (1985): The depositional record of sandy, versicolored tidal flats (Mellum Island, southern North Sea). - J. Sed. Petrol., **55**: 265-278, Tulsa.

GERDES, G., KLENKE, TH., NOFFKE, N. (2000): Microbial signatures in peritidal siliciclastic sediments: A Catalogue. - Sedimentology **47**: 279-308, Amsterdam.

GIANI, D., SEELER, J., GIANI, L., KRUMBEIN, W.E. (1989). Microbial mats and physicochemistry in a saltern in the Bretagne (France) and in a laboratory scale saltern model. - FEMS Microbiol. Ecol., **62**:151-162, Amsterdam.

HAGADORN, J.W., BOTTJER, D.J. (1997): Wrinkle structures: Microbially mediated sedimentary structures common in subtidal siliciclastic settings at the Proterozoic-Phanerozoic transition. - Geology, **25**: 1047-1050, Boulder.

HARDIE, L.A., GINSBURG, R. (1977): Layering: the origin and environmental significance of lamination and thin bedding. - (In: HARDIE, L.A. (Eds.): Sedimentation on the modern carbonate tidal flats of northwest Andros Island, Bahamas), Studies Geol., **22**: 50-123, (Johns Hopkins Univ. Press) Baltimore.

HOFFMANN, L. (1999): Marine cyanobacteria in tropical regions: diversity and ecology. - Eur. J. Phycol., **34**: 371-379, Cambridge.

HORNE, J.C., FERM, J.C. (1978): Carboniferous depositional environments in the Pocahontas Basin, Eastern Kentucky and southern West Virginia. - 1-129, Univ. South Carolina.

JACOBSEN, K.N. (1980): Form elements of the wadden sea area. - (In: DIJKEMA, K.S., REINECK, H.-E. & WOLFF, W.J. (Eds.): Geomorphology of the Wadden Sea area, Rep. **1**), 50-71, (Wadden Sea Working Group) Leiden.

JAVOR, B. (1989): Hypersaline environments, microbiology and biogeochemistry. - Springer Series in Contemporary Bioscience, 1-328, (Springer), Heidelberg

KNORRE VON, H., KRUMBEIN, W.E. (2000): Bacterial calcification. - (In: RIDING, R.E., AWRAMIK, S.M. (Hrsg.): Microbial Sediments), 25-31, (Springer), Berlin.

KROPP, J., BLOCK, A., VON BLOH, W., KLENKE, T., SCHELLNHUBER, H.J. (1996): Multifractal characterization of microbially induced magnesian calcite formation in Recent tidal flat sediments. - Sediment. Geol., **109**: 37-51, Tulsa.

KRUMBEIN, W.E., COHEN, Y., SHILO, M. (1977): Solar Lake (Sinai) 4. Stromatolitic cyanobacterial mats. - Limnology Oceanography, **22**: 635-656, Waco (Texas).

KRUMBEIN, W.E., CARIUS, R.T., STAL, L.J. (1990): On the interaction of the two mat-forming cyanobacteria *Microcoleus chthonoplastes* and *Oscillatoria limosa* and laboratory experiments on bundle formation and de novo genesis of microbial mats. - Kieler Meeresforsch. Sonderheft **8**: 146-151 (Distribution and activity of microorganisms in the sea), Kiel.

LEATHERMAN, S.P. (ed.) (1981): Overwash processes. - Benchmark Papers in Geology, **58**: 1-376, (H. Ross), Stroudsburg/Penn.

LÜDERS, O., LUCK, G. (1976): Kleines Küstenlexikon. - 1-240, Hildesheim.

MONTAYA, H., GOLUBIC, S. (1991): Morphological variability in natural populations of mat-forming cyanobacteria. - Algological studies, **64**: 423-441, Stuttgart.

MONTY, C.L.V. (1967): Distribution and structure of Recent stromatolitic algal mats, eastern Andros Island, Bahamas. - Ann. Soc. Géol. Belgique Bull., **90**: 55-100, Liège.

MONTY, C.L.V. (1971): An autecological approach of intertidal and deep water stromatolites. - Annales Soc. Geol. Belgique, **94**: 265-276, Liège.

PALINSKA, K., KRUMBEIN, W.E. (1999): Motility in coccoid aggregated cyanobacteria. - Algological studies, **94**: 275-280, Stuttgart.

PETTITJOHN, F.J., POTTER, P.E. (1964): Atlas and glossary of primary sedimentary structures. - 1-370, (Springer) Berlin.

PFLÜGER, F. (1999): Matground structures and redox facies. - Palaios **14**, 25-39, Tulsa.

REINECK, H.-E. (1970): Reliefguß und projizierbarer Dickschliff. - Senckenbergiana marit. **2**: 61-66, Frankfurt/Main.

REINECK, H.-E. (1984): Aktuogeologie klastischer Sedimente. - 1-348, (Kramer) Frankfurt/Main.

REITNER, J., GAUTRET, P., MARIN, F., NEUWEILER, F. (1995): Automicrites in a modern marine microbialite. Formation model via organic matrices (Lizard Island, Great Barrier Reef, Australia). - Bull. Inst. océanograph. Monaco, **14**: 237-263, Monaco.

RICHTER, R. (1928): Aktuopaläontologie und Paläobiologie, eine Abgrenzung. - Senckenbergiana, **10**: 285-292, Frankfurt/Main.

- RIEGE, H. (1994): Untersuchungen zur Carbonatfällung in Mikrobienmatten. - Unveröffentl. PhD-Thesis, 1-219, (Universität Oldenburg), Oldenburg.
- RIEGE, H., GERDES, G., KRUMBEIN, W.E. (1991): Contribution of heterotrophic bacteria to the formation of CaCO<sub>3</sub>-aggregates in hypersaline microbial mats. - *Kieler Meeresforsch., Sonderheft*, **8**: 168-172, Kiel.
- RIPPKA, R., DERUELLES, J., WATERBURY, J.B., HERDMAN, M., STANIER, R.Y. (1979): Generic assignments, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria. - *J. Gen. Microbiol.*, **111**: 1-61, London.
- SCHIEBER, J. (1998): Possible indicators of microbial mat deposits in shales and sandstones: examples from the Mid-Proterozoic Belt Supergroup, Montana, U.S.A. - *Sediment. Geol.*, **120**: 105-124, Amsterdam.
- SCHOLZ, J. (2000): Eine Feldtheorie der Bryozoen, Mikrobienmatten und Sediment-Oberflächen. - *Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges.*, **552**: 1-193, Frankfurt/Main.
- SCHOFF, J.W. (1994): The oldest known records of life: Early Archean stromatolites, microfossils, and organic matter. - (In: BENTSON, S. (Eds.): *Early life on Earth*), Nobel Symposium **84**, 193-206, (Columbia Univ. Press) New York.
- SEONG-JOO, L., BROWNE, K.M., GOLUBIC, S. (2000): On stromatolite lamination. - (In: RIDING, R.E., AWRAMIK, S.M. (Eds.): *Microbial Sediments*), 16-24, (Springer), Berlin.
- STASIUK, L.D., OSADETZ, K.G., GOODARZI, F., GENTZIS, T. (1991): Organic microfacies and basinal tectonic control on source rock accumulation; a microscopic approach with examples from an intracratonic and extensional basin. - *Internat. J. Coal Geol.*, **19**: 457-481, Amsterdam.
- SUMNER, D.Y. (2000): Microbial vs environmental influences on the morphology of Late Archean fenestrate microbialites. - (In: RIDING, R.E., AWRAMIK, S.M. (Eds.): *Microbial Sediments*), 307-314, (Springer), Berlin.
- VAN GEMERDEN, H. (1993): Microbial mats: a joint venture. - *Marine Geol.*, **113**: 3-25, Amsterdam.
- WILLIAMS, L.A. (1984): Subtidal stromatolites in Monterey Formation and other organic-rich rocks as suggested source contributors to petroleum formation. - *American Assoc. Petrol. Geol. Bull.*, **68**: 1879-1893, Tulsa.

