Rezente gesteinsbohrende Kleinorganismen des norwegischen Schelfs

Vorbemerkung

Im Rahmen einer unter der Leitung von Prof. VOGEL (Universität Frankfurt) stehenden Forschungsgruppe werden seit mehreren Jahren fossile Bohrspuren untersucht. Teilergebnisse dieser Forschungen wurden bereits an dieser Stelle publiziert (VOGEL 1987). Die bisherigen Untersuchungen an fossilem Probenmaterial haben allerdings gezeigt, daß das Wissen über rezente Mikroendolithen (gesteinsbohrende Kleinorganismen), welches die Grundlage für die fossile Erzeugeransprache und Faziesinterpretation bildet, noch sehr lückenhaft ist (SCHMIDT 1992, HOFMANN & Vogel 1992). Ausgehend von dieser Erkenntnis begann die Arbeitsgruppe mit der Bearbeitung rezenter Endolithengemeinschaften. Neben Untersuchungen tropischer Mikroendolithen der Bahamas bot sich durch die Zusammenarbeit mit dem Forschungszentrum Geomar in Kiel die Möglichkeit boreal-subarktische Endolithenspektren zu bearbeiten.

Die Kenntnis des Formenspektrums von Mikroendolithen ermöglicht Rückschlüsse auf biologische Wechselbeziehungen wie Konkurrenz- und Symbioseverhalten sowie auf Lebensgemeinschaften und sedimentbildende Prozesse. Darüber hinaus lassen sich trophische (Nahrungs-)Beziehungen zwischen Mikroendolithen und ihren zumeist herbivoren Räubern ableiten (STEINECK 1985). Diese Arbeit setzt die Studie von BROMLEY & HANKEN (1981) über boreal-subarktische Bioerosion auf dem nordnorwegischen Schelf fort, indem hier erstmals eine Übersicht über das Endolithenspektrum gegeben wird.

Ein weiterer Aspekt, der aufgrund des zur Zeit noch geringen Kenntnisstandes nur andiskutiert werden kann, ist der globale Vergleich mit den gut untersuchten Endolithenspektren der subtropisch-tropischen Klimazonen. Läßt sich in hohen Breiten eine Tiefenzonierung der Endolithen, ähnlich der aus warmen Regionen (BUDD & PERKINS 1980), erarbeiten? Wie stark ist die destruk-

tive Wirkung der Endolithen hinsichtlich der Genese boreal-arktischer Karbonatvorkommen (FREIWALD et al. 1991)?

Als heutige Erzeuger von Mikrobohrspuren sind Bakterien, Blaugrün-Algen, Grünalgen, Rotalgen, Pilze, Flechten, Schwämme, Foraminiferen, Bryozoen, Phoroniden, Anneliden und Cirripedier bekannt. Diese Organismen legen aktiv mit Hilfe physikalischer oder chemischer Methoden Gangsysteme mit Gangdurchmessern von weniger als 100 µm an. Bohrspuren endolithischer Mikroorganismen sind aus präkambrischen Substraten bekannt. Die Mikrobohrgänge sind in klastischen und karbonatischen Substraten nachweisbar.

Lage des Untersuchungsgebietes

Das Untersuchungsgebiet liegt oberhalb des Polarkreises nahe 70° nördlicher Breite und erfaßt Bereiche des inneren und äußeren Schelfs vor dem Troms-Distrikt, Nordnorwegen (Abb. 1). Die Neigung des Erdäquators gegen die Ebene der Erdumlaufbahn um 23° 27' bewirkt in diesen Breiten einen extremen jahreszeitlichen Wechsel bezüglich der Lichteinstrahlung. Der Polarsommer währt im untersuchten Gebiet vom 28. Mai bis 19. Juli und der Polarwinter vom 26. November bis 18. Januar (Abb. 2). Etwa um einen Monat phasenverschoben erreicht die Oberflächenwassertemperatur auf dem Schelf 12 °C im August und 2 °C im Februar. Die ozeanographischen Umweltbedingungen auf dem Schelf werden von zwei nordwärts gerichteten Strömungssystemen geprägt: dem Nordnorwegenstrom (Salinität > 35 %), dessen Wassermassen auf dem Schelf nur in die Schelftröge eindringen, und dem Norwegischen Küstenstrom (Salinität < 35–25 ‰), unter dessen Einfluß auch das Untersuchungsgebiet steht. Der maximale Tidenhub beträgt in Tromsø knapp 3 m. Zwischen den Inseln und Schären entstehen dadurch starke Strömungen, die Geschwindigkeiten bis zu 1,7 m/s erreichen können (TRYGGESTAD 1982, EILERTSEN et al. 1981).

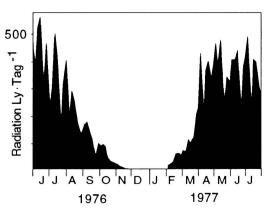


1. A) Lage des untersuchten Gebietes auf dem nordnorwegischen Schelf vor dem Troms Distrikt auf 70° nördlicher Breite. Der Ausschnitt zeigt die Tiefenverhältnisse eines küstennahen Schärengebietes. Die gefüllten Kreise markieren die Lage der Probenpunkte.

2. Jahreszeitlicher Wechsel der Strahlungsbilanz, gemessen in Tromsø von Juni 1976 bis Juli 1977. (Meßgröße Ly = Langley Einheiten [gcal. cm⁻²]). (Verändert nach EILERTSEN et al. 1981).

Probenmaterial und Methoden

Das Probenmaterial wurde im Rahmen des Forschungsprojektes "Bildungsbedingungen borealer und arktischer Flachwasserkarbonate" während einer Expedition ins Europäische Nordmeer mit dem deutschen Forschungsschiff »Meteor« (Fahrt M-13/1; Gerlach & Graf 1991) und zweier Schiffskampagnen (1989 und 1991) mit dem norwegischen Forschungskutter »Ottar« genommen. Das wissenschaftliche Ziel dieser Unternehmungen lag im Auffinden steuernder Prozesse, welche die Entstehung weit verbreiteter Flachwasserkarbonatablagerungen in einem nur wenige Tausend Jahre zuvor noch vergletscherten Gebiet ermöglicht haben (FREIWALD et al. 1991). Aus dem Spektrum unterschiedlicher Karbonatfazies, es umfaßt Bryozoen-Brachiopoden-Bivalven-Schille auf dem äußeren und Corallinaceen-Riffe auf dem inneren Schelf, wurden aus 20 Substratstücken über 250 endolithenführende Proben gewonnen. Die Proben repräsentieren ein Tiefenspektrum von 11 bis 169 m Wassertiefe. Als Präparate sind authochthone Skelette und Schalen bereits abgestorbener Organismen ausgewählt worden. Die Präparation des Endolithengefüges in den Kalkskeletten erfolgte nach einer von GOLUBIC et al. (1983) ent-

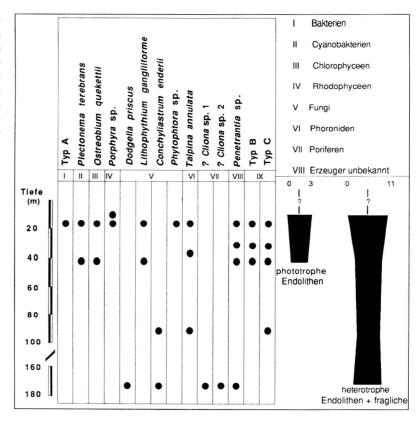


wickelten Methode. Die Darstellung der in situ befindlichen Bakterienkolonien gelang mit Oberflächensedimentproben, die unmittelbar nach der Entnahme vom Meeresboden in gepuffertem Formalin und/oder Methanol fixiert und gekühlt dunkelgelagert wurden.

Das Mikroendolithenspektrum

In den untersuchten Substraten konnten Gangsysteme von vierzehn verschiedenen Endo-

3. Tiefenverteilung der borealen nordatlantischen
Mikroendolithen von
Tromsø. Mit zunehmender Wassertiefe verringert
sich die Endolithendiversität. Unterhalb von 42 m
Wassertiefe sind keine endolithischen Algen mehr
nachweisbar. Das Endolithenspektrum wird von
heterotrophen Endolithen
dominiert.



lithenspezies unterschieden werden. Die Bohrspuren stammen von drei Arten endolithischer Algen und acht verschiedenen heterotrophen Erzeugern. Bei zwei Gangsystemen konnte ein Erzeuger nicht eindeutig zugeordnet werden.

Von den endolithischen Algen sind Bohrspuren der Rotalge *Porphyra* sp., der Blaugrün-Alge *Plectonema terebrans* (Abb. 4) und der Grünalge *Ostreobium quekettii* (Abb. 8) nachgewiesen worden. Die endolithischen Algen sind in Proben aus 11 bis 42 m Wassertiefe vorhanden. Ihre größte Artenvielfalt und Häufigkeit besitzen die endolithischen Algen in den oberen 20 m Wassertiefe (Abb. 3).

Bei den heterotrophen Endolithen konnten als einfachste Bohrstrukturen kugelförmige Bohrspuren (Typ A) unterschieden werden, die von Bakterien erzeugt wurden. Die Bakterien sind maßgeblich an der Zersetzung skelettverbindender organischer Matrix beteiligt (Abb. 5). Während der Oxidation organischer Stoffe reichern die aeroben Bakterien Kohlendioxid in einem Mikromilieu an, was wiederum den pH erniedrigt und die Karbonatlösung begünstigt (FREI-

WALD in Vorb.). Die Gegenüberstellung der Abbildung 4 und 5 verdeutlicht die Notwendigkeit der Kenntnis rezenter Bohrorganismen bezüglich ihrer Morphologie und ihren ökologischen Ansprüchen bei der Interpretation des fossilen Bohrinventars

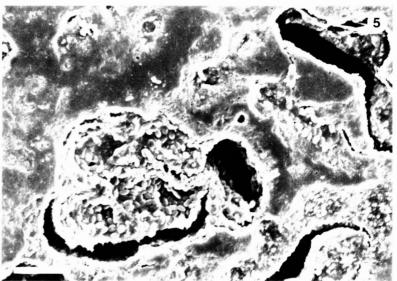
Der Nachweis von Bohrschwämmen kann durch die Anwesenheit der Bohrspuren? Cliona sp. 1 und? Cliona sp. 2 (Abb. 10) erbracht werden. Die größte Diversität innerhalb des vorgefundenen Bohrspurspektrums besitzen Bohrpilze. Es konnten die biologischen Arten Dodgella priscus (Abb. 7), Lithophythium gangliiforme (Abb. 8), Conchyliastrum enderii und Phytoptora sp. nachgewiesen werden. Weitere Spuren heterotropher Endolithen sind die Phoronidengänge Talpina annulata und die Bohrspuren von Bohrbryozoen der Gattung Penetrantia.

Die heterotrophen Bohrorganismen können über das gesamte untersuchte bathymetrische Profil nachgewiesen werden und besitzen eine annähernd gleiche Diversität. Allerdings scheint es, wie aus Abbildung 3 ersichtlich ist, auch he-



4. Bohrspuren endolithischer Bakterien (Typ A). Charakteristisch für die Bohrspur des Typs A sind bis zu 5 μm große Sphäroide. In der Bildmitte sind aus mehreren Sphäroiden bestehende Aggregate zu sehen. (Wassertiefe 16 m.) Balken 10 μm. Probe HS 1–92–5–71.

5. Kolonie stäbchenförmiger Bakterien auf einem Foraminiferengehäuse. Die Vertiefungen und Löcher sind das Ergebnis mikrobieller Karbonatlösung. Die im Bildzentrum sichtbare Kolonie hat gerade die äußere Kristallitwand weggelöst und beginnt die freigelegte organische Zwischenlage zu ersetzen. Die Bohrspur Typ A (vgl. Abb 4) wird auf diesen Bakterientyp zurückgeführt. Probe (St. 30) aus einem kiesigen Mollusken-Echinodermensand. Wassertiefe 8 m. Balken 10 μm. Probe AF.



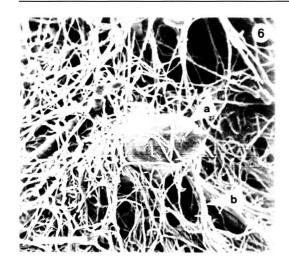
terotrophe Endolithen zu geben, die eine Präferenz für bestimmte Wassertiefen zeigen. Beispielsweise sind in Tromsø die Bohrschwämme vorwiegend in größeren Wassertiefen zu finden.

Die Erzeuger der Bohrspuren der Gangtypen B und C (Abb. 9 und 11) können nach dem derzeitigen Informationsstand nur vermutet werden. Die Bohrspur des Typs B ist in aus 16 bis 42 m Wassertiefe stammenden Substraten nachweisbar. Die Gänge sind substratparallel ausgebreitet, erreichen bis zu 20 µm im Durchmesser und weisen einen charakteristischen warzenartigen Besatz auf. Diese Warzenstruktur ist im allgemeinen von Bohrschwämmen bekannt. Die Gänge des Typs B

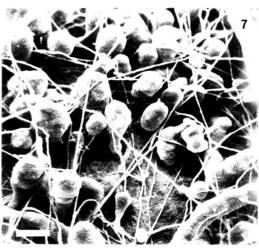
konnten in einer Tiefe von 16 bis 90 m nachgewiesen werden. Die Gänge sind ebenfalls substratparallel ausgebreitet, weisen Gangdurchmesser zwischen 20 und 30 µm auf und besitzen glatte Gangwandungen. Ein Erzeuger kann nicht angegeben werden.

Schlußbemerkung

Die Untersuchung der Mikroendolithen auf dem Schelf vor dem Troms-Distrikt ergab, daß auch unter boreal-subarktischen Klima- und Temperaturbedingungen und bei extrem jahreszeitlich wechselnden Einstrahlungslichtmengen ein vielfältiges Endolithenspektrum vorhanden ist.



6. Die Bohrspuren der Cyanobakterie *Plectonema terebrans* (a) sind gekennzeichnet durch 1–2 μm dünne, unverzweigte, substratparallele Gänge. Wohnkammer der Bohrbryozoe *Penetrantia* sp. (b). Senkrecht zur Substratoberfläche ausgebildetes Zooid. Wassertiefe 32 m. Balken 50 μm. Probe HS 4–92–21–127.



7. Gangsystem des Bohrpilzes *Dodgella priscus*. Die keulenförmigen Kammern stehen über senkrechte Gänge mit substratparallelen Gängen in Verbindung. Am Übergang zu diesen Gängen ist ein Kragen ausgebildet. Wassertiefe 169 m. Balken 20 um. Probe HS 10–92–50–213.

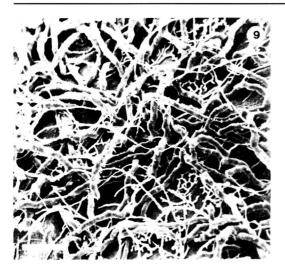
Innerhalb des bearbeiteten Tiefenprofils dominiert eine große Artenzahl heterotropher Organismen deutlich über ein artenärmeres Algenspektrum.

Die vorgefundenen Endolithen sind auch aus gemäßigten und tropischen Klimaregionen bekannt. Die Temperatur scheint kein minimierender Faktor zu sein, dagegen aber die im Jahresgang verfügbare Lichtmenge. Das Artenspektrum endolithischer Algen wird bestimmt von Formen, die auch in tropischen, gut durchlichteten Gebieten bis in große Wassertiefen vorkommen und mit geringen Lichtmengen auskommen.

Unter den gegebenen Bedingungen eines ausgeprägten jahreszeitlichen Wechsels von mehrmonatigen Hell- und Dunkelphasen sowie der damit verbundenen Abnahme der für die Photosynthese nutzbaren Lichtmenge, scheint es sich bei der vorgefundenen endolithischen Algengemeinschaft um eine durch die geringe nutzbare Lichtmenge bestimmte "Minimumgesellschaft" zu handeln. Die Hypothese einer Minimumgesellschaft endolithischer Algen in Substraten aus Flachwasserbereichen des nordnorwegischen Schelfs ergibt sich aus einem Vergleich mit endolithischen Algengesellschaften der Tropen. Während in den Substraten von Tromsø lediglich drei endolithi-



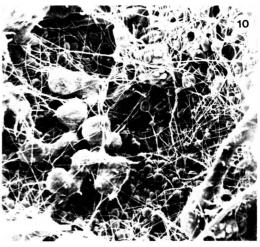
8. Das Gangsystem des Bohrpilzes *Lithophythium gangliiforme* (a) ist charakterisiert durch 20–30 μm große Sphäroide, von denen 1–2 μm dünne, substratparallele Gänge abzweigen. Markantes Merkmal der Bohrspuren der Grünalge *Ostreobium quekettii* (b) ist die substratparallele Ausbreitung und der hirschgeweihartige Verzweigungsmodus. Wassertiefe 16 m. Balken 50 μm. Probe HS 1–92–4–68.



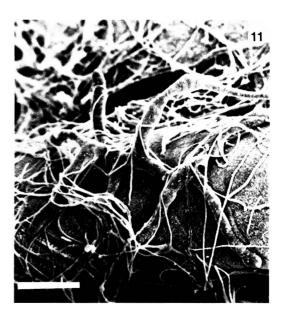
9. Bohrspur Typ B. Das Gangsystem dieser Bohrspur ist charakterisiert durch ein substratparalleles Netzwerk aus 10–15 μ m dicken Gängen mit warzenartigen Fortsätzen und runden Gangenden. Die Gänge verzweigen unter sehr variablen Winkeln. Nachdem die Gänge bis zu 50 μ m tief in das Substrat eingedrungen sind, können sie in Richtung zur Substratoberfläche hin umbiegen. Die Warzenstruktur ist von endolithischen Schwämmen bekannt. Wassertiefe 16 m. Balken 50 μ m. Probe HS 1–92–4–65.

sche Algenarten nachweisbar sind, ist aus tropischen, gut durchlichteten Flachwasserzonen eine Vielzahl algaler Endolithen bekannt.

Eine andere Erklärung für die vorgefundene geringe Vielfalt endolithischer Algen kann in dem zur Verfügung stehenden Probenmaterial begründet sein. Die flachsten Proben stammen aus 11 m Wassertiefe. Auf der geographischen Breite von Tromsø ist nach der ökobathymetrischen Tiefengliederung von LIEBAU (1984) die Lage der Tiefengrenze der Grünalgen (Chlorokline) in 10-20 m und die der Rotalgen (Rhodokline) in etwa 50 m Wassertiefe zu erwarten. Allerdings berichten Freiwald et al. (1991) von lebenden Corallinaceenkrusten auf Geröllen des äußeren Schelfs aus 74 m Wassertiefe, wodurch die Chlorokline um mindestens auf diese Angaben erweitert werden muß. Als möglichen Anzeiger für die Tiefenlage der Chlorokline diskutieren BUDD & PERKINS (1980) die endolithische Grünalge Ostreobium quekettii. Ein höher diverses Spektrum endolithischer Algen könnte somit in Wassertiefen von weniger als 10 m zu erwarten sein.



10. a) Cliona sp. 1. Die Bohrspur besteht aus bis zu 75 μm großen ovalen Kammern, die mit ihren Schmalseiten in Verbindung stehen. Von den Kammern zweigen dünne Gänge (exploratory threads) ab. b) Bohrspuren des Bohrpilzes Lithophythium gangliiforme. Wassertiefe 169 m. Balken 100 μm. Probe HS 10–92–50–214.



11. Typ C. Substratparalleles, wechselständig verzweigtes Gangsystem aus bis zu 25 μm dicken Gängen. Die Verzweigungswinkel schwanken zwischen 45 und 70°. Der Erzeuger dieser Bohrspur ist unbekannt. Wassertiefe 32 m. Balken 100 μm . Probe HS 4–92–11–98.

Die bioerosive Wirkung der Endolithengemeinschaften im Untersuchungsgebiet an Karbonatskeletten kann in Abhängigkeit bestimmter Umweltbedingungen enorm sein. In Wassertiefen zwischen 20 und 40 m belegen infolge von Bodenströmungen ausgewaschene Anreicherungen vormals im Scdiment lebender Muscheln Residualsedimentbildung. Einige Klappen haben durch den postmortalen Befall durch den Bohrschwamm Cliona bereits bis zu 70 % des Schalenmaterials verloren. Das Radiokarbonalter zweier Klappen betrug jedoch nur 30 bzw. 280 Jahre. Auch im flachen Subtidal (< 20 m Wassertiefe), dort wo die effiziente zerstörerische Wirkung der Bohrschwämme nicht mehr aufzutreten scheint, kann die Bioerosion der phototrophen Endolithen wesentlich zum Karbonatabbau beitragen. Zwar sind die Eindringtiefen der endolithischen Algen in das Substrat vergleichsweise gering, jedoch steigert sich der Abrieb durch den ökologisch gesteuerten Wechsel von Besiedlung, Abweidung durch herbivore Räuber (Seeigel, Käferschnecken und Schnecken) und biologische Regeneration der Endolithen.

Danksagung

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) sei für die finanzielle Unterstützung der Untersuchungen gedankt. Die Originale der Proben sind mit den Inventar-Nummern HS 1-92-1 bis HS 10-92-234 versehen und im Geologisch-Paläontologischen Institut der J. W. Goethe-Universität Frankfurt a. M. hinterlegt, die Proben der in situ Bakterien im Archiv der Autoren.

Verfasser: Dipl. Geol. A. Freiwald, GEOMAR – Forschungszentrum für Marine Geowissenschaften, Wischhofstraße 1–3, D-2300 Kiel 14; Dr. H. Schmidt, Geol.-Paläontol. Inst. der Univ., Senckenberganlage 32–34, D-6000 Frankfurt a. M.

Schriften: Bromley, R. G. & Hanken, N.-M. (1981): Shallow marine bioerosion at Vardø, artic Norway. – Bull. geol. Soc. Denmark, 29: 103–109. * Budd, D. & Perkins, R. (1980): Bathymetric zonation and paleoecological significance of microborings in Puerto Rican Shelf and slope sediments. – J. Sed. Petr., 50/3: 881–903. * Ellertsen, H. C., Falk-Petersen, S., Hopkins, C. E. & Tande, K. (1981): Ecological investigations on the plankton community of Balsfjorden, northern Norway. – Sarsia, 66: 25–34. * Freiwald, A.: Microbe-induced taphonomic loss: selective dissolution of biogenic carbonate particles. – Palaios (in Vorb.). * Freiwald, A., Henrich, R., Schäfer, P. & Willkomm, H. (1991): The significance of high-boreal to subarctic maerl deposits in northern Norway to reconstruct Holocene climatic changes and sea level oscillations, – Facies, 25: 315–340.* Gerlach, S. A. & Graf, G. (1991): Europäisches Nordmeer, Reise Nr. 13.

- METEOR-Berichte, 91-2: 1-217. * GOLUBIC, S., CAMPBELL, S. E & Spaeth, C. (1983): Kunstharzausgüsse fossiler Mikroben-Bohrgänge. - Präparator, 29: 197-200. * HOFMANN, K. & VOGEL, K. (1992): Endolithische Spurenfossilien in der Schreibkreide (Maastricht) von Rügen (Norddeutschland). - Z. geol. Wiss., 20 (1/2): 51-65. * LIEBAU, A. (1984): Grundlagen der Ökobathymetrie. - In: LUTERBACHER, H. (Hrsg.): Paläontologische Kursbücher – Palöobathymetrie, 2: 149–184. * STEINECK, R. S. (1985): Adaptions of crustose coralline algae to herbivory: Patterns in space and time. - In: TOOMEY, D. D. & NITECKI, M. H., Paleoalgology, 353-366, Springer Verlag. * SCHMIDT, H. (1992): Mikrobohrspuren ausgewählter Faziesbereiche der tethyalen und germanischen Trias (Beschreibung, Vergleich und bathymetrische Interpretation). – Frankfurter geowiss. Arb. Ser. A, 12), 228 S. * TRYGGESTAD, S. (1981): Environmental conditions 71°30'N 19°00'E, Currents and waves. - Norwegian Petroleum Directorate, Report 4. * Vogel, K. (1987): Bohrorganismen und Fazies im Mitteldevon des Staates New York, USA. - Natur und Museum, 117 (7): 207-216.

Senckenberg-Nachrichten

Vogelkundliche Wanderungen

unter Führung von Dr. J. Steinbacher

Sonntag, 16. Mai 1993: Wanderung zum Naturschutzgebiet Biedensand (Lampertheim). Treffpunkt am Eingang des Naturschutzgebietes um 9.30 Uhr (Rückruf im Senckenbergmuseum 069/75 42-359).

Sonntag, 13. Juni 1993: Wanderung in den Weinbergen (Niederwalddenkmal bei Rüdesheim) zur Beobachtung von Zippammern und anderen typischen Weinbergbewohnern. Treffpunkt 9.30 Uhr auf dem Parkplatz der Firma Asbach (Rückruf im Senckenbergmuseum 069/75 42-359).

Abendführungen für Erwachsene

In diesen, für naturkundlich interessierte Erwachsene angebotenen Führungen werden ausgewählte Objekte aus der Schausammlung unter einem bestimmten Thema vorgestellt. Führungsbeginn: jeweils mittwochs, 18 Uhr; Treffpunkt: 1. Lichthof des Naturmuseums Senckenberg; Dauer: ca. 1 Stunde.

12. Mai 1993: "Ernährung im Tierreich." — 19. Mai 1993: "Sinnestäuschungen: 26. Mai 1993: "Eiszeiten."— 9. Juni 1993: "Evolution des Menschen." — 16. Juni 1993: "Partnerwahl im Tierreich." — 23. Juni 1993: "Fossilien aus der Grube Messel." — 30. Juni 1993: "Fossilien

Beilagenhinweis

Diesem Heft liegt ein Prospekt des G. Fischer Verlages