

## **FEUCHTWÄLDER DES TERTIÄRS. SIND MAKRORESTE NUR FALSCH FREUNDE?**

Johanna KOVAR-EDER

Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart;  
e-mail: eder.smns@naturkundemuseum-bw.de

Taphozöosen von Makroresten, zumeist Blätter, gehören zu den häufigsten fossilen Vergesellschaftungen. Überrepräsentation von Taxa aus Feuchthabitaten aber eingeschränktes Artenspektrum, geringer Transport und stratigraphische Aussagekraft sind die Hauptargumente für eingeschränkte Aussagefähigkeit vor allem dann, wenn die Ergebnisse anderer Ansätze nur schwierig mit den makro-paläobotanischen in Einklang zu bringen sind. Bestimmte Defizite wie das Fehlen von Kräutern und Gräsern sind sicherlich zutreffend. Allerdings wird vielfach die Bedeutung differenziert taphonomischer, taxonomischer sowie soziologischer Analyse von Blättervergesellschaftungen verkannt. Erst dadurch wird diesen jener Rang zuteil, der ihnen als wesentliche und einzigartige Puzzelsteine des Verständnisses der Evolution und Sukzession von Feuchtland- und Hinterlandvegetation sowie des Klimas gebührt.

## **EURYHALINE MOLLUSKEN-COMMUNITIES IM MITTELMEERRAUM UND IHRE BEDEUTUNG FÜR DIE MEDITERRAN-STRATIGRAPHIE**

Thorsten KOWALKE

Ludwig-Maximilians-Universität München, Department für Geo- und Umweltwissenschaften, Sektion Paläontologie, Richard-Wagner-Straße 10, D-80333 München; e-mail: t.kowalke@lrz.uni-muenchen.de

Euryhaline Mollusken charakterisieren im Fossilen wie im Rezenten eine Vielzahl marginal mariner aquatischer Ökosysteme, die hinsichtlich der Salinitäten vom normalmarinen Milieu abweichen bzw. durch variierende Salzgehalte gekennzeichnet sind. Neben Habitaten mit permanenter Verbindung zum offenen Meer, z.B. ästuarine und äußere lagunäre Bereiche, existieren im Fossilen wie im Rezenten auch vielfältige strukturierte Lagunensysteme und Küstensümpfe, die nur zeitweise mit dem marinen Milieu in Verbindung stehen oder als anchialine Seen über phreatische Systeme mit dem Meer kommunizieren. Weiterhin können auch athalasso-salinare Lebensräume (salinare Binnenseen) ohne marine Verbindungen von euryhalinen Mollusken besiedelt werden. Salzgehalte und der temporäre oder persistierende Charakter dieser endorheischen kontinentalen Ökosysteme hängen von klimatischen Faktoren, im Wesentlichen vom Verhältnis Niederschlag/Evaporation in den mediterranen Klimazonen ab.

Die oligotype Zusammensetzung brackisch-randmariner und athalasso-salinarer Vergesellschaftungen liegt in den extremen Umweltbedingungen und ihren häufig erheblichen jahreszeitlichen Schwankungen begründet. Die Besiedlung dieser Habitats setzte neben einer Toleranz gegenüber Salinitätsschwankungen auch Adaptationen an Instabilitäten weiterer Umweltfaktoren voraus. So weicht die Zusammensetzung insbesondere athalasso-salinarer Wässer z.T. erheblich von dem Wasserchemismus des Mittelmeeres ab: Neben der Übersalzung im rezenten ariden Klima des Südmittelmeeres spielen insbesondere in känozoischen kontinentalen Ökosystemen der Iberischen Halbinsel gelöste Salze aus aufbereiteten salinaren Sedimenten des mesozoischen Basements eine große Rolle. Molluskenfaunen, welche die Extrembiotope besiedeln konnten, mussten abgesehen von einer

breiten physiologischen Toleranz (Osmoregulation hinsichtlich Veränderungen der Wasserchemie), auch Reproduktionsmuster zur Etablierung persistierender Populationen entwickeln und sich an die trophischen Strukturen dieser Ökosysteme anpassen.

Im Rahmen laufender Projekte wurde die Besiedlungsgeschichte euryhaliner Lebensräume und die Evolution charakteristischer Mollusken-(Paläo)Communities in marginal-marinen und athalasso-salinaren Ökosystemen der Ostatlantischen-Mediterranen Faunenprovinz rekonstruiert. Besondere Bedeutung kam hierbei der Definition von typischen Vergesellschaftungen zu, die für bestimmte Milieus und für bestimmte Zeitabschnitte des Känozoischen (Proto-)Mediterrans charakteristisch sind. Insbesondere sollten Faunensukzessionen und ihre stratigraphische Signifikanz erfasst werden.

Zur Klärung dieser Fragen wurde umfangreiches Material oligozäner bis rezenter Lokalitäten der Iberischen Halbinsel, Ägyptens, Algeriens, Griechenlands, Libyens, und aus Zypern untersucht. Vergleichsmaterial stammt aus dem Roten Meer. Sämtliche Ontogenesestadien der bearbeiteten Faunen wurden erfasst. Untersuchung an frühontogenetischen Schalen sollten zum systematischen Aussagen ermöglichen. Weiterhin sollte auch der Modus der frühontogenetischen Entwicklung verschiedener Gruppen in abgeschlossenen salinaren Systemen belegt werden. Zur Dokumentation relativer Salinitäten und zur Klärung der Bedeutung vitaler Effekte während der Ontogenese wurden Isotopenanalysen zur Bestimmung der Sauerstoff- und Kohlenstoffisotopengehalte ( $\delta^{18}\text{O}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ ) der Molluskenschalen vorgenommen.

Im mediterranen Känozoikum können drei generelle Typen euryhaliner Molluskenfaunen differenziert werden: 1. Marginal marine (Paläo)Communities, die ausschließlich Habitate mit Verbindungen zu offenen Meer charakterisieren. 2. Eurytope marginal marine (Paläo)Communities, die zusätzlich auch in der Lage sind, athalasso-salinare Ökosysteme zu besiedeln. 3. Athalasso-salinare (Paläo)communities, die ihren Ursprung in Süßwasser-Ökosystemen hatten, jedoch in der Lage sind, erhebliche Salinitäten zu tolerieren. Dieser (Paläo)Community-Typ unterscheidet sich von 1. und 2. durch das generelle Fehlen in randmarinen Habitaten.

Oligozäne randmarine Vergesellschaftungen leiten sich von thermophilen von Potamididae (Cerithioidea) dominierten Tethysrandfaunen ab, die durch eine relikte Spezialentwicklung im Protomediterran gekennzeichnet waren. Während die meisten tropischen, ausgesprochen stenothermen Brackwasserelemente bereits im Verlauf des späten Eozäns in Richtung ihrer rezenten Verbreitungsareale der Indo-Polynesischen, Westafrikanischen und Neotropis-Faunenprovinz abwanderten, konnten einige temperaturtolerantere Taxa die randmarinen Folgebiotope der Mangroven besiedeln: Im späten Oligozän sind *Tympanotonos*-Paläocommunities belegt, welche ein breites Spektrum ästuariner und in Vergesellschaftung mit der Bivalvengattung *Polymesoda* (Corbiculidae) brackisch lagunärer Biotope charakterisierten. Diese typische Vergesellschaftung persistierte ohne signifikante Veränderungen bis in das Burdigalium (frühes Miozän).

Neben der untergeordneten Präsenz der Gattung *Terebralia*, traten im Laufe des späten Oligozäns mit den marin-brackischen Gattungen *Granulolabium* und *Potamides* weitere Potamididae hinzu, die aus der Atlantischen Faunenprovinz in den mediterranen Raum einwanderten. Mit dem Rückgang der bisher dominierenden Elemente *Tympanotonos* und *Polymesoda* während des Burdigaliums war ein signifikanter Faunenwandel verbunden, der sich auf das terminale frühe Miozän datieren lässt: Die ökologischen Nischen von *Tympanotonos* wurden von *Terebralia* (im lagunären, oftmals hypersalinen Bereich) bzw. von *Granulolabium* (*mud-flat*-Fazies) und von *Potamides* (ästuarine Fazies) eingenommen. Die Cardiide *Cerastoderma* ersetzte in den Vergesellschaftungen *Polymesoda*. Während *Terebralia* wenig divers bis in das frühe Messinium weiter existierte und im späten Miozän vorwiegend hypersaline Lagunen besiedelte, waren die Gattungen *Potamides* und *Granulolabium* insbesondere im Laufe des Langhiums und Serravalliums durch

Radiationen mit ausgeprägten Ökozoonierungen im randmarinen Bereich gekennzeichnet. *Granulolabium*-Vergesellschaftungen charakterisierten die marin-brackischen äußeren ästuarinen Bereiche und *mud-flats*. *Potamides*-Faunen zeigten eine größere Toleranz gegenüber verstärktem Süßwassereinfluss und konnten auch eine Vielzahl landwärtiger Biotope besiedeln. Im Zuge der Klimaabkühlung gingen *Granulolabium* und *Terebralia* im Verlauf des späten Miozäns sukzessive zurück und starben im Messinium aus, während *Potamides* durch eine reliktdäre Evolution gekennzeichnet ist. Im Pliozän Griechenlands, Italiens und Spaniens existierten noch mehrere Arten. Die südlich des 40. Breitengrades auftretende *P. conicus* stellt die einzige rezente Art der Gattung *Potamides* dar.

Im Gegensatz zu *Granulolabium*-, *Terebralia*-, und *Tympanotonos*-Faunen konnten von *Potamides* dominierte Assoziationen auch athalasso-salinare Ökosysteme besiedeln. Der vorherrschende Modus der lecithotrophen Larvalentwicklung und der Direktentwicklung ohne planktonische Larvalstadien erleichterte es *Potamides*, persistierende Populationen in den kontinentalen Ökosystemen zu etablieren. Besonders reichhaltige Faunen sind aus dem frühen Oligozän bis Mittelmiozän des spanischen Ebro- und Duero-Beckens belegt. Der markante Faunenwandel im Burdigalium wird hier nur im Fall der Bivalven deutlich: Während *Potamides* bis rezent in kontinentalen Faunen vertreten ist, wurde analog zur Entwicklung im randmarinen Bereich die ökologische Nische der assoziierten Gattung *Polymesoda* im Verlauf des Burdigaliums von *Cerastoderma* eingenommen.

Abhängig vom Salzgehalt und vom besiedelten Substrat variiert die Begleitfauna in den kontinentalen aquatischen Ökosystemen: Eusaline athalasso-salinare Habitate, welche eine Besiedlung durch infaunale Organismen ermöglichen, werden von *Potamides*-*Cerastoderma*-Communities besiedelt, wogegen entsprechende Habitate mit ausgeprägten Hartsubstraten durch *Potamides*-*Cerithium*-Assoziationen gekennzeichnet sind. Weichbodenfaziesbereiche, welche einen hohen Anteil an organischer Substanz aufweisen und z.T. durch dysoxische Bedingungen gekennzeichnet sind, werden von *Potamides*-*Hydrobia*-Communities dominiert. Während rezente *Potamides*-Vergesellschaftungen athalasso-salinare Ökosysteme charakterisieren, welche ähnliche Salinitäten aufweisen wie das Mittelmeer, traten im mittleren Miozän Spaniens auch *Potamides*-*Hydrobia*-Paläocommunities in oligo- bis mesosalinen Ökosystemen des Duero-Beckens auf. Meta- bis hypersaline Faziesbereiche sind seit dem späten Miozän durch *Cerastoderma* gekennzeichnet und weisen keine weiteren assoziierten Mollusken auf.

Seit dem späten Messinium werden athalasso-salinare Habitate auch von *Melanoides*-Faunen besiedelt, die sich in der Zusammensetzung deutlich von *Potamides*-Faunen unterscheiden: Im Gegensatz zu den primär marin-brackischen Elementen, die kontinentale Habitate von randmarinen Ökosystemen aus besiedelten, war die Gattung *Melanoides* (Thiaridae) bereits seit dem mittleren Eozän an lacustrische Süßwasserbiotope adaptiert. Die im Messinium Italiens und im Quartär Nordafrikas nachgewiesenen Vertreter sind auf athalasso-salinare Bereiche beschränkt und treten nicht in kontemporären randmarinen Biotopen auf. Messine wie pleistozäne bis rezente *Melanoides*-Faunen charakterisieren oligosaline Faziesbereiche. Während *Melanoides*-Faunen im messinen „Lago-Mare“-Stadium von Paratethys-Elementen (Dreissenidae und Lymnocypridae) beeinflusst wurden und nur untergeordnet mit Hydrobiidae assoziiert waren, setzen sich quartäre Faunen aus *Melanoides*, Hydrobiidae und juvenilen Süßwasserelementen (vorwiegend Pulmonaten) zusammen. Süßwassermollusken, welche nicht das Adultstadium erreichten, dokumentieren die rasche Versalzung moderner kontinentaler Ökosysteme in Nordafrika. Die Besiedlung oligosaliner Habitate durch *Melanoides* liegt offenbar in einer verminderten Salinitätstoleranz spätmiozäner bis rezenter *Potamides*-Arten begründet: *Potamides* trat während des mittleren Miozäns assoziiert mit Hydrobiidae in oligo- bis meso-salinen Seen des Duero-Beckens auf. Dagegen sind spätmiozäne bis rezente Vertreter auf poly- bis eusaline Gewässer beschränkt.

Rezente athalasso-salinare Faunen Nordafrikas sind durch eine größere Diversität gekennzeichnet als fossile Faunen vergleichbarer Ökosysteme. Neben den typischen athalasso-salinaren Faunenelementen treten z.B. im Faiyoum See (N Ägypten) und in entsprechenden Ökosystemen Libyens auch stenohaline Mollusken aus dem vollmarinen Milieu des Mittelmeeres hinzu. Diese Faunenelemente, welche z.T. durch planktotrophe Larven gekennzeichnet sind, wurden rezent in die kontinentalen Ökosysteme eingebracht, als die sukzessive ansteigenden Salzgehalte etwa der Salinität des Mittelmeeres entsprachen. Die Verbreitung der Mollusken wurde durch Anthropochorie begünstigt, wobei die wirtschaftliche Nutzung athalasso-salinarer Seen im Kontext von Fischzuchten eine Rolle spielte. Entsprechende athalasso-salinare Ökosysteme, welche nicht wirtschaftlich genutzt werden, sind dagegen durch oligotype Vergesellschaftungen gekennzeichnet.

Anthropogen unterstützte Verbreitungsmuster sind auch am Beispiel randmariner *Potamides*-Faunen belegt. So konnte die ursprünglich nur im Mediterran vorkommende Art *P. conicus* rezent durch das Rote Meer bis in die Westindisch-Ostafrikanische Faunenprovinz verbreitet werden. Hier wurden durch *Potamides* bereits lokal die ökologischen Nischen von *Cerithidea*- und *Terebralia*-Faunen eingenommen.

## INTERAKTIONEN ZWISCHEN CYANOBAKTERIEN UND LANDPFLANZEN IM UNTERDEVON: BEISPIELE AUS DEM RHYNIE CHERT

Michael KRINGS<sup>1</sup>, Hans KERP<sup>2</sup>, Hagen HASS<sup>2</sup> & Thomas N. TAYLOR<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie und GeoBio-Center<sup>LMU</sup>, Richard-Wagner-Straße 10, D-80333 München

<sup>2</sup> Forschungsstelle für Paläobotanik am Geologisch-Paläontologischen Institut, Westfälische Wilhelms-Universität Münster, Hindenburgplatz 57, D-48143 Münster

<sup>3</sup> Department of Ecology and Evolutionary Biology, and Natural History Museum and Biodiversity Research Center, The University of Kansas, Lawrence, KS 66045-7534, U.S.A.

Symbiosen mit Cyanobakterien kommen in nahezu allen modernen Gruppen von Landpflanzen (Moose, Farne, Nackt- und Bedecktsamer) vor. Sie stellen häufig (komplexe) mutualistische Systeme dar, in denen die Pflanze den Cyanobakterien ein ideales Lebensmilieu bietet und organische Nährstoffe zuführt, während die Cyanobakterien zur Stickstoffversorgung der Pflanze beitragen. Über den Ursprung und die Evolution der Lebensgemeinschaften zwischen Landpflanzen und Cyanobakterien ist fast nichts bekannt, da es kaum Fossilien gibt, deren Erhaltung eine genaue Analyse beider Partner und ihrer Interaktionen zulässt. Der unterdevonische Rhynie Chert aus Schottland ist seit langem berühmt für die hervorragende anatomische Erhaltung der in ihm eingeschlossenen frühen Landpflanzen, Tiere und Mikroorganismen. Neue Untersuchungen haben ergeben, dass die Rhynie Chert Landpflanze *Aglaophyton major* verschiedene Interaktionen mit filamentösen Cyanobakterien aufweist. Die Oberflächen der Pflanze werden von diesen Mikroorganismen besiedelt; sie kommen an Stellen, an denen aufgrund kleiner mechanischer Verletzungen von der Pflanze Wundsekrete abgesondert werden, nicht selten sogar in Massen vor. Cyanobakterien leben auch im Inneren der Pflanze; so können z.B. die mehrzellschichtigen Wände entleerter Sporangien, die sich bereits im Zersetzungszustand befinden, von Cyanobakterien besiedelt sein. Besonders interessant ist aber das Vorkommen der Mikroorganismen in lebenden prostraten Achsen von *A. major*. Im Rindengewebe dieser Achsen leben – zusammen mit Mycorrhizapilzen – Cyanobakterien, die über Stomata in die Pflanze eindringen, sich über das Interzellulärsystem ausbreiten und sogar in einzelne Zellen eindringen. Ein gemeinsames Vorkommen von Cyanobakterien und Mykorrhizapilzen findet