

FACIES	<u>1</u>	3-245	Taf. 1-21	46 Abb.	18 Tab.	ERLANGEN 1979
--------	----------	-------	-----------	---------	---------	---------------

FAZIELLE ENTWICKLUNG UND PALÖKOLOGISCHE ZONIERUNG ZWEIER OBERTRIADISCHER RIFFSTRUKTUREN

IN DEN NÖRDLICHEN KALKALPEN ("OBERRHÄT"-RIFF-KALKE, SALZBURG)

FACIES AND PALEOECOLOGY OF TWO UPPER TRIASSIC REEF-COMPLEXES OF THE NORTHERN CALCAREOUS

ALPS ("UPPER RHAETIAN" REEF LIMESTONES, SALZBURG, AUSTRIA)

PRISKA SCHÄFER, ERLANGEN

SCHLÜSSELWÖRTER: PALÖKOLOGIE - OBERTRIAS - NÖRDLICHE KALKALPEN - RIFF-MILIEU -  
INVERTEBRATEN - ALGEN - MIKROFAZIES

I N H A L T

Zusammenfassung - Summary

1	Einleitung - Introduction .....	11
1.1	Themenstellung .....	12
1.2	Lage des Arbeitsgebietes .....	12
1.3	Zur Altersfrage der Oberrhät-Riffkalke .....	13
1.4	"Riff" - Definition .....	14
2	<u>Großräumige paläogeographische Gliederung des Ablagerungsraumes - Paleogeography</u> .....	17

Anschrift: Dr. Priska Schäfer, Institut für Paläontologie, Universität Erlangen-Nürnberg,  
Loewenichstraße 28, D - 8520 Erlangen

4		
3	<u>Lithologische Entwicklung des Ablagerungsraumes im Bereich der Rötelwand - Lithological Development of the Rötelwand area</u> .....	18
3.1	Hauptdolomit - Plattenkalkniveau .....	19
3.2	Kössener Schichten / Oberrhät-Riffkalke .....	20
3.3	Jura - Überdeckung .....	21
4	<u>Entwicklungsmodell der Rötelwand - Riffstruktur - Model of the Rötelwand reef-complex</u> .....	22
4.1	Stadium I .....	22
4.2	Stadium II .....	23
4.3	Stadium III .....	25
4.4	Stadium IV .....	25
4.5	Stadium V .....	26
4.6	Vergleich mit der Entwicklung anderer Riffstrukturen in Beckenposition .....	26
5	<u>Fazielle Gliederung des "Riff-Stadiums" der beiden Riffkomplexe und den angrenzenden Kössener Beckensedimente - Facies differentiation of the "reef-stage" and of the adjacent Kössen basinal sediments</u> ....	29
5.1	Biolithit-Fazies .....	30
5.2	Onkoidische Riffdetritus-Fazies bzw. Onkoid-Fazies .....	33
5.3	Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies .....	34
5.4	Detritus-Schlamm-Fazies .....	36
5.5	Beckenfazies (Kössener Schichten) .....	36
5.6	Verteilung der Faziesbereiche innerhalb der Riffkomplexe .....	37
6	<u>Systematische Beschreibung der Riffgerüstbildner und Riffbewohner - Description of reef-building and reef-dwelling organisms</u> .....	42
6.1	Makrofauna - Riffgerüstbildner .....	42
6.1.1	Scleractinia BOURNE, 1900 .....	42
6.1.2	Hydrozoa OWEN, 1843 .....	49
6.1.3	Porifera GRANT, 1872 .....	54
6.1.4	"Tabulozoa" KÜHN, 1942 und Bryozoa EHRENBERG, 1831 .....	62
6.2	Mikrofauna und -flora .....	65
6.2.1	Kalkalgen .....	66
6.2.1.1	Familie Dasycladaceae (KÜTZING) HAUCK, 1884 .....	66
6.2.1.2	Familie Solenoporaceae PIA, 1920 .....	67
6.2.1.3	Porostromate Blau-Algen .....	69
6.2.1.4	Spongiostromate Blau-Algen .....	72
6.2.1.5	Endolithische Algen .....	72
6.2.1.6	Verteilung der Kalkalgen innerhalb der Riffgebiete .....	73
6.2.2	Mikroproblematika .....	73
6.2.2.1	Systematische Beschreibung der Mikroproblematika .....	73
6.2.2.2	Verteilung der Mikroproblematika innerhalb der Riffgebiete .....	33
6.3	Riffbewohner .....	85
6.3.1	Mollusca .....	85
6.3.1.1	Gastropoda .....	85
6.3.1.2	Cephalopoda .....	86
6.3.1.3	Lamellibranchiata .....	86
6.3.2	Brachiopoda .....	87
6.3.3	Echinodermata .....	87
6.3.4	Crustacea .....	87



6.3.5	Serpulidae .....	88
6.3.6	Bohrungen .....	89
7	<u>Aufbau der Riffknospen des Rötelwand - Riffes - Ecologic construction of the Rötelwand reef-patches</u> .....	90
7.1	Vertikale Entwicklung von Riffknospen .....	91
7.2	Horizontale Gliederung von Riffknospen .....	95
7.2.1	Profilbeschreibungen .....	95
7.2.2	Gesetzmäßigkeiten im Aufbau der Riffknospen des Rötelwand-Riffes ...	97
8	<u>Aufbau der Riffknospen des Adnet - Riffes - Ecologic construction of the Adnet reef-patches</u> .....	102
8.1	Quantitative Analyse verschiedener Assoziationen von Riffgerüstbildnern im Gelände .....	103
8.2	Darstellung der einzelnen Steinbruchsohlen und -wände des Tropfbruches bei Adnet .....	107
8.2.1	Steinbruchsohle A .....	107
8.2.2	Steinbruchsohle B .....	110
8.2.3	Steinbruchsohle C .....	110
8.2.4	Steinbruchsohle D .....	111
8.2.5	Tropfwand / Tropfbruch (Riffknospe E) .....	111
8.2.6	Spaltenwand / Tropfbruch (Riffknospe F) .....	113
8.2.7	Isolierte Riffknospe (G) an der Westseite des Tropfbruches .....	113
8.2.8	Isolierte Riffknospe (H) im Weißen Bruch .....	115
8.3	Gesetzmäßigkeiten im Aufbau und in der Zonierung der Riffknospen des Adnet-Riffes .....	116
8.3.1	Formenschatz .....	116
8.3.2	Die Lage der Riffknospen im Riffkörper .....	119
9	<u>Palökologie der Riffgerüstbildner - Palecology of the reef-frame-builders</u> .....	122
9.1	Zur Palökologie der Korallen .....	125
9.1.1	Biologie der Scleractinia - ihre physiologische Lebensweise .....	125
9.1.2	Verteilung der Korallen innerhalb der Riffkomplexe .....	126
9.1.3	Vergleich zwischen rezenten Korallenriffen und den Oberrhät-Riffen..	129
9.1.4	Ähnlichkeitsberechnungen und Gruppierung der Korallen .....	133
9.2	Zur Palökologie der Hydrozoen .....	138
9.2.1	Zur Abhängigkeit der Hydrozoen von ökologischen Faktoren .....	138
9.2.2	Ähnlichkeitsberechnungen und Gruppierung der Hydrozoen .....	139
9.3	Zur Palökologie der Kalkschwämme .....	145
9.3.1	Biologie der marinen Schwämme - ihre physiologische Lebensweise ....	145
9.3.2	Das Auftreten der Kalkschwämme in den Oberrhät-Riffen .....	146
9.3.3	Die Wuchsformen der Kalkschwämme in Abhängigkeit von ihrem Lebensraum .....	147
9.3.4	Ähnlichkeitsberechnungen und Gruppierung der Kalkschwämme .....	149
9.4	Zur Palökologie der Tabulozoen und Bryozoen .....	154
9.4.1	Zur Biologie der Bryozoen .....	154
9.4.2	Verteilung der Tabulozoen und Bryozoen innerhalb der beiden Riffgebiete .....	155
9.4.3	Wuchsformen der Tabulozoen und Bryozoen in Abhängigkeit von ihrem Substrat .....	156

9.4.4	Ähnlichkeitsberechnungen und Gruppierung der Tabulozoen und Bryozoen	157
9.4.5	Vergleich der Tabulozoen mit den Bryozoen .....	160
9.5	Vergleich der Diversitäten des Epi- und Endolithions bei den verschiedenen Gruppen der Riffgerüstbildner .....	160
10	<u>Foraminiferen-Verteilung innerhalb der Riffkomplexe - Distribution</u> <u>Pattern of Foraminifera in the Reef-Complexes</u> .....	165
10.1	Verteilung der Foraminiferen innerhalb der 5 unterschiedenen Fazies-Einheiten .....	167
10.2	Vergleich von drei Vertikal-Profilen durch die Riffstruktur der Rötelwand .....	169
10.3	Häufigkeitsverteilung der Foraminiferen im zentralen Riffareal des Adneter Riffkomplexes .....	171
10.4	Zur Verteilung der Foraminiferen-Großgruppen .....	176
10.5	Absolute Häufigkeit der Foraminiferen .....	182
11	<u>Assoziationsmodelle - Association Models</u> .....	185
12	<u>Vergleichende Darstellung der Unterschiede im Aufbau der beiden Riffstrukturen und ein Versuch ihrer Deutung - Comparison and Interpretation of the Complexes</u> .....	188

Dank

Literatur

## Z U S A M M E N F A S S U N G

Die obertriadischen Riffstrukturen von Adnet und der Rötelwand bei Hallein entwickelten sich als kleine patch-reefs in einer Lagunen- bzw. Beckensituation in geschützter Lage im Norden einer ausgedehnten Plattform mit karbonatischer Flachwasserfazies.

Das Rötelwand-Riff liegt vollständig isoliert innerhalb des Kössener Beckens, welches sich im Norden an die Dachstein-Plattform anschließt und durch kontinuierliche Absenkung eines Wattengebietes mit Hauptdolomit-Plattenkalk-Sedimentation im Norden hervorgegangen war. Es ist allseitig von Kössener Beckensedimenten umgeben.

Die Entwicklung der Rötelwand-Riffstruktur erfolgte aus dem Kössener Becken heraus in mehreren, deutlich voneinander unterscheidbaren Stadien. Die Entwicklung wird in erster Linie durch das Wechselspiel von Wasserenergie und Sedimentation gesteuert. Sie beginnt mit einem Tiefer-Wasser-Stadium mit zunächst rein mechanischer, dann mechanisch-biologischer Sedimentanhäufung und Ausbildung eines Karbonatschlammhügels (mud mound-Stadium). Hierauf folgt ein Flachwasser-Stadium mit der Ausbildung mächtiger Lumachellenbänke, welche die Basis für das Wachstum eines echten, ökologisch definierten Riffes bilden (Riff-Stadium). Durch lokale Sedimentanhäufung wächst die Riffstruktur kontinuierlich aus dem Bereich schwächerer Strömungen am Grunde eines Beckens in eine Zone mit verstärkter Wasserbewegung hinein, so daß sich zuletzt in einem Bereich mit Turbulenzen ein echtes Riffgerüst ausbilden kann.

Eine vergleichbare Entwicklung aus Kössener Beckensedimenten heraus ist im Adnet-Riffkomplex nicht zu beobachten. Die das Riff unmittelbar unterlagernden Sedimente sind nur in randlichen Teilen der Riffstruktur aufgeschlossen. Aus der abweichenden Ausbildung und räumlichen Verteilung der Sedimenttypen im basalen und im oberen Riff-Stadium und aus den Unterschieden im Aufbau des Riffgerüsts wird geschlossen, daß sich der Adnet-Riffkomplex auf einer Plattform mit Dachstein-Fazies

(Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies) entwickelte. Die Plattform tauchte nach N und E allmählich ab, und die Flachwasser-Sedimente verzahnen sich in einer detritischen Übergangsfazies (MF-Typ III/C) mit den Kössener Beckensedimenten. Aufgrund der tektonischen Isolation der aufgeschlossenen obertriadischen Gesteine kann die Frage nicht beantwortet werden, ob die dem Riffkomplex unterlagernden und sich mit ihm lateral verzahnenen Flachwassersedimente des Sockels mit der ausgedehnten Dachstein-Plattform im Süden in Verbindung standen. Das Fehlen einer deutlichen, durch einheitliche Strömungsverhältnisse bedingten, horizontalen Zonierung der Fazies-Einheiten im Riffstadium der Entwicklung zeigt aber, daß die Ausbildung der Adnet-Riffstruktur sehr viel stärker durch die schützende Nähe der Dachstein-Plattform beeinflusst wurde als diejenige der Rötelwand.

Die fazielle Gliederung der beiden Riffstrukturen läßt im Reifestadium ihrer Entwicklung 5 sich lateral miteinander verzahnende Fazies-Einheiten erkennen, die im Rötelwand-Riffkomplex eine deutliche Zonierung, im Adnet-Riffkomplex dagegen eine zwar ebenfalls gesetzmäßig angeordnete, aber eher fleckenhafte Verteilung aufweisen. Jede Fazies-Einheit entspricht einem Ablagerungsraum, welcher durch bestimmte mikrofazielle, biologische und sedimentologische Merkmale typisiert ist. Die übergeordnete Fazies-Einheiten können aufgrund des Vorherrschens einzelner Organismen und Sedimenttypen noch weiter differenziert werden, so daß sich insgesamt 15 Mikrofazies-Typen (MF-Typen) ergeben. Während die Gültigkeit der Fazies-Einheiten über einen regional und zeitlich gesteckten Rahmen hinaus geht und an keine Riffstruktur gebunden ist, nimmt ihre Untergliederung in Mikrofazies-Typen ausschließlich Bezug auf die beiden untersuchten Riffgebiete.

1. Die Biolithit-Fazies des zentralen Riffareales ist auf den Bereich der Riffknospen mit organisch gewachsenem Riffgerüst beschränkt. Dieses ist durch in-situ stehende Riffgerüstbildner und eine starke biogene Anlagerung gekennzeichnet.

2. Die onkoidische Riffdetritus-Fazies (Onkoid-Fazies) dringt mit parautochthonem Riffschutt zwischen den Riffknospen in den zentralen Riffbereich vor. Ihr Hauptbildungsraum liegt aber in exponierter Lage am oberen Riffhang in unmittelbarer Nähe zur Biolithit-Fazies. Im Röteland-Riff ist sie auf die Süd-Seite des Riffes beschränkt und zeigt damit seine Luv-Seite und die isolierte Position der Riffstruktur an. Im Adnet-Riff sind die Riffknospen allseitig von der Onkoid-Fazies umgeben. Die Sedimente dieser Fazies entstehen unter hochenergetischen, flachmarinen Bedingungen.
3. Die Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies entwickelt sich im Röteland-Riff im Süden aus der Onkoid-Fazies und leitet in die Kössener Beckenfazies über. Im Adnet-Riffkomplex nimmt sie ein ausgedehntes Areal ein und stellt vermutlich das Fundament dar, auf welchem sich die Riffknospen entwickelten. Im Süden verzahnt sie sich mit den Onkoidkalken als zeitgleicher Ausbildung zur Biolithit-Fazies. Die Ablagerungen können mit ähnlichen, im subtidalen Bereich entstandenen Sedimenten der riffernen Dachsteinkalk-Fazies verglichen werden.
4. Die Detritus-Schlamm-Fazies kennzeichnet den strömungsgeschützten Riffhang in unmittelbarer Nachbarschaft zur Biolithit-Fazies und verzahnt sich im Röteland-Riff allseitig mit der Kössener Beckenfazies. Im Adnet-Riff besitzt die Fazies nur fleckenhafte Verbreitung im Norden des Gebietes.
5. Die Kössener Becken-Fazies weist eine Fülle verschiedener Faziestypen auf, deren Ausbildung und Verteilung in Bezug steht zum Relief des Meeresbodens. In nahezu allen Sedimenten (eine Ausnahme bilden die Ooidkalken) überwiegt der Anteil an Kalkschlamm. Die Fazies umgibt das Röteland-Riff allseitig

und verzahnt sich im N und E mit dem Adnet-Riffkomplex.

Das zentrale Riffgebiet des Röteland-Riffes bildet ein weites Areal mit lockerem, aber gesetzmäßig angeordnetem Bestand von Riffbildnern. Es können nur wenige Riffknospen, von einander getrennt durch Riffschuttareale, unterschieden werden. Innerhalb der Riffknospen sind Teilbereiche durch das Vorherrschen bestimmter Assoziationen von Riffgerüstbildnern charakterisiert.

Im Adnet-Riffkomplex setzt sich das zentrale Riffareal aus zahlreichen Riffknospen zusammen, deren jede eine eigene Interngliederung erkennen läßt. Im Zentrum der Struktur stehen sie derartig dicht nebeneinander, daß der reine Riffschutt zwischen ihnen vollständig fehlen kann.

Korallen, Kalkschwämme (überwiegend Spinctorozoen), Hydrozoen (Disjectoporen und Spongiomorphiden), Tabulozoen und Kalkalgen sind mit rund 60 Arten, darunter zahlreichen neuen Formen, an der Konstruktion des Riffgerüsts beteiligt. Während das Adnet-Riff als echtes Korallen-Riff bezeichnet werden kann, in welchem eine Art, die großkelchige Varietät von *Thecosmilia clathrata* EMMRICH, dominiert und alle anderen Riffbildner nur eine sekundäre Rolle spielen, besitzen im Röteland-Riff Korallen und Spinctorozoen nahezu die gleiche Bedeutung bei der Besiedlung des zentralen Riffareales. Die Diversität der Rifforganismen des Röteland-Riffes übertrifft deutlich diejenige des Adnet-Riffes.

Im Röteland-Riff überwiegen heterotypische Organismengemeinschaften. Im Adnet-Riff sind dagegen in allen größeren, stets polymikten Riffknospen auffallend häufig auch homotypische Riffgemeinschaften an ihrem Aufbau beteiligt.

Fassen wir die wichtigsten Riff-Assoziationen in beiden Riffgebieten zusammen, so lassen sich insgesamt 9 Vergesellschaftungen unterscheiden. Jede von ihnen ist charakterisiert:

1. durch die Assoziation der Riffgerüstbildner,
2. durch ihren Sekundärbewuchs von Epi- und Endobionten,

3. durch eine signifikante Foraminiferen-Assoziation, und
4. durch einen speziellen Sedimenttyp (MF-Typ I/A bis D) als Füllsediment in den Zwischenräumen des Riffgerüsts.

Die Anordnung der Riffknospen im zentralen Riffareal und ihre Interzonierung werden durch ökologische Faktoren gesteuert. Der Grad der Wasserenergie nimmt deutlichen Einfluß auf die Verteilung der Rifforganismen und des Sedimentes.

Das gesetzmäßige Auftreten der Rifforganismen in bestimmten Arealen des Riffbereiches gibt Hinweise auf die physiologisch-ökologischen Anforderungen, welche die Organismen an ihren Lebensraum und an die Mitglieder ihrer Assoziationen stellen.

Als sehr brauchbar haben sich die vagilbenthonischen Foraminiferen nicht nur zur Typisierung der übergeordneten Fazies-Einheiten (d.h. Ablagerungsbereiche), sondern auch als begleitende Fauna einzelner Riff-Assoziationen erwiesen. Ihre quantitative Verteilung zeigt, daß diese in stärkerem Maße von der Sedimentverteilung als von der Art der Riff-Assoziationen abhängig ist.

#### S U M M A R Y

The Upper Triassic reef structures of Adnet and the Rötelswand in Hallein near Salzburg/Austria developed as patch reefs in a lagoonal or basinal position within a projected area north of an extended platform with shallow water carbonate facies.

The Rötelswand reef lies completely isolated within the Kössen Basin, which is attached at the north end to the Dachstein platform, and which resulted from the continuous subsidence of a tidal flat area with Hauptdolomit-Plattenkalk sedimentation in the north. It is surrounded by Kössen Basin sediments.

The Rötelswand reef structures developed out of the Kössen Basin in several distinct stages. First of all, the development was controlled by an interplay of water energy and sedimentation. It started in a deeper water stage with first pure mechanical, then bio-mechanical sediment accumulation and the forma-

tion of a carbonate mud mound (Mud mound Stage). This was followed by a shallow water stage with the formation of thick lumachell banks which were the basis for the growth of a real, ecologically defined reef (Reef Stage). By local accumulation of sediments the reef structure grew continually out of the zones of weaker currents at the base of the basin into a zone of increasing water agitation, until a real reef frame could develop in a turbulent area. See figs. 43-44.

A comparable development out of the Kössen Basin is not observed in the Adnet reef complex. The underlying beds are exposed only at the edge of the reef structure. The divergent formation and spatial distribution of the sediment types in the basal and upper reef stages, and the difference in the construction of the reef frame lead to the conclusion that the Adnet reef complex developed on a platform of Dachstein facies (algal-foraminiferal-detritus-facies) Towards the north and east the shallow water sediments interfinger with the deeper water Kössen basin sediments, in which a detrital transition facies is developed (MF-type III/c)). Due to tectonical isolation of the exposed Upper Triassic rock, it is possible to determine whether the shallow water sediments of the socle, which underlie and interfinger laterally with the reef complex, were connected with the extended Dachstein platform in the south. The lack of evident horizontal zonation of the facies units indicates a much stronger influence by the Dachstein platform for the Adnet reef than the Rötelswand reef.

The facial patterns of the two reef structures consist of five units, which laterally interfinger in the mature stage of the reef development. The Rötelswand reef complex shows a distinct zonation of facies units, while those of the Adnet reef-complex possess a regularly ordered, but more patchy distribution. Each facies unit corresponds with a special deposition area and is characterized by specific biological and sedimentological characteristics. The superordinate facies units can be further differentiated by the predominance of single organisms and sediment types, so that a total of 15 microfacies-types (MF-types) has been established. While the facies units are not restricted to any particular reef structure in time and space, the division into microfacies types refers exclusively to the two examined reef areas.

1. The biolithite facies of the central

reef area refers only to the areas of patch reefs with an organically grown reef frame. This framework is characterized by abundant frame-building organisms in situ and by distinct biological deposition patterns.

2. The oncolitic reef detritus facies (oncolitic facies) is found with parautochthonous reef debris between the reef patches in the central reef area. Its main deposition area lies exposed, however, at the fore-reef slope in the immediate proximity of the biolithite facies. The facies is limited to the south side of the Röteland reef and indicates the luvward reef slope and the isolated position of the reef structure. In Adnet the patch reefs are completely surrounded by the oncolitic facies. The sediments of both, the biolithite and the oncolitic facies are formed under high-energetic, shallow marine conditions.
3. The algal-foraminiferal-detritus facies interfingers with the oncolitic facies on the southern side of the Röteland reef complex and grades into the Kössen Basin facies. In the Adnet reef complex it occupies an extended area and perhaps forms the basement for the development of the patch reefs. It interfingers in the south with oncolitic sediments and with the biolithite facies. The sediments may be compared to similar subtidal sediments of the far back-reef facies of the Dachstein formation.
4. The detritus mud facies characterizes the protected reef slope directly adjacent to the biolithite facies of the Röteland reef complex and interfingers on the distal reef slope with the Kössen Basin facies surrounding the reef structure. Restricted to the northern part of the Adnet reef area the facies show only a patchy distribution.
5. The Kössen Basin facies consists of different facies units. Their formation and distribution depend on the topography of the sea bottom. The predominant matrix of nearly all sediments is calcareous mud, indicating a low-energy en-

vironment. The facies completely surrounds the Röteland reef and interfingers in the north and south with the Adnet reef complex.

The central reef area of the Röteland reef forms a wide area with a loosely but regularly arranged number of reef building organisms. Only few reef patches with interstitial reef debris may be distinguished. Certain areas within the reef patches are characterized by the predominance of specific associations of reef-frame building organisms.

The central reef area of the Adnet reef complex is composed of numerous reef patches, each of them shows its own typical internal construction. In the center of the structure the patches form a very dense vertical framework, therefore "reef debris" may be completely absent.

About 60 species of corals, calcisponges (mainly sphinctozoans), hydrozoans (Disjectoporidae and Spongiomorphidae), tabulozoans and calcareous algae, including many new forms, compose the framework of the patches. While the Adnet reef may be considered as a real coral reef, in which one type, the large variety of *Thecosmilia clathrata* EMMRICH, dominates and the other species are of subordinate importance, corals and calcisponges are equally represented in the colonization of the central reef area of the Röteland reef. Moreover, the diversity of reef organisms in the Röteland reef is much greater than that of the Adnet reef.

Heterotypic reef communities are predominant in the Röteland reef, while, on the other hand, homotypic reef communities are conspicuously numerous in all larger polymict patches of the Adnet reef.

Nine typical reef communities can be distinguished. Each of them is characterized by:

- the assoziation of frame-building organisms;
- their assoziated epi- and endobionts;
- a significant foraminiferal assemblage;
- a special type of interstitial sediment (MF-type I/A to I/D) within the cavities of the reef framework.

Water energy is one of the most important ecological factors controlling the distributional patterns of the reef patches their configuration and the internal zonation of the organisms.

The regular distribution patterns of the organisms reflect the environmental conditions being necessary for the reef-building organisms and their accompanying fauna and flora.

The vagile-benthonic foraminifera are of great

interest for the differentiation of the subordinate facies units (that is, depositional areas) and for the characterization of single reef communities. Their quantitative distribution seems to be more dependent on the special sediment than on the reef-assoziations.

## 1 EINLEITUNG - INTRODUCTION

Aims of the investigations (1.1) are the study of the facies development and the ecological zonation of two Upper Triassic patch reef structures of the Northern Calcareous Alps near Hallein/Salzburg. The study of the reef structures is concerned with the analysis of their developmental conditions, with their differentiation into distinct facies units, with the study of the reef framework and the distribution of the frame-building organisms, the description of the most important reef communities and their associated epifauna and -flora as well as with the interpretation of the ecological conditions of the reef biotops, occupied by specific communities. The differences of both reef structures partly are due to different palaeogeographic situations.

Location (1.2). The Adnet reef-complex, situated east of the village Adnet near Hallein, is very well exposed in some old quarries. The Rötelswand reef-complex is situated near the end of the Mörtelbach valley east of Gaissau/Hallein. The distance between both patch-reef structures is 15 km. The quarries of Adnet enable the study of the biological construction of different small patch-reefs. The Rötelswand reef gives informations concerning the facies development of patch reef structures within a deeper water sedimentary environment.

Stratigraphy (1.3). The discussion on the stratigraphic discussion of the uppermost part of the alpine Upper Triassic and the stratigraphic integration of the Kössen beds and the "Oberrhät-Riffkalke" is still going on. WIEDMANN (1972 and 1974) and TOLLMANN (1972 and 1976) want to keep the "Rhaetian" stage because of its priority, enclosing the "*suessi*" - and "*marshi*"- zone. In opposition to that FABRICIUS (1974) and KRYSZYN (1974) prefer the name "Upper Norian" (Sevat), which has been laid down in the region of the basinal Hall-

statt facies. They use the term "Rhaetian" in order to characterize the marly facies belonging to the uppermost Triassic. Studies of the conodont and holothurian fauna of the uppermost Triassic (MOSTLER, 1972 a,b,c) have shown, that the fauna of the "Rhaetian" seems to be identical with that of the Upper Norian stage. This results agree with own investigations on the holothurian fauna of both reef structures (see chapter 6.3.3).

Reef definition (1.4) In connection with geological and biological investigations of recent and fossil reefs the phenomenon of reef structures has been discussed by a lot of geologists during the last century. Explanations and terms of classifications have been given by DARWIN (1876), CUMINGS (1932), LOWENSTAM (1950), CLOUD (1952), NELSON et al. (1962), VOGEL (1963), HECKEL (1974) and RIDING (1977). Whereas the interpretations of most of these authors deal with reefs being a geological structure, SCHUMACHER (1976) discussed its biological-ecological aspect. Regarding both aspects we can define the term "reef" as an autochthonous and wave resistant geological structure, which is built by the life activity of in situ organisms (construction of framework or accumulation of carbonate sediment). This carbonate buildup differs facially and topographically from the surrounding deposits. Being an ecologi fabric the reef building organisms are related to each other and form communities of different complexity. Furthermore they possess the capability to construct biotops for a specific secondary fauna and flora.

## 1.1 THEMENSTELLUNG

Innerhalb eines am Paläontologischen Instituts der Universität Erlangen durchgeführten DFG-Projektes (Fl 42/25-27) werden Flachwasserkarbonate des nordalpinen Mesozoikums untersucht. Ziel des Projektes ist die fazielle und palökologische Gliederung ausgewählter obertriadischer und oberjurasischer Riffgebiete, die Darstellung ihrer Bildungsmechanismen und ihre Einpassung in ein übergeordnetes Ablagerungsschema.

Nachdem sich schon sehr früh Paläontologen (z.B. WINKLER, REUSS, FRECH, PIA u.a.) zunächst mit der faunistischen und floristischen Bestandsaufnahme der Rifforganismen in der alpinen Obertrias und später auch mit der Ökologie einzelner Riffgebiete (z.B. SIEBER 1937, Rötelwand) beschäftigt hatten, erwachte das Interesse an den obertriadischen Riffen erneut in den fünfziger Jahren mit der zunächst überwiegend sedimentologisch-faziellen Bearbeitung der Steinplatte bei Waidring/Tirol (OHLEN, 1959 unter der Initiative von A.G. FISCHER). Es folgten die mehr faziell-palökologisch orientierten Untersuchungen von FLÜGEL & FLÜGEL-KAHLER (1963) und ZANKL (1969) an der Sauwand bei Gußwerk bzw. am Hohen Göll bei Berchtesgaden, und die Beschreibung der Fauna und Flora des Gosaukamm-Riffes (FLÜGEL 1960, ZAPFE 1962). Weitere Arbeiten erschienen von LOBITZER (1974) über die Obertrias des Hochschwab-Gebietes und von PILLER (1976) über die gebankten Dachsteinkalke des Toten Gebirges. Diese Untersuchungen sind für das fazielle und paläogeographische Verständnis der untersuchten Riffgebiete von großer Bedeutung.

Erstmals von HOHENEGGER & LOBITZER (1971), dann auch von HOHENEGGER & PILLER (1975 b), wurden unter Zuhilfenahme einer ausgewählten Organismengruppe, der Foraminiferen, obertriadische karbonatische Flachwassergebiete faziell untergliedert und ökologisch typisiert.

Basierend auf diesem Kenntnisstand ist das Thema eines Teilprojektes die detaillierte mikrofazielle und palökologische

Untersuchung von mehreren, in ihrer Ausdehnung eng begrenzten obertriadischen Riffkomplexen südlich von Salzburg. Während von Herrn Baba Senowbari-Daryan die Riffe südlich der Ortschaft Hintersee bearbeitet wurden, galten die eigenen Untersuchungen den Oberrhät-Riffen bei Adnet und der Rötelwand (Gaissau). Die Arbeitsgebiete des Feichtensteines bei Hintersee und der Rötelwand stoßen mit ihren Grenzen aneinander.

Die Untersuchungen an den beiden Riffstrukturen umfassen die Analyse ihrer Bildungsbedingungen, ihre Entwicklung und Gliederung in faziell unterscheidbare Ablagerungsräume, den Aufbau des Riffgerüsts mit seiner gesetzmäßigen Anordnung der gerüstbauenden Organismen, die Darstellung der wichtigsten Vergesellschaftungen unter den Riffgerüstbildnern und der sie begleitenden Epifauna und -flora und nicht zuletzt auch die Analyse ihrer ökologischen Anforderungen und Anpassungen an den Lebensraum, in welchem die Rifforganismen auftreten. Die aus diesen Teilbeobachtungen hervorgegangene Synthese soll an zwei ausgewählten Beispielen die Gesetzmäßigkeiten im Aufbau alpiner obertriadischer Fleckenriffe (patch reefs) deutlich machen.

## 1.2 LAGE DES ARBEITSGEBIETES

Das Arbeitsgebiet liegt östlich der Salzach zwischen den Städten Salzburg und Hallein in der Nachbarschaft der kleinen Ortschaften Adnet bei Hallein und Gaissau im Mörtelebachtal (Abb.1).

Östlich von Adnet, bekannt wegen seiner Steinbruchbetriebe, werden seit altersher im "Kirchholz" "Adneter Marmore" als Dekorationssteine abgebaut. Hierunter werden einerseits die Jura-Knollenkalke mit ihren zahlreichen Varietäten, wie z.B. "Schnölmarmor" oder "Adneter Scheck" (vgl. KIESLINGER, 1964) verstanden, zum anderen aber auch die obertriadischen Riffkalke (Oberrhät-Riffkalke) in ihrem Liegenden mit einer ihrer berühmtesten Ausbildungen, dem "Adneter Tropfmarmor". Noch heute wird in Adnet erzählt, wie die riesigen Gesteinsplatten un-



ter Verwendung von Stahlseilen aus dem Fels gesägt und von Pferden den Hang hinabgezogen wurden. Durch das Sägen des Gesteins entstanden die ebenen Steinbruchsohlen und glatten Steinbruchwände, die im Tropfbruch einen großartigen Einblick in den Aufbau und das Wachstum eines fossilen Korallen-Riffes geben (Taf.1/2-3).

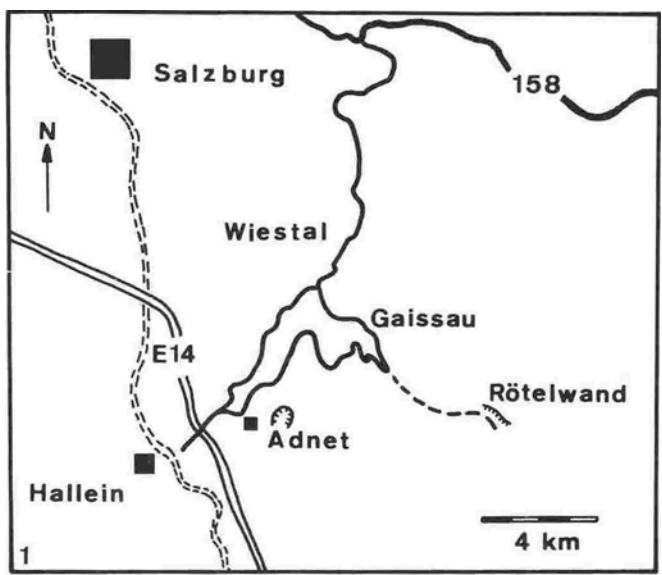


Abb. 1. Geographische Lage des Arbeitsgebietes zwischen Salzburg und Hallein östlich der Salzach. Steinbrüche bei Adnet und Gebiet der Rötelwand bei Gaissau im Talschluß des Mörstelbachtals.

Geographic setting of the studied area between Salzburg and Hallein east of the river Salzach. Quarries near Adnet and the area of the Rötelwand at the end of the Mörstelbach valley.

Nachdem insbesondere die Brüche mit Oberrhät-Riffkalken nahezu vollständig ausgeräumt worden waren und über längere Zeit stillgelegen hatten, begann in den letzten beiden Jahren erneut ein intensiver Abbau. Infolge der starken Klüftung findet das Gestein nur noch als Schotter und Mörtelbeimengung Verwendung und wird daher durch Sprengung gewonnen. So muß auch dieses Naturdenkmal wirtschaftlicher Zweckmäßigkeit weichen, und es ist nur noch eine Frage der Zeit, bis die Steinbrüche gänzlich zerstört und alles Gestein abgetragen sein wird. Als Einziges wird der "Adneter Tropfmarmor" als naturhistorisches und zugleich historisches Zeugnis erhalten bleiben.

Das zweite Arbeitsgebiet, an der Rötel-

wand bei der Ortschaft Gaissau im Talschluß des Mörstelbachtals gelegen, trägt unterschiedlich dichten Waldbestand und wird nur forstwirtschaftlich genutzt. Beherrscht wird das Gebiet von einer N-S streichenden, 80 bis 100 m hohen, im oberen Abschnitt senkrechten Steilwand, der Rötel- oder Lasserwand (Taf. 1/1).

Beide Aufschlußgebiete sind nur mäßig tektonisch beeinflusst und in einzelne Bruchschollen zerlegt. Während das Gebiet der Rötelwand mit seiner Umgebung, abgesehen von kleineren Brüchen, in ungestörtem Kontakt steht und eine kontinuierliche stratigraphische Abfolge vom Nor bis in den Oberen Jura aufgeschlossen ist, stellt das "Kirchholz" mit Obertrias- und Liasgesteinen einen Horst dar, der allseitig tektonisch begrenzt und von Malm-Kalken (Oberalmer Schichten) und quartären Bildungen umgeben ist.

Das gesamte Gebiet gehört zum W-Abschnitt der Osterhorngruppe als Untereinheit des Tirolikums, welches sich, beginnend mit dem Sonnwend-Gebirge im W bis zur Enns im E, über den gesamten mittleren Abschnitt der Nördlichen Kalkalpen erstreckt und im Bereich von Salzburg nahezu ihre gesamte Breite einnimmt (GWINNER 1971: 242/244-245). Das Riffmassiv des Hohen Gölls im S des Arbeitsgebietes ebenso wie das Tennengebirge mit seiner mächtigen Serie gebankter Dachsteinkalke werden als Teil einer ausgedehnten, reich untergliederten karbonatischen Flachwasserfazies gedeutet (ZANKL, 1971). Sie gehören ebenfalls dem Tirolikum an, so daß sich ein unmittelbarer genetischer Zusammenhang zwischen den ausgedehnten Dachsteinkalk-Massiven im S und den räumlich und zeitlich eng begrenzten Vorkommen von Oberrhät-Riffkalken im N herstellen läßt.

1.3 ZUR ALTERSFRAGE DER OBERRHÄT-RIFFKALKE

Diskussionen um die stratigraphische Untergliederung des obersten Abschnittes der alpinen Obertrias und somit die zeitliche Einordnung der Kössener Schichten und Oberrhät-Riffkalke haben bisher zu keiner ein-

heitlichen Ansicht geführt. Da die Typlokalitäten des Oberrhät und des Rhät in getrennten Faziesbereichen liegen, nämlich diejenige des Oberrhät mit *Rhabdoceras suessi* in der pelagischen Hallstätter Fazies und diejenige des Rhät mit *Choristoceras marshi* in der stark terrigen beeinflussten Kössener Fazies, stieß eine zeitliche Korrelation der beiden Stufen stets auf Schwierigkeiten. Hier haben die Funde von *Rhabdoceras suessi* im Typusprofil der Kössener Schichten (Weißenbach bei Kössen/Tirol) durch ULRICHS 1972 (KRYSTYN, 1974) zur Klärung beigetragen und die enge stratigraphische Beziehung zwischen den beiden Zonen des *Rhabdoceras suessi* und des *Choristoceras marshi* aufgezeigt, die eine Zusammenlegung beider Zonen notwendig macht.

WIEDMANN (1972 und 1974) und auch TOLLMANN (1972 und 1976) sprechen sich aus Prioritätsgründen für die Beibehaltung der rhätischen Stufe aus und möchten in ihr die *suessi*- und die *marshi*-Zone zusammenfassen. Dagegen geben FABRICIUS (1974) und KRYSZYN (1974) dem Namen Oberrhät (Sevat) den Vorzug in der Meinung, daß das Rhät nur eine vom Hallstätter Faziestyp abweichende Fazies des Oberrhät darstelle, zumal die heteromorphen Ammoniten der obersten Trias eine starke Faziesabhängigkeit zeigen (vergl. auch WIEDMANN 1974). Gleichzeitig möchten sie an dem Begriff "Rhät" zur Kennzeichnung der Mergel-Fazies in der obersten Trias festhalten. Das Rhät würde danach die tonreichen Sedimente des Kössener Beckens und auch der Zlambachschichten umfassen.

Zunehmende Bedeutung erlangen auch die Conodonten und Echinodermen für die Stratigraphie der alpinen Obertrias. Nach Ansicht von KOZUR (1972) liegt an der Grenze zwischen Oberrhät und Rhät (Rhät als Zone des *Choristoceras marshi*) einer der deutlichsten Faunen- und Florensnitte seit dem Devon vor. MOSTLER (1972 a) bestätigt diese Ansicht. Er zeigt auf, daß speziell im Oberrhät explosionsartig eine Vielfalt neuer, differenzierter Formen unter den Echinodermen auftritt, welche ebenso rasch an der Grenze Oberrhät/Rhät bis auf wenige Formen wieder verschwindet. Nach mündlicher Mitteilung von Herrn MOSTLER enthalten die Oberrhät-

Riffkalke und Kössener Schichten im Raume Adnet und Gaissau eine oberrhätische Conodonten- und Echinodermenfauna. Die tonschieferreichen Kössener Schichten im Mörtelbachtal westlich der Ortschaft Gaissau sollen sogar noch ältere (norische) Faunen enthalten. Die durch Auflösung von Riffkalcken gewonnenen Holothurien- und Ophiuren-Assoziationen (vergl. Kap. 6.3.3) mit typischen Formen wie *Biacumina inconstans*, *Calclammella* sp., *Calclammella rariperforata* und Haubenstacheln von Ophiuren entsprechen der von MOSTLER (1972 c, auch 1972 a und 1972 b) für das Oberrhät (Sevat) aufgestellten Assemblage-Zone.

Da einerseits die Fauna und Flora der Oberrhät-Riffkalke eine enge Beziehung zu derjenigen der norischen Dachstein-Riffkalke, in Einzelfällen sogar zu derjenigen der alpinen Mitteltrias zeigt, andererseits aber Hinweise auf liassische Formen fehlen, erscheint es ungerechtfertigt, die Oberrhät-Riffkalke in ein jüngeres stratigraphisches Niveau zu stellen als die Dachstein-Riffkalke des Oberrhät.

Damit erweist sich der Name "Oberrhät-Riffkalke" für die Benennung der untersuchten Riffstrukturen als äußerst ungeeignet, da die Existenz einer rhätischen Zone in Zweifel gezogen und diejenige einer oberrhätischen Subzone verneint wird. Ein Vorschlag für die Benennung der obertriadischen Fleckenriffe in Becken- bzw. Lagunenposition wäre der Name "Rhät-Riffkalke". Im Sinne WIEDMANN's (1974) zeigt er die stratigraphische Stellung der Riffe in der obersten Stufe der alpinen Trias an. Im Sinne von FABRICIUS (1974) und KRYSZYN (1974) kennzeichnet er die Entstehung der Riffe im Einflußbereich des Kössener Beckens. Die Bezeichnung wäre somit unabhängig von der stratigraphischen Einordnung der Riffstrukturen in die Schichtfolge der alpinen Obertrias.

#### 1.4 "RIFF"-DEFINITION

Die Beschäftigung mit Riffen geht bereits in das 19. Jahrhundert zurück. Hier waren es vor allem DARWIN (1876) und J. WALTHER (1888),

welche sich auf Forschungsreisen mit dem Aufbau und den strukturellen Gesetzmäßigkeiten rezenter und subrezenter Korallenriffe auseinandersetzen. Seitdem waren rezente und in zunehmendem Maße auch fossile Riffe immer wieder Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen. Während sich die Rezent-Biologen mit der faunistischen Zusammensetzung und der Ökologie der Riffe befaßten, stand für die Geologen und wohl auch Paläontologen zunächst der strukturelle Aufbau speziell fossiler Riffe im Vordergrund des Interesses.

Mit der Ausdehnung der geologisch-paläontologischen Untersuchungen einerseits auf verwandte, organogen-sedimentäre Strukturen verschiedenster Art und andererseits auf die rezenten Flachwasser-Karbonatgebiete durch Einbeziehung des aktualistischen Gedankens wurde die Bedeutung des Begriffes "Riff" immer vielgestaltiger und unpräziser.

Diese allgemeine Unsicherheit zum Anlaß nehmend, stellten NELSON et al. (1962) auf einem Symposium der amerikanischen Erdölgeologen über die Klassifikation der Karbonatgesteine die Begriffe "Riff", "Bioherm" und "Biostrom" erneut zur Diskussion. Sie gaben eine Zusammenstellung derjenigen Autoren, welche sich bislang mit der Definition der Begriffe auseinandergesetzt hatten (vor allem CUMINGS 1932, LOWENSTAM 1950, CLOUD 1952 u.a.), und schlugen eine eigene Klassifikation vor, in welcher die wichtigsten Gedanken der vorhergehenden Definitionen verarbeitet wurden.

Die Klassifikation von NELSON et al. (1962) beschränkt sich ausschließlich auf in situ-Anreicherungen Skelett-tragender Organismen. Ein Riff wird definiert als: "a skeletal limestone deposit formed by organisms possessing the ecologic potential to erect a rigid, wave-resistant, topographic structure". Demgegenüber wird eine Bank (vergleichbar mit "Rasen" bei VOGEL 1963) verstanden als: "a skeletal limestone deposit formed by organisms which do not have the ecologic potential to erect a rigid, wave-resistant structure". Die Ausdrücke "Bioherm" und "Biostrom" werden im Gegensatz zu CUMINGS (1932), welcher sie zur Unterscheidung

der Genese und Morphologie riffoider Strukturen heranzog, von NELSON et al. nur noch als rein beschreibende Begriffe des äußeren Umrisses der Strukturen benutzt.

HECKEL (1974) schlägt als Bezeichnung für alle organogen-sedimentären Strukturen den neutralen Begriff "buildup" vor, welcher sich auf alle in situ entstandenen, vom umgebenden Sediment unterschiedenen und ihm im Wachstum vorausseilenden Sedimentgebilde bezieht, die aus Organismen aufgebaut werden. Der Begriff "buildup" umfaßt sowohl echte Korallenriffe als auch Schlammhügel (mud mounds), Crinoidenrasen (bafflestones) und sogar Algenmatten (vergl. den Begriff "IOD" bei RIDING, 1977). Als Übersetzung wird von FLÜGEL (1978:417) der Ausdruck "Hügelstruktur" eingeführt.

Alle Autoren heben als wichtigstes Kriterium eines Riffes i.A. die Bedeutung des "ecologic potential" der Organismen hervor, ihre Fähigkeit, durch eigene Tätigkeit ein festes, wellen-resistentes Gerüst aufzubauen. Der äußere Umriß, bzw. die Tatsache, ob die Struktur hügelförmig andersartige Sedimente überragt (Bioherm) oder schichtig anderen Sedimenten zwischengelagert ist, wird als sekundäres Kriterium als Adjektiv dem Hauptbegriff Riff oder Bank hinzugefügt.

Folgende, überwiegend vom biologisch-ökologischen Aspekt bestimmte Riffdefinition gibt SCHUHMACHER (1976:12): "Ein Riff ist eine maßgeblich von lebenden Organismen aufgebaute, meist bankförmige Struktur, die vom Meeresboden bis zur Wasseroberfläche reicht und so groß ist, daß sie erheblich die physikalischen und damit die ökologischen Eigenheiten ihrer Umgebung beeinflusst. Ihre Konsistenz ist hinreichend fest, den anbrandenden Wasserkräften zu widerstehen und damit einen vieljährigen, charakteristisch gegliederten Raum für spezifisch angepasste Bewohner zu bilden." Diese Definition bezieht sich überwiegend auf Korallenriffe.

Die folgenden Untersuchungen möchten zeigen, daß die beiden bearbeiteten Oberhät-Riffkomplexe der nördlichen Kalkalpen echte, mit rezenten Korallenriffen bedingt

vergleichbare Riffstrukturen darstellen. Im Sinne NELSON`s et al. (1962) sind sie als "scleractinian sponge biohermal reefs" zu bezeichnen. Im Vergleich hierzu müßten die den Kössener Schichten eingeschalteten Horizonte mit Thecosmilien-Rasen als "scleractinian biostromal reefs" bezeichnet werden. Ebenso erfüllen die beiden ober-rhätischen Riffe die Definition von SCHUMACHER (1976:12), wonach durch die Konstruktion des Riffgerüsts durch Organismen eine Vielzahl sich wechselseitig beeinflussender Lebensräume auf engstem Raum entsteht.

Um Definitionsschwierigkeiten aus dem Weg zu gehen, verzichtet RIDING (1977:209-213) auf den Ausdruck "Riff" und spricht stattdessen von "in-place organic deposits" (IOD`s). Die Qualität der autochthonen organischen Ablagerungen wird durch den prozentualen Anteil der Organismen, der Matrix und der Hohlräume im Gestein - eingetragen in ein Diagramm - ausgedrückt. Der Terminus IOD ist wesentlich weiter gefaßt als die alte "Riff"-Definition, doch hat sie den Vorzug, daß sie alle Übergänge zwischen möglichen organischen Riffstrukturen charakterisieren kann. Zusätzlich bestimmen Gestalt und Anordnung der Organismen das MOC-(Matrix-Organisms-Cavity) Verhältnis, so daß ein "solid", ein "frame", ein "dense" und ein "sparse in place organic deposit" unterschieden werden sollen. Die Trennung in "skeletal" und "non skeletal" außerdem diejenige in "simple" und "compound in place organic deposits" ermöglicht eine weitere Charakterisierung der einzelnen riffoiden Strukturen.

Die beiden Oberrhät-Riffkomplexe stellen Strukturen dar, welche nach RIDING (1977) als "compound frame in place organic deposits" bezeichnet werden können. Infolge der Heterogenität der Strukturen innerhalb der Ablagerungen, bedingt durch die Entwicklung verschiedener Faziestypen und durch die Organismenzonierung innerhalb des eigentlichen Riffgerüsts, würden für die verschiedenen Bereiche voneinander abweichende MOC-Diagramme entstehen.

Nachdem die Benennung der beiden Oberrhät-Riffkomplexe als echte Riffstrukturen im Sinne NELSON`s et al. (1962) und auch SCHUMACHER`s (1976) als Ausgangsbasis für die Untersuchungen zugrunde gelegt worden ist, stellt sich die Frage nach ihrer genetisch-morphologischen Typisierung. Da die Konstruktion des Riffgerüsts an erster Stelle durch die hochwüchsigen verzweigten Korallenkolonien zustande kommt, ist es zulässig, die beiden Riffe zumindest in ihrem oberen Abschnitt (vgl. Kap.4 und 12) mit Aufbau und Form rezenter Korallenriffe zu vergleichen.

Die rezenten Korallenriffe werden nach ihrer Entstehungsweise und ihrer äußeren Gestalt in 4 verschiedene Rifftypen unterschieden: 1) Saumriffe, 2) Barriereriffe, 3) Plattformriffe und 4) Atolle. Diese 4 Riffstrukturen können durch einen zusammenhängenden Riffgürtel entstehen, in welchem tote und lebende Rifforganismen ein geschlossenes Riffgerüst bilden. Meist ist der Riffgürtel jedoch in einzelne kleine, fleckenartige Riffchen (patch reefs) aufgelöst, deren Durchmesser wenige Meter bis zu mehreren Zehnern von Metern betragen. Nach SCHUMACHER (1976:72) werden diese Fleckenriffe - patch reefs - als Zwergform eines Plattformriffs angesehen, die zudem auch in den Lagunen von Atollen oder Barriereriffen wachsen können. Während die primäre Bindung an Landmassen bei Saum- und Barriereriffen ein einseitig gerichtetes Wachstum bedingt, können sich die isoliert auf dem Kontinentalschelf und im Ozean liegenden Plattformriffe frei in alle Richtungen ausdehnen. Meist tritt allerdings die Riffentwicklung an den Plattformrändern auf, da hier die optimalen Bedingungen für das Riffwachstum existieren; im Inneren der Plattform wird ihr Wachstum durch lokale physikalische Ökofaktoren gesteuert.

ZANKL (1971) vergleicht die Dachsteinkalkentwicklung der nördlichen Kalkalpen in der Obertrias mit Riffkalken im S und gebankten Flachwasserkarbonaten in N mit rezenten Karbonatplattformen (vgl. auch A.G.FISCHER 1964, PILLER 1976). Die Dachsteinriffe am S-Rand der Plattform setzen sich nach seiner

Vorstellung aus einzelnen kleineren Fleckenriffen (patch reefs) zusammen, die durch lokale Konzentrierung zur Bildung der Riffe des Hohen Gölls, des Gosaukammes, der Sauwand, des Hochschwabs u.a. führten. Demgegenüber sind die vereinzelt und weitaus kleineren Oberrhättriffe im obersten Abschnitt der alpinen Trias als isolierte, lagunäre Fleckenriffe im N der Karbonatplattform zu bezeichnen. Auch diese setzen sich, wie gezeigt wird, aus noch kleineren isolierten oder locker zusammenhängenden patch reefs zusammen, die

ich zur Unterscheidung im Folgenden als "Riffknospen" bezeichnen möchte (der Ausdruck wurde erstmalig von SIEBER 1937 benutzt). Die Riffknospen erreichen Durchmesser von 1 m bis maximal 20 m und Höhen von 1 m bis maximal 10 m. Sie sind monomikt oder polymikt aus koloniebildenden Organismen aufgebaut. Kleinster Baustein der Riffe stellt also die einzelne Kolonie, in seltenen Fällen (bei Einzelkorallen und vereinzelt Kalkschwämmen) das Individuum dar (vgl. Kap. 8.3).

## 2 GROSSRÄUMIGE PALÄOGEOGRAPHISCHE GLIEDERUNG DES ABLAGERUNGSRAUMES - PALEOGEOGRAPHY

According to the facies model given by ZANKL (1971) the Norian/Rhaetian deposits of the northern alpine region of Salzburg represent shallow water environments. Following the Carnian regression an extended platform with shallow-water carbonate sedimentation was formed during the Norian transgression. This platform with reef growth at its southern margin and with shallow water deposition in the North (Dachstein facies in general) persisted in the South during the whole Norian and Rhaetian time. In the northern part of the platform the Norian tidal flat area (deposition of the intertidal Hauptdolomit) and later on the Kössen basin with deeper water sedimentation developed. Smaller patch reefs both could flourish on the northern Dachstein platform ramp as well as on shoals within the Kössen basin. Destruction of the Dachstein platform and subsidence of the blocks at the beginning of the Jurassic transgression caused an irregular bottom relief, which resulted in the deposition of dominantly pelagic sediments of different facies types.

Bezugnehmend auf die Modellvorstellung von ZANKL (1971) über die großräumige paläogeographische Entwicklung des nordalpinen Sedimentationsraumes zur Zeit der Obertrias werden die Ablagerungen des Nors und Rhäts einer ausgedehnten, faziell reich untergliederten Karbonatplattform zugeordnet.

Im Anschluß an die karnische Regressionsphase bildete sich mit einsetzender Transgression zu Beginn des Nors eine weitläufige Plattform mit karbonatischer Flachwasserseimentation aus. Diese Karbonatplattform war N-S orientiert und wies eine Zonierung in unterschiedliche Faziesräume auf. Ihr im S vorgelagert befand sich das Hallstätter Becken mit pelagischer Faziesentwicklung, welche ebenfalls in kanalartigen Rinnen innerhalb der Plattform zu finden ist. Der S-Rand der Plattform fiel flach zum Becken hin ab, an der Plattformrampe kam es zum Wachstum teilweise ausgedehnter Riffe. Diese entstanden nach ZANKL (1971:157) durch die lokale Konzentrierung zahlreicher kleinerer Fleckenriffe. Sie führte zur Ausbildung der Riffstöcke des Hohen Gölls, des Gosaukammes, der Sauwand und anderer mehr. WILSON (1975:360, 362-363) sieht die Plattform mit randlich aufsitzenden Dachsteinriffen als Beispiel für "Knoll Reef Ramps" in Schelfrandposition an.

Nach N zu schloß sich an die Riffgürtel der Ablagerungsraum weiterer Flachwasserkarbonate an. Unmittelbar nördlich der Riffe folgten die Rückriffsedimente, in Kompen-

ten und Gefüge noch stark durch die Dachsteinriffe beeinflusst. Sie verzahnen sich mit einem Gürtel gebankter Dachsteinkalke, z.T. in Loferer Fazies, die in vieler Hinsicht Ähnlichkeiten mit den Sedimenttypen der rezenten Bahama-Bank aufweisen (vgl. PILLER 1976). Der nördlichst gelegene Teil der Plattform wird von den Gezeitensedimenten des Hauptdolomites eingenommen.

Im obersten Abschnitt der Trias veränderte sich das Sedimentationsgeschehen (vgl. ZANKL 1971:151). Während das Wachstum der Dachsteinriffe am S-Rand der Plattform überwiegend anhielt, senkte sich mit Einsetzen des Plattenkalkniveaus im Bereich der Hauptdolomit-Lagunen und-Wattengebiete der Sedimentationsraum kontinuierlich ab. In derart entstandenen Becken lagerten sich die Tonschiefer/Kalk-Wechselfolgen der Kössener Schichten ab, zum Teil erheblich durch das im Norden liegende Festland beeinflusst. Die Untergliederung in relative Becken- und Schwellenregionen bedingte die Ausbildung der Oberrhättriffe, als Fleckenriffe in geschützter Lagunensituation hinter dem ausgedehnten, im S befindlichen Gürtel der Dachsteinriffe gelegen. Isolierte, allseitig von Kössener Schichten umgebene Fleckenriffe wie das Rötelwandriff sind von solchen zu unterscheiden, die wie das Adnet-Riff wahrscheinlich dem äußersten N-Rand der Karbonatplattform aufsaßen.

Mit Beginn des Juras wurde die Dachsteinplattform in einzelne Schollen zerlegt (Ausbildung und Füllung von Spalten im Dachsteinkalk mit jurassischen Sedimenten verschiedenen Alters) und abgesenkt. Das unregelmäßige Relief führte zur Ablagerung überwiegend pelagischer Sedimente unterschiedlichster Faziesausbildung.

3 LITHOLOGISCHE ENTWICKLUNG DES ABLAGERUNGSRAMES IM BEREICH DER RÖTELWAND - LITHOLOGICAL DEVELOPMENT OF THE RÖTELWAND AREA

### 3 LITHOLOGISCHE ENTWICKLUNG DES ABLAGERUNGSRAMES IM BEREICH DER RÖTELWAND - LITHOLOGICAL DEVELOPMENT OF THE RÖTELWAND AREA

The sedimentary basement of the Rötelwand reef structure is formed by the Norian Hauptdolomit, Plattenkalk and by the Lower Kössen beds. These formations are well exposed in the Mörtelbachvalley below the Rötelwand. The sediments of the Hauptdolomit have been interpreted as deposits of an extended tidal flat environment, which interfingers with the shallow subtidal deposits of the Dachstein platform (bedded Dachstein limestones) in the south. We can distinguish several inter- to shallow subtidal sedimentary types: dolomites with algal laminites (PLF-, LLH-C- and LLS-S-textures); mm-rhythmites; intraclast-bearing mudstones; fine-grained aphanites with irregular birdseyes structures (LF-B-I-textures) and bioturbation; interbedded dark bituminous limestones and dolomites with irregular bedding planes.

Subsidence of the intertidal environment resulted in the sedimentation of the Plattenkalk and later

on of the deeper-water deposition of the Lower Kössen sediments. Already the lowest Kössen beds indicate the existence of a relief (limestone facies and marly-shale facies). Water currents may have been responsible for the mechanical accumulation of pelecypods and ooids forming banks within the limestone facies. During a further stage these sporadic hardgrounds were colonized by the first reef-building communities. Their concentration caused the lower "mud mound stage" of the Rötelwand reef structure (see chapter 4).

Adjacent to the reef structure the Lower Kössen limestone facies interfingers with the Lower Kössen marls-shale facies, while the Upper Kössen beds, which also interfinger laterally with the reef structure, are characterized by limestones with interbedded coral banks. The overlying Jurassic pelagic sediments show two different facies types. On the top of the reef structure a red, discontinuous facies

development prevails, indicating a threshold sedimentation. Above the reef slopes and the Kössen basin sediments a greyish, continuous facies dominates. The Adnet reef structure is completely covered by the red Liassic Adnet Knollenkalk (nodular limestone). The "Adnet Scheck" (an intrabreccia of Adnet limestone) is restricted to a small area between both reef structures. The differences in the facies development of the Upper Triassic/Lowest Jurassic find their expression in the distinct palaeogeographic position of both reef structures.

### 3.1 HAUPTDOLOMIT / PLATTENKALKNIVEAU

Detaillierte Untersuchungen der obertriadischen (norischen) Lagunensedimente der nördlichen Kalkalpen stammen von MÜLLER-JUNGBLUTH (1970) und CZURDA & NICKLAS (1970). Obwohl von diesen Autoren der westliche Abschnitt der nördlichen Kalkalpen bearbeitet wurde, sind ihre grundlegenden Ergebnisse über die Schichtfolge des Hauptdolomites und des Plattenkalkniveaus und über die Genese der flachwasserspezifischen Sedimentgefüge auch auf den östlichen Ablagerungsraum anzuwenden.

Die Unterteilung der Schichten durch MÜLLER-JUNGBLUTH (1970) erfolgt vom Liegenden zum Hangenden in

1. unteren Hauptdolomit (Dolosparite und Doloarenite, z.T. mit Hohlraumgefügen);
2. mittleren Hauptdolomit (Aphanit-Arenit-Wechselfolgen, also Lamination durch Korngrößenwechsel);
3. bituminösen Hauptdolomit;
4. oberen Hauptdolomit (mm-Rhythmite, Pelletarenosiltite, Hohlraumgefüge und die ersten Biofaziesbänke);
5. Plattenkalkniveau (Biorudosiltite, Bioarenosiltite und Kalksiltite).

Von Bedeutung ist vor allem die Charakterisierung der vom Supratidal bis ins Subtidal reichenden Ablagerungsräume des Hauptdolomit/Plattenkalkes durch spezifische Sedimentgefüge und Organismenassoziationen. Nach CZURDA & NICKLAS (1970:232) ist der Hauptdolomit durch überwiegend dolomitische, inter- bis supratidale, grundmasse- und ge-

fügebestimmte (Hohlraumgefüge) Gesteine gekennzeichnet. Die Untergliederung der arten- und individuenarmen Sedimente erfolgt nach Lithofaziestypen. Demgegenüber besteht das Plattenkalkniveau aus kalkigen, überwiegend subtidalen, komponentenbestimmten Sedimenten (Hohlraumgefüge selten, mm-Rhythmite häufiger). Ihre Untergliederung erfolgt nach Biofaziestypen.

Während das Vorherrschen von gefügebestimmten Dolomiten im Hauptdolomit des Röteland-Gebietes mit den Beobachtungen der anderen Autoren übereinstimmt, sind die Plattenkalke des Untersuchungsgebietes so auffallend fossilarm, daß das Einsetzen der fossilreichen Bänke als Kartiergrenze Plattenkalk/Untere Kössener Schichten benutzt wird.

ZANKL (1971:164-165) unterscheidet im Hauptdolomit folgende, den Ablagerungsraum bestimmende Sedimenttypen:

1. Bioklasten und Pelloide führende Dolomite. Dismikrite mit durch Bioturbation verursachten Hohlräumen. Häufig Aufarbeitung der Schichtoberseite. (Supra- bis Intertidal).
2. Laminierte Dolomite, vertreten durch zwei Typen:
  - a) Dichte feinlaminierte mm-Rhythmite, bedingt durch Wechsel von Dolomiten und extrem dünnen, schwarzen Kalklaminae, ohne Fenstergefüge. (Subtidal).
  - b) Durch Algenmatten verursachte, laminierte Dolomite mit hohem Gehalt an Fenstergefügen und fehlenden karbonatischen Laminae. Schrämpfungsstrukturen und Schlammstränge. (Intertidal). Die Laminite des Intertidals treten häufig gemeinsam mit hellen, feinkörnigen Dolomiten auf, welche von zahlreichen sparitgefüllten Poren durchsetzt sind.
3. Bituminöse, mergelige Kalke im mittleren Abschnitt des Hauptdolomits ("Ölschiefer"), abgelagert in kleinen stagnierenden Becken, oder Kalke innerhalb

der/Hauptdolomitlagune.

Die verschiedenen Sedimenttypen sind mit Ausnahme des bituminösen Hauptdolomites in einem an der Mörstelbachstraße westlich von Gaissau aufgeschlossenen Profil von ZANKL (1971:180-182) beschrieben worden.

Beginnend direkt am Ost-Ausgang der Ortschaft Gaissau (1. Brücke) ist im oberen Lauf des Mörstelbaches die gesamte Schichtfolge des Oberen Hauptdolomites, des Plattenkalkes und der Kössener Schichten aufgeschlossen. Bis auf eine größere, N-S streichende, steilstehende Störung zwischen Brücke 5 und 6, an welcher eine Aufschiebung des W-Flügels auf den E-Flügel stattfand und zu einer Profilverdoppelung führte, ist das gesamte Profil tektonisch weitgehend unbeanspruchelt geblieben. Die Schichten fallen mit maximal 20 Grad sehr flach nach S bis W hin ein, so daß im E-W verlaufenden Bachbett nicht nur die Schichtköpfe, sondern auch jeweils mehrere Quadratmeter der Schichtflächen freigelegt sind. Bis nahe unterhalb der Rötelswand durchschneidet das Bachbett diejenigen liegenden Lagunen- und Beckensedimente, aus welchen sich im obersten Abschnitt der Trias der Oberrhät-Riffkomplex entwickelt. Da mit der Steilwand der widerstandsfähigere, massivere Teil der Schichtfolge beginnt, biegt der Bach in seinem Verlauf nach SE um und durchsetzt die sich seitlich mit der Riffstruktur verzahnenden Oberen Kössener Schichten.

Das Profil beginnt bei Brücke 1 innerhalb des Oberen Hauptdolomites. Dolomite herrschen mit Algen-Laminiten (PLF-, LLH-C- und LLS-S-Gefüge), mm-Rhythmiten, Aufarbeitungshorizonten, feinkörnigen Aphaniten mit unregelmäßigen Fenstergefügen (LF-B-I-Gefüge) und Bioturbation vor. Zwischengeschaltet sind dunkle, häufig auch bituminöse, feinrhythmische Kalke und dolomitische Kalke, außerdem Kalke und Dolomite mit Schichtungsdiskordanzen innerhalb einzelner Bänke. Ein ständiger Wechsel zwischen intertidalen (möglicherweise auch supratidalen) und subtidalen Sedimenten charakterisiert die Schichtfolge. Typisches Phänomen ist die Überlagerung von Algen-Laminiten (LLH-, auch PLF-Gefüge, nach ZANKL 1971:164

Typ 2.b.) (intertidaler Bereich) durch Aufarbeitungshorizonte als Ausdruck einer kurzzeitigen transgressiven Phase (Taf. 3/1).

Eine scharfe Grenze zwischen dem Oberen Hauptdolomit und dem Plattenkalkniveau ist nicht festzustellen. Die Kalke nehmen allmählich an Häufigkeit zu. Die zunächst noch vereinzelt auftretenden Dolomitbänke weisen durch den Reichtum an Biogenen und die fehlenden Fenstergefüge und Laminite ebenfalls auf subtidale Ablagerungsbedingungen hin. Kartiertechnisch sind die Plattenkalke vom Hauptdolomit und den Kössener Schichten deutlich zu unterscheiden als eine Wechschichtung aus 1. dunklen, fossilarmen, bituminösen Mergelkalken und 2. homogenen, feinkörnigen, fossilleeren und auffallend scharfsplittigen Kalken. Typisch für den Plattenkalk sind die gleichmäßige plattige Bankung mit konstanten Bankmächtigkeiten zwischen 15 und 20 cm und die gleichmäßig mittelgraue Verwitterungsfarbe. Die Sedimente sind vollständig dem subtidalen Bereich zuzuordnen.

### 3.2 KÖSSENER SCHICHTEN / OBERRHÄT - RIFFKALKE

Auch die Grenzziehung zwischen Plattenkalkniveau und Unteren Kössener Schichten ist schwierig. Im Liegenden der Oberrhät-Riffkomplexe sind keine echten Tonschieferhorizonte ausgebildet, deren Vorhandensein für gewöhnlich als Kennzeichen der Kössener Schichten genommen wird. Bereits mit der Sedimentation der Unteren Kössener Schichten beginnt die Ausbildung eines Bodenreliefs mit tonschieferreichen Beckensedimenten und überwiegend kalkigen Schwellensedimenten, über welchen sich später die Riffstruktur entwickeln kann. Demgegenüber sind die Oberen Kössener Schichten auch in Beckensituation kalkig ausgebildet.

Im Profil möchte ich das Einsetzen der Unteren Kössener Schichten (hier in Schwelensituation) mit dem ersten Auftreten von fossilreichen Kalkbänken und sehr dünnen, zwischengelagerten Tonschieferhorizonten



charakterisieren. Die Schichten enthalten häufig Anreicherungen von Schalen (Brachiopoden, seltener Muscheln) und Ooiden; Schüttungskörper in diskordanter Lagerung sind Ausdruck für die zum Teil beträchtliche Strömungsenergie (Taf. 3/2). Im Unterschied zu den Plattenkalken sind die Unteren Kössener Schichten im Gelände neben ihrem höheren Fossilgehalt durch oxidische, rötlich-braune Verwitterungsfarbe und durch die wechselnden Schichtmächtigkeiten zu unterscheiden.

Die schon oben erwähnte Störung zwischen Brücke 5 und 6 unterbricht die kontinuierliche Schichtfolge und beginnt noch einmal mit den laminierten Dolomiten des Oberen Hauptdolomites. Auffallend ist die Zunahme an feinkörnigem Detritus in den Unteren Kössener Schichten mit lateraler Annäherung an den Riffkomplex. Neben Lumachellen und Bruch von Crinoiden sind auch Bruchstücke von Korallen zu beobachten. Die Sedimente sind bereits mit den riffernen Schlamm-Detritus-Kalken im Niveau der Oberen Kössener Schichten / Oberrhätriffkalke zu vergleichen.

An Brücke 6 beginnen etwa auf gleicher stratigraphischer Höhe mit den Schichten am Wandfuß der Rötelswand die Oberen Kössener Schichten mit einer mehrere Meter mächtigen Tonschieferlinse. Darüber liegen mehrere 1 m mächtige Kalkbänke mit kleinen Korallenstöcken in Lebendstellung und als Bruch (meist *Thecosmilia clathrata* Typ B). Diese, als Kössener Lithodendronkalke bezeichneten Biostrome (thecosmilian biostromal reefs) verzahnen sich seitlich mit dem Oberrhätriff. Das unterste wird bis zu 10 m mächtig und ist über weite Strecken verfolgbar, die beiden oberen sind geringmächtiger und nur als kleinere Linsen im Gelände aufgeschlossen.

Die Oberen Kössener Schichten, nur in Beckensituation abgelagert, sind im Gegensatz zu den Unteren Kössener Beckensedimenten überwiegend kalkig ausgebildet. Tonschiefer treten ausschließlich als dünne Bankzwischenlagen auf. Die Kalke sind dunkel und bituminös bei höherem Tongehalt und dann von Spuren durchsetzt, oder aber als

mittelgraue, feindetritische schlammreiche Schichten entwickelt. Als Komponenten treten neben feinsten Schlammteilchen überwiegend Schalen von Muscheln und Brachiopoden, Crinoidenbruch, wenig Riffschutt und eine ostracoden- und foraminiferenreiche Mikrofauna auf. Auf kleinen topographischen Erhebungen innerhalb des Beckens kommt es zur Ausbildung von Ooidkalken (Oobiomikrite und -sparite). Sie waren starken Umlagerungen ausgesetzt und sind häufig in mikritischen Sedimenten wiederzufinden.

### 3.3 JURA-ÜBERDECKUNG

Die Überlagerung durch jurassische Sedimente ist in beiden obertriadischen Riffstrukturen in zweierlei Faziestypen ausgebildet, wie dies bereits von FABRICIUS (1962) und JURGAN (1969) aus weiter westlich gelegenen Teilen der nördlichen Kalkalpen beschrieben wurde.

Unmittelbar über dem Zentralteil der Riffstrukturen, insbesondere des Adnet-Riffes, erfolgt ein diskontinuierlicher Faziesübergang vom liegenden Riffkalk (meist arenitische Riffdetrituskalke, seltener auch mikritische, schalenreiche Detrituskalke) über eine mehrere cm dicke Eisen-Mangan-Kruste eine mächtige Serie roter Knollenkalke (Taf. 5/3). Die Eisen-Mangan-Krusten in Zusammenhang mit Bewuchs des unterlagernden Riffgesteins und seiner Anbohrung sprechen für Mangelsedimentation und Ausbildung eines Hartgrundes im Übergang vom Trias zum Jurakalk. Verschiedene Profile mit Adneter Knollenkalken sind aus dem Gebiet des Adneter "Kirchholzes" sehr eingehend von WENDT (1971) beschrieben worden. Nach WENDT setzt die Rotsedimentation im Adneter Riffgebiet mit dem Lias  $\alpha_2$  ein.

Auch am Rötelswand-Riff wurde ein sprunghafter Faziesübergang beobachtet. Er ist aber auf einen kleinen Bereich unmittelbar über dem Riffzentrum beschränkt. Außerdem hält die Rotsedimentation nur über wenige m an und wird sodann durch die Bildung von

grauen Hornsteinknollenkalken abgelöst.

Mit zunehmender Entfernung vom Zentrum der Riffstrukturen verschwindet die scharfe Faziesgrenze immer mehr, bis zuletzt im Bereich der Kössener Beckensedimentation ein kontinuierlicher Übergang von gebankten obertriadischen Kalken in liassische Hornsteinknollenkalken erfolgt. Diese kontinuierliche Faziesentwicklung überwiegt im Gebiet der Rötelwand. Sichere Kriterien für die Unterscheidung der jurassischen Graukalke von den Kössener Schichten sind der sprunghaft einsetzende Reichtum an Crinoidenresten, die typische liassische Foraminiferen-Fauna mit Lageniden und *Involutina liassica* JONES, die leicht violett-grünliche Färbung des Kalkes und das Auftreten von Hornsteinknollen. Im Adneter Riffgebiet

ist ein kontinuierlicher Faziesübergang auf den "Leisbruch", rund 800 m nordöstlich von Adnet gelegen, beschränkt (Profilbeschreibung in FLÜGEL, 1975). Im Rötelwand-Gebiet ist ein tektonisch ungestörter Übergang im Anriß des oberen Mörtelbaches (auf der Höhe der Zistelbergalm) und auf der E-Seite des Ladenberges aufgeschlossen. Die Hornsteinknollenkalken, welche im Bereich der Rötelwand als filamentreiche Biomikrite den charakteristischen, liassischen Faziestyp darstellen, werden von roten Knollenkalken (Klauskalke, Wende Lias/Dogger) überlagert, gefolgt von Dogger-Radiolariten und den Oberalmer Schichten des alpinen Malm. Die Differenzen in der Faziesentwicklung an der Trias/Jura-Wende in den beiden Riffgebieten sind Ausdruck für ihre unterschiedliche paläogeographische Position (siehe Kap.5 und 12).

#### 4 ENTWICKLUNGSMODELL DER RÖTELWAND-RIFFSTRUKTUR - MODEL OF THE RÖTELWAND REEF-COMPLEX

During the construction of the Rötelwand reef 5 phases can be recognized : Stage 1: Development of a bottom relief during the deposition of the lower Kössen beds. Mechanical accumulation of pelecypodal and oolitic banks. Stage 2: Development of a deeper water mud-mound stage by the growth of small and isolated patch reefs on sporadic hard grounds (coquina and crinoid banks) and by baffling of carbonate mud between the patches. Stage 3: Formation of thick pelecypod coquinas capping the mud mound. Stage 4: Construction of a compact reef framework. Growth and zonation of numerous different frame builders resulting in the differentiation of the reef biotops. Lateral interfingering of different facies units. Stage 5: Burial of the reef structure by coquinas and by coarse, detritic sediments, resulting from the destruction of the reef. Summarizing we can distinguish a deeper water mud mound phase and a shallow water reef phase. These stages can be compared with those of similar reefs of different age (table 1). In contrast to the Rötelwand reef the Adnet reef complex is situated on a bank of shallow water sediments (Dachstein limestones). Therefore a deeper water mud mound stage is completely lacking.

Die Bildung der Rötelwand Riffstruktur erfolgte in 5 zeitlichen Entwicklungsstadien, deren jedes durch das unterlagernde bedingt ist und selbst die Voraussetzung für die Bildung des nächst folgenden Stadiums mitbringt.

##### 4.1 STADIUM I: AUSBILDUNG EINES BODENRELIEFS ZUR ABLAGERUNGSZEIT DER UNTEREN KÖSSENER SCHICHTEN

Mit dem Einsetzen der Plattenkalksedimentation hatte sich der gesamte, im Gezeitenbereich liegende Ablagerungsraum des Hauptdolomits kontinuierlich abgesenkt und eine allgemeine Nivellierung des Meeresbodens eingestellt. Trotz fortschreitender Absenkung kam es bereits zur Ablagerungszeit der Unteren Kössener Schichten zur Ausbildung eines leichten Bodenreliefs.

Die Trennung in tonschieferbetonte Schicht-

folgen von karbonatbetonten Serien spiegelt die Untergliederung des Kössener Beckens in relative Beckenregionen und Schwellenregionen wider. Die beiden Faziesbereiche treten im Gebiet des Mörtelbachtals deutlich in Erscheinung. Schichtfolgen mit hohem Anteil an mächtigen Tonschieferhorizonten und zwischengeschalteten Mergelkalken und Kalkbänken, aufgeschlossen an der Gaissau-Straße vgl. ZANKL 1971:181-182) und auch in einem kleinen Ausschnitt bei Brücke 6 unterhalb der Rötelwand (1000 m ü.N.N.), ermöglichen im obersten Abschnitt ausschließlich die Entstehung von Kössener Biostromen ("thecosmilian biostromal reefs") (vgl. Kap. 1.4).

Innerhalb der reinen Kalkfolgen in Schwellenposition sind Tonschiefer nur als geringmächtige Bankfugen ausgebildet. Die Schwellengebiete entstehen durch Anreicherung von Brachiopoden- und seltener auch Muschel-Lumachellen und Ooiden in einzelnen Bänken. Winkeldiskordant geschichtete Schüttungskörper sprechen für Umlagerung der Komponenten und relativ kräftige Wasserströmung (Taf.3/2). Gleiche Gefüge treten auch in den Oberen Kössener Schichten der Beckenfazies zeitgleich mit den Oberhättriffen auf, hier allerdings in beträchtlicher Entfernung vom Riffkomplex. FABRICIUS (1966) stellt die Oolith-Fazies in relative Küstennähe innerhalb des Kössener Beckens. Ihr Auftreten unterhalb der Oberhättriffe kann durch Transport aus weiter nördlich gelegenen Liefergebieten erklärt werden. Vereinzelter Schutt von Korallen, Anreicherung von Echinodermenbruch (überwiegend Crinoiden) und das zunehmende Auftreten feindetritischer Kalke bereitet auf die beginnende Ausbildung der Riffstruktur im Hangenden der Unteren Kössener Schichten vor. An der Basis der Rötelwand treten in den letzten dünngebankten, olivfarbigen, knolligen Kalken Rifforganismen (Korallen wie *Pinacophyllum*, *Astraeomorpha*, kleine Stöcke von *Thecosmilia clathrata* Form B und Einzelkorallen, außerdem *Spongiomorpha ramosa*) auf.

#### 4.2 STADIUM II: AUSBILDUNG EINES KARBONAT-SCHLAMMHÜGELS (MUD MOUND) DURCH WACHSTUM KLEINER RIFFKNOSPEN AUF MUSCHEL- UND CRINO-IDENSCHILLBÄNKEN UND SCHLAMMSEDIMENTATION ZWISCHEN DIESEN KNOSPEN

Mit dem Einsetzen massiger Kalke, die im Übergang zu den Unteren Kössener Schichten am Fuß der Rötelwand aufgeschlossen sind, beginnt die Entwicklung der eigentlichen Riffstruktur. Voraussetzung für die Bildung einer Riffstruktur ist die Entstehung eines Bodenreliefs durch Ausbildung kleiner Schwellenregionen, entstanden durch autochthone oder allochthone Lumachellen- und Ooidbänke (Stadium I). Dieses Bodenrelief muß aber nicht zwangsläufig zur Entstehung einer Riffstruktur führen.

Das Bodenrelief wurde im Folgenden dadurch verstärkt, daß die bereits vorgeprägten Schwellen von einer reichen Muschelfauna (an erster Stelle *Pteria* und *Oxytoma*) und Crinoiden besiedelt wurden. Für die Autochthonie bis Parautochthonie zumindest der Muschelpflaster spricht das Fehlen dieser reichhaltigen Muschelfauna in den benachbarten Beckenregionen. Die Hartgründe dienten als Substrat für einzelne, weit auseinanderliegende Riffknospen (Taf.3/3). Die Riffknospen enthalten kleine Korallenstöcke der Arten *Thecosmilia clathrata* Typ A und B, *Astraeomorpha* und Einzelkorallen, seltener auch Kalkschwämme und Hydrozoen. Sie erreichen meist nur Durchmesser und Höhen von 5 m und sind über den gesamten unteren Abschnitt der Rötelwand verteilt. Auffallend gering ist der Anteil an Riffdetritus in der Umgebung der Riffknospen, was auf fehlende mechanische Destruktion durch Welleneinwirkung schließen läßt. Da die Riffstruktur nur sehr allmählich aus Bereichen tieferen Wassers durch verstärkten Sedimentzuwachs in Bereiche geringerer Wassertiefe mit höherer Wasserenergie hinaufwachsen, lag der Sedimentationsraum in diesem Stadium noch unterhalb der Wellenbasis und ermöglichte nur das Wachstum kleiner Riffknospen. Zwischen diesen Riffchen und den Lumachellenbänken kam es zu einer Anhäufung von mikri-

tischen Detrituskalken, in ihrer mikrofazialen Ausbildung den lee-seitigen Schlamm-Detritus-Kalken im obersten Riffabschnitt ähnlich. Diese detritischen Kalke (überwiegend wackestones) setzten sich zwischen den Riffknospen ab und erstickten diese. Bereits in diesem Entwicklungsstadium sind die Kalke des S-Teils der Rötelfwand überwiegend sparitisch ausgebildet, während der mittlere und nördliche Teil Kalke mit mikritischer Grundmasse enthält. Diese Verteilung der Grundmasstypen stimmt mit der faziespezifischen Verteilung der Mikroorganismen (Foraminiferen und Kalkalgen) überein und zeigt, daß sich bereits in diesem frühen Stadium der Riffentwicklung spezielle Strömungsverhältnisse am Meeresboden mit Bereichen unterschiedlicher Wasserenergie ausgebildet hatten.

Zeitgleich mit diesem Stadium der Riffentwicklung ist die Ausbildung der Kössener Biostrome in Beckensituation und ihre laterale Verzahnung mit der Struktur der mud mounds zu sehen. Die Biostrome enthalten als nahezu einzige Riffbildner kleinwüchsige Kolonien der Koralle *Thecosmilia clathrata* Typ B, begleitet von der ebenfalls dendroiden Hydrozoe *Spongiomorpha ramosa*. Die Grundmasse überwiegt auch innerhalb der Riffbänke und ist ausnahmslos mikritisch (coral frame-stone bis wackestone). Reduzierte Sedimentation bei gleichzeitig ungünstigen Bedingungen für das Riffwachstum kann zur Lösung der Bankoberflächen, zur Ausbildung von Hartgründen und ihrer biogenen Anbohrung (vgl. ZANKL 1971:182) führen. Auffallend ist die starke Anbohrung nicht nur biogener Komponenten (z.B. Muschelschalen Taf. 17/7) in den beckenwärts abgelagerten Sedimenten, sondern auch von abgestorbenen Koralliten in Lebendstellung.

SQUIRES` (1964) Untersuchungen über Korallenbauten der Tiefsee, ihre Entwicklung aus einzelnen, flach ausgedehnten und übereinander angeordneten Korallendickichten zu einer Korallenbank (der Ausdruck "Bank" wird nicht im Sinne NELSON`s et al. 1962 verstanden) zeigt auffallende Parallelen zur Ausbildung der Kössener Biostrome. Nach SQUIRES entsteht eine aus Scleractinia auf-

gebaute Riffstruktur in der Tiefsee durch das Wachstum eines Korallendickichtes, welches aus speziellen Tiefseeformen besteht ("coral thicket"), seines Absterbens und seiner Destruktion durch Organismen, der Anhäufung des Detritus zwischen den Kolonien des Dickichts ("coppice") und der Ausbildung einer neuen Koloniegeneration auf der alten ("bank").

Da in der alpinen Obertrias in Schwellengebieten (Oberrhättriffe) und Beckengebieten (Kössener Biostrome) die gleiche Art (*Thecosmilia clathrata* Typ B) an der Konstruktion des Riffgerüsts maßgeblich beteiligt ist, kann der Ablagerungsraum der Kössener Biostrome nicht Tiefseecharakter gehabt haben. In rezenten Riffen (z.B. Rotes Meer, Golf von Aqaba) sind ahermatypische Tiefseekorallen auf kleine ökologische Nischen beschränkt, in welchen eine geringe Durchlichtung das Wachstum hermatypischer Korallen verhindert. Es ist daher wahrscheinlich, daß die gleichfalls in den Oberrhät-Riffen sehr häufige Art *Thecosmilia clathrata* Typ B eine hermatypische Koralle gewesen ist. Für die Kössener Biostrome kann also eine maximale Bildungstiefe von 80 bis 100 m angenommen werden, da nach WELLS (1957) hermatypische Korallen bis in diese Tiefen vorkommen.

URLICHS (1972) gelangt aufgrund der Ostracodenfauna zu detaillierten Vorstellungen über die Bathymetrie des Ablagerungsraumes der Kössener Schichten im Gebiet der Typlokalität am Weißenbach bei Kössen/Tirol. Danach entstanden die Sedimente des unteren Profilabschnittes in Schwäbischer Fazies mit eingeschaltetem Kössener Korallenkalk und Oolithen in Wassertiefen zwischen 20 und 50 m (für Korallenkalke und Ooidkalke werden sogar noch geringere Wassertiefen vermutet), während im oberen Profilabschnitt mit Kössener Fazies eine Absenkung des Ablagerungsraumes bis auf 80 m angenommen wird. Eine Wassertiefe von nur wenigen Metern erscheint für die Ablagerung der Kössener Biostrome etwas gering. Es kann mit Sicherheit angenommen werden, daß ihre Bildungstiefe zwischen 80 m und derjenigen der Oberrhät-Riffkalke in den obersten 10 m unterhalb des Wasserspiegels gelegen haben muß.

#### 4.3 STADIUM III: AUSBILDUNG VON MUSCHEL- BÄNKEN

Eine Besonderheit innerhalb der Riffstruktur der Rötelwand stellt die Ausbildung von mehreren, insgesamt rund 30 m mächtigen Muschelbänken dar, welche den gesamten massigen bis dickbankigen oberen Teil der Steilwand einnehmen (Taf. 3/4). Sie überdecken den gesamten darunter gelegenen Schlammhügel und keilen seitlich sehr schnell aus. Durch die Lumachellen wird der entstandene Kalkschlammhügel vor der Abtragung geschützt. Der untere Teil des Horizontes wird von weißlichen, reinen *Pteria-Oxytoma*-Bänken aufgebaut, über welchen im oberen Teil der Wand schmutzig grau-braune Muschelschille mit einer überaus heterogenen Fauna folgen. Diese entspricht derjenigen der Begleiter der Korallenbestände von SIEBER (1937:173) mit den Gattungen *Pecten*, *Ostrea*, *Lima*, *Pteria*, *Oxytoma*, *Placunopsis* und Mytiliden. Abgesehen von unbedeutenden Umlagerungen handelt es sich um in situ-Anreicherung ("pelecypodian biostromal reef" nach NELSON et al. 1962), entstanden in einem Bereich mit zunehmender Wasserenergie. Die im Wandschnitt zu erkennende, deutlich bogenartige Wölbung der Muschelbänke ist bedingt durch die hügelartige Struktur des mud mounds, dem die Bänke aufliegen, und wird zusätzlich optisch verstärkt durch die Wandneigung und das Einfallen der Schichten auf den Betrachter zu (Taf. 1/1).

#### 4.4 STADIUM IV: AUSBILDUNG EINES DIFFERENZIIERTEN RIFFGERÜSTES

Die mächtigen Muschelbänke des oberen Wandabschnittes bilden die Basis für eine intensive Riffentwicklung. Eine große, zentral gelegene und mehrere randlich gelegene, kleinere Riffknospen besiedeln den Hartgrund und stehen unvollständig miteinander in Verbindung. Innerhalb der großen Riffknospe sind Areale mit dichtem Organismenbestand von solchen zu unterscheiden, die überwiegend von Riffdetritus bedeckt sind. Eine Fülle verschiedener riffbildender Or-

ganismen ist an der Konstruktion eines wellenresistenten, komplex gestalteten Riffgerüstes beteiligt, welches mit einer Vielzahl von Kleinbiotopen den unterschiedlichsten Organismen einen Lebensraum bot. Mit Stadium IV gerät die Riffstruktur zunehmend in den Bereich verstärkter Wasserbewegung, möglicherweise sogar unter den Einfluß mäßiger Turbulenz. Hiefür sprechen:

1. die hohe Diversität der Riffgerüstbildner als Ausdruck optimaler Lebensbedingungen;
2. die Zonierung innerhalb der Riffknospen als Hinweis auf unterschiedliche Grade der Wasserenergie im Bereich des aktiven Riffwachstums;
3. das Auftreten bestimmter Organismengruppen wie Korallen, Hydrozoen, Kalkalgen und das Vorherrschen porzellanschaliger Foraminiferen, nach Rezentbeobachtungen an Flachwasserverhältnisse gebunden;
4. die Ausbildung von Riffhöhlen mit spezifischer Internsedimentation an den "Luvseiten" der Riffknospen;
5. die Differenzierung des Riffkomplexes durch verschiedene Faziesbereiche, deren Bildung an unterschiedliche Grade der Wasserenergie gebunden ist.

Im Vergleich zu den Dachsteinriffen am S-Rand der Karbonatplattform sind die oberhätischen "patch reefs" in wesentlich geschützterem Bereich entstanden. Das reichliche Auftreten von Riffdetritus spricht einerseits im Vergleich zu den Zeiten der Schlammanhäufung im Stadium II für ein verstärktes Maß an Wasserbewegung, andererseits zeigen rezente, in der Brandungszone wachsende Riffe (z.B. diejenigen an der Sinaiküste des Golfes von Aqaba) nur sehr geringfügige Sedimentation zwischen einzelnen Flecken (die Lockersedimente werden durch Welleneinwirkung und Strömung sofort weggeführt), so daß ein Wachstum der Oberrhätiriffe in der Brandungszone ausgeschlossen werden kann. Im Gegensatz zu den Dachsteinriffen fehlen dem Rötelwand- und dem Adnet-Riff zudem die Ausbildung eines echten Vorriffs mit groben Vorriffbrekzien, die eine gewisse Steilheit der Riff-Flanke und eine beträchtliche, energetisch bedingte Zerstörung voraussetzen

würden. Trotzdem zeigt das Rötelwand-Riff eine deutliche Luv- und Leeseite, welche durch unterschiedliche Sedimenttypen charakterisiert sind. Sonderbarerweise gleichen die Sedimente der Luvseite den Rückriffseiten der Dachsteinriffe und zeigen mit zunehmender Entfernung vom Riff Ähnlichkeit mit Sedimenten tieferer Position auf der Dachsteinplattform. PILLER (1976:121 - 122) stellt die "Kalkalgen-Foraminiferen-Detritus-Fazies" in benachbarte, aber topographisch etwas tiefer gelegene Position zur "Grapestone-Fazies".

Die überwiegend kalkige Schichtfolge der Oberen Kössener Schichten mit der Einschaltung von biostromartigen Thecosmilienriffen und kleineren linsenförmigen Korallen-patches läßt vermuten, daß sich in diesem fortgeschrittenen Entwicklungsstadium auch in Beckenposition die Wassertiefe verringert hat .

#### 4.5 STADIUM V: ÜBERDECKUNG DER RIFF- STRUKTUR DURCH MUSCHELBÄNKE UND/ ODER GROBDETRITISCHE, AUS DER AUF- ARBEITUNG DES RIFFES STAMMENDE SEDIMENTE

Die Riffknospen verzahnen sich seitlich mit mächtigen Lumachellenbänken und werden teilweise von ihnen überdeckt. Außerdem treten sie als Taschenfüllungen innerhalb und zwischen den Riffknospen auf. Arenitische Riffdetrituskalke (überwiegend grainstones), entstanden durch Aufarbeitung der oberen Bereiche der Riffstruktur, greifen über die Riffknospen hinweg und begraben die gesamte Riffstruktur unter ihrem eigenen Schutt.

In einem letzten Akt wurde die gesamte Riffstruktur von jurassischen Tiefwasser-Karbonaten (überwiegend Hornsteinknollenkalken, rote Knollenkalken in Tiefschwellen-Position) überlagert. Mit der ausgehenden Trias wurde die Riffstruktur tektonischer Beanspruchung ausgesetzt, welche sich im Zerburchen der Karbonatplatte und in der

Verfüllung aufgerissener Spalten im oberen Riffkalk mit liassischen Sedimenten äußert (Taf. 5/4). Zudem senkte sich der gesamte Karbonat-Komplex mit Beginn des untersten Lias sehr rasch ab. Paläotemperaturmessungen (FABRICIUS et al. 1970) ergaben eine Abnahme der Wassertemperaturen an der Trias/Jura-Wende unter das heutige Toleranzminimum für Korallen. Ob diese als weltweite Klimaverschlechterung oder als Folge der Vertiefung des Meeresbodens erklärt werden muß, steht noch zur Diskussion (TOLLMANN, 1976:219).

#### 4.6 VERGLEICH MIT DER ENTWICKLUNG ANDERER RIFFSTRUKTUREN IN BECKEN- POSITION

Die Entwicklung des oberrhätischen Riffkomplexes über 5 aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien ermöglicht grundsätzliche Überlegungen über diejenigen Bildungsmechanismen, die zur Konstruktion einer Riffstruktur notwendig sind.

ALBERSTADT & WALKER (1976) demonstrieren am Beispieleines mitteldevonischen Riffes in Kanada das Entstehen eines Korallen-Stromatoporen-Riffes über folgende 4 Entwicklungsstadien:

1. Stabilization-stage: Besiedlung eines grainstones durch eine "pioneer-community", hier bestehend aus Echinodermen, Receptaculiten und inkrustierenden Bryozoen; Entstehen eine festen Substrates.
2. Colonization-stage: Besiedlung des vorgefertigten Substrates durch erste, spezifische Organismen-Gemeinschaften.
3. Diversification-stage: Ausbildung eines Riffes mit hoher Diversität der beteiligten Organismen ("climax community" in ökologischem Sinne).
4. Domination-stage: Vorherrschen eines oder zweier Taxa im obersten Abschnitt der Riffstruktur.

WILSON (1975:367-369) gelangt aufgrund seiner Studien an zahlreichen Riffen ver-

schiedenen Bautyps und unterschiedlichen Alters zu einem Konzept für die Genese von Riffstrukturen in Ruhigwassergebieten. In situ-Anreicherungen organogen zusammengesetzter Kalke entwickeln sich auf dem Schelf und innerhalb flacher Becken über eine mechanisch-organogen bedingte Anhäufung von Kalkschlamm zu Schlammhügeln (mud mounds), auf welchen unter günstigen Bedingungen echte ökologische Riffe wachsen können. WILSON unterscheidet folgende, am Aufbau der Riffstrukturen beteiligte Faziesausbildungen:

1. Basal bioclastic wackestone pile: Mechanische Anhäufung gröberer Sedimentes als wichtigste Ausgangsstufe für das Entstehen einer Hügelstruktur.
2. Micritic bafflestone core: Mächtigster Abschnitt, entstanden durch Sedimentfang zwischen vereinzelt auftretenden, gerüstbildenden Kolonien bzw. Organismengruppen.
3. Crestal boundstone: Stabilisation des Sedimentes durch Ausbildung
  - a) eines ökologischen Riffes (framestone) in optimalen Zonen, oder
  - b) eines aus lamellaren Organismen aufgebauten boundstone in tieferem Wasser.
4. Organic veneer: Befestigung der gesamten Struktur durch bestimmte, gerüstbildende Organismen; entspricht der "Domination-Phase" bei ALBERSTADT & WALKER (1976). Nahezu gleichzeitig zu den Stadien 3 und 4 entwickeln sich die "flanking beds" (5) und der "talus" (6) als Riffschuttsedimente, welche die Riffstruktur ummanteln.
5. Capping grainstone: Überdeckung der gesamten Riffstruktur durch grobe riffdetritische Sedimente, entstanden durch Destruktion des Riffes während Zeiten geringer Meeresspiegelschwankungen.

Ein weiteres Beispiel sei hinzugefügt: EMBRY & KLOVAN (1972) gelangen bei der Analyse oberdevonischer Stromatoporen-(Koralen)-Riffe zu einer vergleichbaren vertikalen Zonierung der Riffstruktur durch die Abfolge charakteristischer Fossilgemeinschaften und der durch sie bedingten Fazies-

typen in Abhängigkeit von Wassertiefe und Wasserenergie.

Das von WILSON (1975) entwickelte Konzept findet seine Anwendung ebenfalls auf die Entstehung der Oberrhättriffe innerhalb des Kösener Beckens. In Tab. 1 werden die sich entsprechenden Entwicklungsstadien, wie sie von WILSON (1975), ALBERSTADT & WALKER (1976), EMBRY & KLOVAN (1972) und durch die eigenen Untersuchungen an verschiedenen Riffstrukturen dargestellt werden, miteinander verglichen und korreliert.

Entscheidender Faktor bei der Entwicklung der Riffstrukturen - dies wird in allen Beispielen deutlich - ist das kontinuierliche, zunächst durch mechanischen, später durch biogenen Sedimentzuwachs bedingte Wachstum aus Zonen tiefen Wassers mit geringer Wasserenergie in solche des Flachwassers mit erhöhter Wasserenergie.

Die Entwicklung von Riffen in primären Ruhigwassergebieten sollte daher zwei aufeinanderfolgende Abschnitte erkennen lassen (Abb. 44):

1. Abschnitt mit größerer Wassertiefe und geringer Wasserenergie (unterhalb der Wellenbasis, leichte Wasserströmung). Dieser Abschnitt enthält
  - a) die Ausbildung eines leichten Bodenreliefs und
  - b) die Schlammanhäufung unter Mitbeteiligung von Organismen.
2. Abschnitt mit geringerer Wassertiefe und erhöhter Wasserenergie (starke Strömung, z.T. im Bereich der Welleneinwirkung). Der Abschnitt enthält
  - a) die Konstruktion eines Riffgerüsts mit extremer Differenzierung der Biotope durch hohe Diversität der Riffbildner und Riffbewohner, und
  - b) die Destruktion und Überlagerung des Riffes durch riffdetritische Sedimente.

Stets geht dem Stadium des Riff-Wachstums die Ausbildung eines geeigneten Fundamentes voraus. Im Falle des Röteland-Riffes, welches sich in Beckenposition entwickelt, wird

	<p>Rötelwand</p>	<p>WILSON 1975</p>	<p>ALBERSTADT &amp; WALKER 1976</p>	<p>EMBRY &amp; KLOVAN 1972</p>
<p>pelagische Jura - Sedimente</p>	<p>Überdeckung durch Riffschutt</p>	<p>capping grainstone</p>	<p>shale</p>	<p>skeletal packstone and wackestone</p>
<p>V</p>	<p>III Muschelbänke</p>	<p>organic veneer</p>	<p>domination stage</p>	<p>massive stromatoporoid framestone</p>
<p>IV</p>	<p>Ausbildung eines wellenresistenten Riffgerüsts</p>	<p>crestal boundstone</p>	<p>diversification stage</p>	<p>tabular stromatoporoid bindstone</p>
<p>II</p>	<p>Ausbildung eines Schlammhügels mit sporadischem Riffwachstum</p>	<p>micritic bafflestone core</p>	<p>colonization stage</p>	<p>coral bafflestone and bindstone</p>
<p>I</p>	<p>Ausbildung eines Bodenreliefs</p>	<p>basal bioclastic wackestone pile</p>	<p>stabilization stage</p>	<p>coral bafflestone and bindstone</p>

Tab. 1: Vergleich verschiedener Entwicklungsmodelle von Riffstrukturen unterschiedlichen Alters in Beckensituation. Allen Riffstrukturen ist die Entwicklung über 4 bzw. 5 aufeinanderfolgende Wachstumsphasen gemeinsam. Diese werden durch das Wechselspiel von Wassertiefe und Wasserenergie gesteuert. Comparison of the distinct developmental stages of reef structures of different age in basinal position. All reef structures correspond in their development, which takes place in 4 to 5 successive growing phases. They are controlled by the interplay of water depth and water energy.



das Fundament durch die Bildung eines Schlammhügels geliefert. Im Gegensatz hierzu entwickelt sich das Adnet-Riff auf einem Sockel, welcher aus den Flachwasserkarbonaten der Dachstein-Plattform besteht. Einer aktiven, aus sich selbst heraus erfolgten Entwicklung einer Riffstruktur in Beckenposition steht also eine passive Entwicklung in Flachwassergebieten gegenüber, bei wel-

cher die Konstruktion des Riffgerüsts auf einem bereits vorgegebenen und nur indirekt zur Riffstruktur gehörigen Fundament basiert. Die folgenden Ausführungen sollen die Unterschiede zwischen beiden Riffstrukturen deutlich machen (vergl. Kap. 12), welche sich zu einem Großteil auf grundsätzlich andersartige Ablagerungsverhältnisse gründen.

## 5 FAZIELLE GLIEDERUNG DES "RIFF-STADIUMS" DER BEIDEN RIFFE UND DER ANGRENZENDEN KÖSSENER BECKENSEDIMENTE - FACIES-DIFFERENCIATION OF THE "REEF-STAGE" OF THE UPPER RHAETIAN REEFS AND OF THE KÖSSEN BASINAL SEDIMENTS

The shallow water reef stage of the Röteland as well as the reef stage of the Adnet structure show the lateral differentiation in 5 facies units, representing distinct environments in both reef areas. Each of the superordinate facies units can be divided into altogether 15 microfacies types according to the significant microfacial features of the sediment (skeletal and non-skeletal grains, matrix, texture)(table 2, pl. 6 to 10).

We can distinguish

1. the biolithite facies of the central reef areas (known from both reef structures) with 4 microfacies types according to the internal sediment of the reef framework;
2. the oncolitic facies of the luvward, uppermost reef slope in the vicinity of the central reef areas;
3. the algal-foraminiferal-detritus facies of the luvward, lower reef slope of the Röteland reef and of the basement of the Adnet structure (3 microfacies types);
4. the detritus-mud facies representing the leeward reef-slope sediments known from the Röteland reef complex as interfingering sediments between the reef structure and within the surrounding Kössen basinal deposits;
5. the Kössen basin facies, which surrounds the Röteland reef structure (interfingering with the platform sediments).

Depending on the isolated position within the Kössen basin the Röteland reef structure shows a lateral zonation consisting of different facies units. The Adnet reef structure, however, growing on a basement with shallow water carbonate sedimentation, exhibits a more or less circular or patchy distribution of the facies units.

Während in den unteren Teilen der Riffstrukturen eine laterale Trennung der Sedimente in unterschiedliche Faziestypen nur undeutlich entwickelt ist (Röteland) oder nur in der Art einer Verzahnung von Dachsteinkalk-Fazies mit Kössener Beckensedimenten vorliegt (Adnet), stellt sich im oberen Abschnitt der Riffstrukturen mit dem Einsetzen eines echten, ökologisch definierten Riffes eine ausgeprägte fazielle Differenzierung der Sedimente in verschiedenen Ablagerungsräumen ein. Sie ist bedingt durch den zunehmenden Einfluß der Wasserenergie in diesem Abschnitt der Riffentwicklung.

Beide untersuchten Riffkomplexe können in 5 sich lateral verzahnende Faziesbereiche gegliedert werden, die durch die Art der Grundmasse, durch die wichtigsten Komponenten und durch gefügebepstimmende Merkmale charakterisiert sind. Diese 5 übergeordneten Fazieseinheiten kennzeichnen die 5 wichtigsten Ablagerungsräume, in welche sich die

beiden Riffkomplexe gliedern lassen:

1. zentrales Riffareal mit Ausbildung von Riffknospen, welche durch mit Riffsanden gefüllte Kanäle voneinander getrennt sind;
2. luvseitiger, riffnaher Riffhang;
3. luvseitiger rifferner Riffhang;
4. leeseitiger Riffhang und
5. umgebendes Kössener Becken.

Eine Aufspaltung der Faziestypen unter Berücksichtigung charakterisierender biogener Komponenten und weiterer Gefügemerkmale ergibt insgesamt 15 Mikrofaziestypen.

In Tab. 2 sind die Mikrofaziestypen einerseits und die zu ihrer Aufstellung herangezogenen Mikrofazies-Indikatoren andererseits dargestellt, wie sie sich aus der halbquantitativen Auswertung des Schliffmaterials ergaben.

Die 5 übergeordneten Begriffe bezeichnen die wichtigsten, auf jeweils einen Ablagerungsraum bezogenen Fazieseinheiten. Die Namengebung erfolgt daher möglichst allgemein, ohne daß einer bestimmten Kalkklassifikation der Vorzug gegeben wurde. Die durch Untergliederung entstandenen Mikrofazies-Typen kennzeichnen dagegen nur einen Teilbereich, eine spezielle Ausbildung, innerhalb dieser Faziesräume, welcher durch das Vorherrschen signifikanter Organismen oder Gefüge definiert ist. Um sowohl die Zusammensetzung der Komponenten als auch das Gefüge hinreichend zu charakterisieren, erscheint es notwendig, die Nomenklatur von FOLK (1962) und DUNHAM (1962) bzw. EMBRY & KLOVAN (1972) parallel zu benutzen.

## 5.1 BIOLITHIT-FAZIES

Das zentrale Riffareal ist unter allen Ablagerungsräumen des Riffkomplexes derjenige mit der größten Vielgestaltigkeit seiner Sedimente. In ihrer Gesamtheit sind die Gesteine als Biolithit bzw. als framestone i.w.S. zu bezeichnen. Da sich aber das zentrale Riffgebiet aus einzelnen, meist isolierten Riffknospen (patch reefs) zusammen-

setzt, müssen bei der Beschreibung und Klassifizierung seiner Sedimente folgende Faziesräume unterschieden werden:

1. Der Bereich der Riffknospen mit organisch konstruiertem Riffgerüst. Die überwiegend durch Tätigkeit der Riffbauer entstandenen Ablagerungen werden als Biolithit bzw. framestone i.e.S. angesprochen (I/A-D).
2. Mit detritischen Riffsanden gefüllte Wannentrennen die einzelnen Riffknospen voneinander. Die Sedimente werden als arenitische Riffdetrituskalke bezeichnet, in Anlehnung an die "Reef Calcarenite Fazies" bei OHLEN (1959:90-94) (entspricht der onkoidischen Riffdetritusfazies, II).

Wenden wir uns zunächst den Riffknospen als den tragenden Elementen des zentralen Riffareales zu, so wird deutlich, daß die Beschäftigung mit ihnen sowohl eine geologische als auch eine biologische Betrachtungsweise zuläßt:

- a) Vom geologischen Standpunkt aus gesehen wird eine in situ entstandene Ablagerung als fossiler, in sich geschlossener Körper betrachtet und die Riffbildner als wichtigster, gefügeb bestimmender Bestandteil bei der Sedimentbildung angesehen. Hierauf basiert die Namengebung. Demzufolge können wir das entstehende Gestein als boundstone, in unserem speziellen Fall als framestone ansprechen.
- b) Biologische Untersuchungen beschäftigen sich dagegen mit dem noch lebenden Riff. Die Riffbildner sind nicht Bestandteil des Sedimentes, sondern lebende Organismen. Sie bauen einen komplexen, in sich reich gegliederten Biotop auf, der von anderen Organismen bewohnt wird und dessen Hohlräume mit Sediment verfüllt werden. Als Sediment wird also nur das Lockermaterial verstanden und auch als solches bezeichnet. Die Sedimente innerhalb des Riffgerüsts würden dann im unverfestigten Zustand Namen wie "Kalkschlamm" oder "Foraminiferen-Kalksand", im verfestigten Zustand Namen wie "mudstone" oder "Biosparit" erhalten.

	Biolithit-Fazies			Onkoid-Fazies	Algen-Foraminiferen-Fazies		Detritus-Schlamm-Fazies		Becken-Fazies ( Kössener Schichten )						
	I/A	I/B	I/C	I/D	II	III/A	III/B	III/C	IV/A	IV/B	IV/C	V/A	V/B	V/C	V/D
Mikrit															
Sparit	(x)	x	(x)	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	(x)	x
Resedimente	x		x		x	x	x	x						x	x
Peloide	x	x	x		x	x	x	xx						x	xx
skelett. Onkoide					xx										
Aggregatkörner					x	x	x								
Mikritrinden	(x)			xx	xx	x	x	(x)							
Ooide															
Riffbildner-Detr.	x		(x)		xx										x
Riffbildner i. situ	xx	xx	xx	xx	(x)				(x)					(x)	
Dasycladaceen	(x)			x	x	xx	x	(x)							
Solenoporaceen	x			x	xx	(x)	x			xx					
porostrom. Cyanoph.				x	x	xx	x								
Schalen/Echinod.				x	x	xx	x	(x)							
Involutinidae	x			x	x	xx	x								xx
Problem. A OHL. v. a.	x			xx	xx										x
Alpinophragmium	xx			x	(x)										
Miliolidae		x	xx												
Mikrotubus u.a.		xx	xx												(x)

Tab. 2 Übersicht über die unterscheidbaren Fazies-Einheiten und Mikrofazies-Typen und die zu ihrer Charakterisierung verwendeten mikrofazialen Merkmale. Es bedeuten: XX = charakterisierendes Merkmal; X = häufiges Merkmal; (X) = auftretendes Merkmal.

Composition of the facies units and the microfacies types, which can be distinguished, and of their characteristic elements. XX = characteristic feature; X = frequent feature; (X) = appearing feature.

Wollen wir uns bei der Analyse fossiler Riffstrukturen mit palökologischen Fragen auseinandersetzen, so ist es unerlässlich, die beiden in a) und b) erläuterten Inhalte des einen Begriffes Sediment klar voneinander zu unterscheiden. Diesem Umstand Rechnung tragend werden bei einer Differenzierung der Sedimente des Riffgerüsts (Biolithit bzw. framestone) die faziell zu trennenden Sedimenttypen in den Zwischenräumen des Gerüsts durch eigene Bezeichnungen charakterisiert. Die verschiedenen Erscheinungsformen der Gesteine des zentralen Riffareals werden unter der Sammelbezeichnung Biolithit bzw. boundstone zusammengefaßt.

Da in erster Linie von Korallen und Kalkschwämmen, aber auch von Hydrozoen und Kalkalgen ein echtes Riffgerüst aufgebaut wird, ist eine differenzierte Ansprache als framestone möglich. Die Gerüstbildner innerhalb der Riffknospen befinden sich zumeist noch in Lebendstellung und liegen nur selten umgestürzt und transportiert im Sediment.

Es lassen sich zwei Typen der Gerüstbildung unterscheiden:

1. Framestone mit geringer biogener Anlagerung: Gerüstbildner sind phaceloide und dendroide Korallenkolonien. Die biogene Anlagerung wird nur durch Inkrustierung der primären Riffgerüstbildner durch Epizoen und Epiphyten bewirkt.
  - Korallen-Biolithit bzw. "coral framestone".
2. Framestone mit starker biogener Anlagerung: Biogene Anlagerung einerseits durch Aufwachsen der Riffbildner aufeinander, andererseits durch ihre Sekundärbesiedlung durch Mikroorganismen.
  - Kalkschwamm-Hydrozoen-Einzelkorallen-Biolithit bzw. "calcisponge-hydrozoan-single coral-framestone".

Nach Grundmasse, Komponenten und Anlagerungsgefüge können die Sedimente, welche innerhalb der Riffknospen die verbleibenden Hohlräume zwischen den Gerüstbildnern ausfüllen, in 4 mikrofazielle Typen getrennt werden. Diese mikrofaziell definierten Sedimenttypen sind an charakteristische Assoziationen der Riffbildner gebunden und helfen bei der ökologischen Interpretation der ein-

zelnen Riffbiotope.

#### I/A. Biopelsparit (packstone bis grainstone) - Taf.7/3

Riffdetritus, Algenreste (Solenoporaceen und Dasycladaceen), Bruch von *Alpinophragmium*, Peloide und Resedimente bilden das Sediment zwischen Korallenstöcken und den einzelnen Koralliten. Die Foraminiferenfauna zeigt eine sehr charakteristische Zusammensetzung mit der inkrustierenden Form *Alpinophragmium*, außerdem mit den Gattungen "*Tetrataxis*", *Glomospira*, *Trochammina*, den Duostominidae und Involutin (Taf.7/3). Sie ist mit derjenigen der Riffdetritussande zwischen den Riffknospen und den Sedimenten der oberen, luvseitigen Riffflanke vergleichbar. Die Komponenten sind arenitisch, gut sortiert und liegen in meist sparitischer, in Komponentenzwickeln auch in mikritischer Grundmasse. Das Gefüge weist grain-support auf. Korngrößen der Komponenten und Homogenität der Sedimente in den Korallenstöcken sind von ihrer Exposition und Dichte der Koralliten abhängig.

Die Sedimente sind generell mit denjenigen der Onkoidfazies (II) vergleichbar, zeigen aber sehr viel weniger biogene Mumienbildung durch *Bacinella*-Onkoide als diese. Sie gelangten in den höchst-energetischen Bereichen innerhalb der Riffknospen zum Absatz.

#### I/B. Biogenführender Mikrit (mudstone)

Das Sediment ist ein meist homogener, fossilarmer Mikrit bis Mikrosparit. Häufig kommt es durch krustenbildende Mikroorganismen (z.B. Lagen von *Microtubus* oder spongiostromaten Cyanophyceen) zur Sedimentanlagerung. Der Kalkschlamm zwischen den Riffbildnern ist nahezu fossilleer bis auf zarte Ostracodenschalen und vereinzelte Foraminiferen keiner bevorzugten Gruppe. Nicht nur die Riffbildner in diesen Sedimenten zeigen starke biogene Anbohrung durch lithophage Muscheln, sondern auch das fossile, aus Gerüstbildnern und Lockersedimenten aufgebaute Gestein wurde in einem späteren Stadium noch einmal von Bohrmuscheln befallen.

Das Sediment ist charakteristisch für Kalkschwamm- und Hydrozoen/Tabulozoen-Biozönosen in Ruhigwassergebieten der zentralen

Teile von Riffknospen (Taf.12/4).

I/C. Pelbiosparit (feinarenitischer grainstone) - Taf. 7/8

Peloide und *Muranella sphaerica* stellen neben Massenvorkommen von Foraminiferen (überwiegend vagil-benthonische Porzellanschaler, *Lituosepta* und biserialer Sandschaler) die wichtigsten Komponenten dieses Sedimenttyps dar. Häufig zeigen sie eine gradierte Schichtung und liegen, sich gegenseitig abstützend (grain-support), in mikrosparitischer Grundmasse. Das Sediment in dieser Reinheit ist auf kleine, scharf begrenzte Riffhöhlen und Kanäle im zentral gelegenen Teil von Riffknospen beschränkt (Taf.7/8). In differenzierterer Zusammensetzung (Bruch von Riffbildnern, zahlreiche, zum Teil sessile Mikroorganismen) ist es in allen locker besiedelten, heterogen zusammengesetzten Gemeinschaften des zentralen Riffes (Einzelkorallen-Hydrozoen-Tabulozoen-Schwamm-Assoziationen) anzutreffen.

I/D. Bunter Biomikrit (wackestone) - Taf.10/3

Dieses Sediment ist auf das zentrale Riffareal des Adnet-Riffes beschränkt und kennzeichnet die rot/grün gefärbten lutitischen Kalke einzelner Riffknospen. Die Grundmasse ist homogen mikritisch und zeigt stellenweise beginnende Kornvergrößerung. Typische biogene Komponenten sind Solenoporaceenknollen, Bruch von Dasycladaceen, zahlreiche Echinodermen (Echiniden und Holothurien), unter den Foraminiferen dickschalige lagenide Formen und große Sigmoiden und ein teilweiser Bewuchs der Riffbildner und Sedimentpartikel durch Problematikum A OHLEN (Taf.13/1). Hinzu kommen graue, aus Riffdetritus bestehende Intraklasten aus dem Riffkern. Auffallend ist der hohe Anteil an Rindenkörnern (micrite envelopes), entstanden durch die bohrende Tätigkeit von Algen und/oder Pilzen. Die Größe der noch erkennbaren Bohrlöcher läßt auf ihre Entstehung durch endolithische Algen schließen (Taf.17/5). Die Konzentration der Mikritrinden auf diesen Mikrofaziestyp in Verbindung mit ihrer Beschränkung auf bestimmte Riffbiozöosen (Riffknospen), mit der Buntfärbung der Sedimente, mit dem Dominieren dickschaliger Milioliden, Echiniden

und Holothurien, der starken Lösung und anschließenden sedimentären Verfüllungen von Koralliten und dem Auftreten deutlicher Lösungsflächen (Taf.4/3 und Taf.4/4) läßt vermuten, daß diese Biotope zumindest teilweise im Auftauchbereich gelegen haben.

5.2 ONKOIDISCHE RIFFDETRITUS-FAZIES BZW. ONKOID-FAZIES (II) - Taf. 6/4

Überwiegend sparitischer, in Komponenten zwickeln auch mikritischer Kalk mit Schutt von Rifforganismen, Resedimenten (Taf.8/5), Aggregatkörnern (Taf.8/6) und strukturlosen Schlammkörnern (Peloiden) kennzeichnet die Sedimente dieser Fazies. Der größte Anteil des Riffschuttes wird von phaceloiden und massiven Stockkorallen gestellt, also denjenigen Gerüstbildnern, welche die Ränder der Riffknospen im zentralen Riffareal und kleinere Knospen des oberen Riffhanges selbst besiedelt haben. Nicht zu finden sind dagegen Bruchstücke von Kalkschwämmen, Hydrozoen und Tabulozoen, womit ein Hinweis auf die geringere Wasserenergie in den Zentralteilen der Riffknospen gegeben ist. Neben Riffschutt treten häufig Kalkalgen (an erster Stelle Solenoporaceen, daneben auch Cayeuxien und Dasycladaceen) auf; das zum Teil massenhafte Vorkommen der Solenoporaceenknollen spricht für ihre Autochthonie bzw. Parautochthonie. Die Foraminiferenfauna entspricht derjenigen der Biopel-sparite innerhalb des Riffgerüsts (I/A) und der detritischen Riffsande zwischen den einzelnen Riffknospen. Die Involutinen nehmen an Häufigkeit zu, während *Alpinophragmium* nur noch in Bruchstücken auftritt.

Größerer Riffschutt ist fast ausnahmslos durch Problematikum A OHLEN und *Bacinella irregularis* umkrustet. Die beiden Arten können zusätzlich auch große, im Durchmesser bis zu 10 cm betragende Knollen bilden, die in ihrer Struktur auffallend den meist aus Corallinaceen aufgebauten Algenknollen der Gegenwart (z.B. *Lithothamnium*) gleichen. BOSELLINI & GINSBURG (1971) haben äußere Form und interne Struktur rezenter Algen-

knollen untersucht und eine Definition der verschiedenen Typen gegeben. Als Onkoide i.e.S. werden alle Algen-Stromatolithen bezeichnet, in welchen die Sedimentpartikel durch schleimige Algenmatten gebunden wurden. Als Rhodolithen (besser erscheint eine Verwendung des Ausdruckes *skeletal oncolite*) definieren sie diejenigen Algenknollen, bei welchen die Karbonatanlagerung durch chemische Fällung um die einzelnen Algenfilamente herum entsteht. Bevorzugt werden Rhodolithen von Corallinaceen aufgebaut, doch können gleich strukturierte Algenknollen auch von Chlorophyceen und Cyanophyceen gebildet werden. Nach BOSSELINI & GINSBURG (1971) kennzeichnen sphaeroidische Formen mit glatter Oberfläche und laminarer Internstruktur eine häufige Bewegung der Rhodolithen, während abgeflachte Formen mit unregelmäßiger Oberfläche und columnarer Internstruktur für nicht bewegte Rhodolithen charakteristisch sind. Alle größeren Knollen zeigen im Innern ein laminares Stadium, welches mit einsetzender Bewegungsunfähigkeit von einer columnaren Schicht abgelöst wird.

Ähnliche, durch mechanische Einwirkung gesteuerte Internstrukturen müßten auch bei Algenknollen anderer Taxa wiedergefunden sein, so z.B. bei den aus Problematikum A OHLEN und *Bacinella irregularis* (?gealtertes Problematikum A OHLEN) aufgebauten Knollen der Onkoid-Fazies.

1. Dünne Krusten an Bruchstücken von Riffbildnern passen sich den Unebenheiten des Substrates an, gleichen sie durch das Hinzufügen neuer Kammern erst allmählich aus. Es werden ausschließlich Sedimentpartikel mit ruditischen Korngrößen umkrustet (Taf.7/2).
2. Kleinere Algenknollen von wenigen cm Durchmesser zeigen eine laminaire Internanlagerung der Kammern in einzelnen Reihen.
3. Faustgroße Knollen lassen zumindest an der Peripherie (beginnend mit rund 5 cm Durchmesser) eine columnare Internstruktur erkennen (Taf.6/4). Die "Rhodolithen" scheinen dann einseitig abgeflacht zu sein.

Die bis zu einer beträchtlichen Größe durch allseitige Umkrustung entstandenen "skeletal oncolites" (es konnten mindestens 10 Generationen übereinander gezählt werden) sind Ausdruck für die hohe Wasserenergie, die in diesem Sedimentationsraum geherrscht hat. Da weniger einseitig gerichtete Strömung als vielmehr Turbulenz (Wellenbewegung) zur Bildung von Onkoiden am Ort geführt hat, werden für die Knollen dieses Ausmaßes Bildungstiefen oberhalb der Wellenbasis angenommen. Sie sind auf das Adneter Riffgebiet beschränkt.

Sandschalige, inkrustierende Foraminiferen überwuchern zum Teil gemeinsam mit Problematikum A OHLEN und Blaualgen das Sediment und binden es, so daß lokal begrenzte Sedimentgefüge vom Typ eines Bindstones entstehen können (Taf.7/1).

Große, ein- und zweiklappige Megalodonten treten speziell in dieser Fazies im Adneter Riffkomplex auf (vgl. Kap. 12).

Die Korngrößen von Peloiden und Intra-klasten sind arenitisch, diejenigen der Fragmente von Riffbildnern und umkrusteten Komponenten ruditisch. Das Sediment ist schlecht sortiert. Das Gestein ist als Bioonkosparit oder als onkoidischer pack- bis grainstone, häufig sogar als rudstone zu bezeichnen.

### 5.3 ALGEN - FORAMINIFEREN - DETRITUS - FAZIES (III)

Die Sedimente dieser Fazies sind überwiegend Biointrasparite, seltener auch Biointramikrite mit Kalkalgen ("Cayeuxien", Dasycladaceen und seltener Solenoporaceen), Foraminiferen (Involutinen, *Triasina* und *Trocholina* als faziesanzeigende Formen), Aggregatkörnern, Peloiden und seltener auch Resedimenten, Detritus von Riffgerüstbildnern fehlt nahezu vollständig, der Ablagerungsraum wird durch das eigentliche Riff kaum beeinflusst.

Korngrößen der Komponenten liegen meist im arenitischen Bereich, die "Cayeuxien" er-

reichen Durchmesser von 5 mm. Das Komponentengefüge weist grain support auf.

Nach der wechselnden Zusammensetzung der Komponenten können 3 Mikrofaziestypen ausgedehnt werden. Jeder Typ ist durch ein oder zwei Taxa gekennzeichnet.

III/A. Foraminiferen-Cayeuxien-Biointrasparit (foraminiferal-Cayeuxia packstone/grainstone - Taf.8/6

Die Foraminiferen herrschen mit den Gattungen *Involutina*, *Triasina* und *Trocholina*, die Cayeuxien mit verschiedenen Formtypen in diesen meist sparitischen Sedimenten vor. Neben den genannten wichtigsten Foraminiferengattungen treten auch Duostominiden und Glomospiren häufiger auf. Dasycladaceen sind im allgemeinen weniger zahlreich anzutreffen, es dominiert die Art *Heteroporella zankli*. Besonders im Kirchbruch von Adnet kommt es zu Massenanhäufungen von *Diplopora adnetensis* in diesen Sedimenten. Die Dasycladaceen, aber auch die Cayeuxien, zeigen eine intensive Mikritisierung (micrite envelops) bis zur Ausbildung von Bahamiten (Taf.8/8). Peloiden überwiegen gegenüber Aggregatkörnern und resedimentiertem Kalkschlamm. Die Komponenten sind arenitisch, selten ruditisch. Sie zeigen grain-support (Taf.6/3, 7/4, 7/5).

III/B. Algen-Foraminiferen-Biointrasparit (Solenoporacean-foraminiferal packstone/grainstone)

In diesem Sedimenttyp treten die Cayeuxien, Dasycladaceen und auch die im Typ III/a so bezeichneten Foraminiferen hinter den nun gehäuft auftretenden Solenoporaceen zurück. Das Sediment ist reich an Peloiden, entstanden durch feinsten Zerrieb biogener Komponenten. Schutt von Riffbildnern fehlt. Die Grundmasse ist überwiegend mikritisch. Die Komponentengröße liegt überwiegend im arenitischen Bereich.

III/C. Pelbiosparit mit Foraminiferen (foraminiferal grainstone)

In der sparitischen Grundmasse überwiegen bei weitem nicht gerundete Schlammkörner (Peloiden). Foraminiferen sind im allgemeinen häufig, es überwiegen kleine sandschalige

ge Formen (*Trochammina*), auch Involutinen kommen vereinzelt vor. Sehr häufig sind in diesen Sedimenten Bruchstücke von Dasycladaceen-Thalli zu finden. Die Korngrößen liegen im Arenitbereich, diejenigen der Dasycladaceen und Involutinen im feinruditischen Bereich. Die Komponenten sind gegenüber denjenigen der beiden anderen Mikrofaziestypen auffallend gut sortiert (Taf.7/6).

Das seltene Auftreten transportierter Bruchstücke von Riffbildnern spricht für eine rifferne Position des Ablagerungsraumes. Die Größe der Intraklasten nimmt mit zunehmender Entfernung vom Riff ab, bis im Sedimenttyp III/c als dem weitaus entfernt gelegenen Sedimentationsgebiet nur noch unbestimmbare, gut sortierte Schlammkörner (Peloiden) auftreten.

Das Vorherrschen bestimmter Organismengruppen in einzelnen kleineren Arealen ist durch die fleckenhafte Besiedlung des Sedimentes begründet. Dabei wird vorausgesetzt, daß es sich um bodenständige, also autochthone Floren und Faunen handelt. Es können Bereiche mit einem Überwiegen von Involutinen, von Triasinen, von Dasycladaceen (*Diplopora adnetensis*) und Cayeuxien voneinander abgegrenzt werden.

Inkrustierung der Komponenten ist auf Nubecularien und vereinzelt sandschalige Foraminiferen beschränkt. Mikritrinden sind besonders häufig um Algen (Dasycladaceen, auch Solenoporaceen und Cayeuxien) zu beobachten, erreichen aber nicht die gleiche Häufigkeit wie im Mikrofaziestyp I/D des zentralen Riffes.

Sedimente mit einer hohen Beteiligung der Dasycladaceen und Solenoporaceen sind mikritreicher als solche mit einem Vorherrschen von Involutinen und Cayeuxien. Schalenreiche Kalke zeigen ebenfalls einen hohen Mikritgehalt.

Auffallend ist die Ähnlichkeit in Komponentenverteilung und Sedimentgefüge sowohl der onkoidischen Riffdetritus-Fazies als auch der Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies mit den gebankten Dachsteinkalken der im S gelegenen Karbonatplattform. Dabei

zeigt die onkoidische Riffdetritus-Fazies die größte Übereinstimmung mit den Sedimenten des riffnahen Rückriffs (vgl. die Ausbildung der Rückriff-Sedimente des Hohen Gölls, ZANKL 1969:76-77), während die Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies mit riff-fernen Sedimenten die größten Gemeinsamkeiten besitzt (der Name der Fazies wurde in Anlehnung an vergleichbare Sedimenttypen bei PILLER 1976:121-122) gewählt.

#### 5.4 DETRITUS - SCHLAMM - FAZIES (IV)

Die Sedimente dieser Fazies besitzen eine überwiegend mikritische Grundmasse, welche durch feinst zerriebene Schlammkörner und biogene Partikel gebildet wird. Größere Fragmente von Riffbildnern treten nicht sehr häufig auf, bezeichnenderweise ist aber im Vergleich zur onkoidischen Riffdetritus-Fazies der Anteil an Bruchstücken von Schwämmen und Hydrozoen unter ihnen sehr viel höher. Größer ist außerdem der Gehalt an milioliden Foraminiferen (Planinvolutinen als sessile Formen, Galeanellen und zartschalige Ophthalmidien), wenn auch *Trochammina* und Duostominiden in diesen Sedimenten vorherrschen. Hiermit wird eine Beziehung zu den "rückseitigen", geschützten Bereichen der Riffknospen aufzeigt.

Wichtigste biogene Komponenten sind Schalen von Muscheln und Brachiopoden und Echinodermenreste (im Gegensatz zu den Echiniden im zentralen Riff sind die Crinoiden in diesen Kalken am häufigsten anzutreffen). Besonders in Riffnähe können sie reine Muschelschille und Crinoidenbänke aufbauen. Peloide bilden den schlammigen Anteil des Sedimentes, Intraklasten fehlen vollständig.

Bei Außerachtlassen der Schalen liegt die Komponentengröße im arenitischen Bereich, das Gefüge zeigt außerhalb von Muschel- und Brachiopodenschillen mud-support.

#### IV/A. Biomikrit mit wenig Riffdetritus (detrital wackestone) - Taf.8/1

In mikritischer, stellenweise auch mi-

krosparitischer Grundmasse überwiegen Schalen- und Echinodermenreste. Der Riffdetritus ist stets feinkörnig. Peloide (aufgearbeiteter Feinschlamm und mikritisierte Biogene) bilden die wichtigsten abiogenen Komponenten. Die Korngrößen liegen im Arenitbereich, das Gefüge zeigt mud-support (Taf. 8/2). Geländeansprache: mittelgrauer Feinschuttkalk.

#### IV/B. Solenoporaceenführende Biomikrit mit Riffdetritus (detrital Solenoporaceenwackestone) - Taf.8/3

Dieser Mikrofaziestyp unterscheidet sich von IV/A durch das zusätzliche Auftreten zahlreicher, meist randlich mikritisierter Solenoporaceen-Knollen. Höher ist zudem der Gehalt an ebenfalls häufig mikritisiertem Riffdetritus. Die Komponenten sind größer als in IV/A., liegen aber auch im Arenitbereich (Taf.8/3).

#### IV/C. Lumachellen-Echinodermen-Mikrit bis Sparit (coquina)

Das Sediment wird ausschließlich aus Lumachellen und Echinodermenfragmenten aufgebaut. In der mikritischen Grundmasse (unterhalb der Schalen sind häufig Geopetalgefüge ausgebildet) kommt es zu Massenansammlungen jeweils einer Foraminiferenart (Nubecularien, *Trochammina*, *Planinvolutina*, Duostominidae).

#### 5.5 BECKENFAZIES (KÖSSENER SCHICHTEN (V))

Unter dieser Sammelbezeichnung werden alle diejenigen Ablagerungen zusammengefaßt, welche die Riffstrukturen umgeben (und unterlagern), von ihnen aber in ihrer Entstehung nicht beeinflußt worden sind.

Nicht nur die Sedimente im Liegenden des Röteland-Riffes, sondern auch die beiden Riffstrukturen zeitlich entsprechenden Ablagerungen der fort dauernden Beckenfazies zeigen die Ausbildung eines leichten Bodenreliefs, welches sich in der Differenzierung seiner Sedimente in verschiedene Mikrofaziestypen ausdrückt.



Allen Sedimenttypen ist das Vorherrschen mikritischer Grundmasse gemeinsam. Da die Bearbeitung der Kössener Schichten nur insoweit Gegenstand der Untersuchungen ist, als sie zum Verständnis der Oberrhät-Riffkomplexe beiträgt, soll nur kurz auf die verschiedenen mikrofaziellen Sedimenttypen eingegangen werden.

V/A. Kössener Biostrome (Thecosmilian biostromal reefs) - Biolithit bis Biomikrit (framestone/wackestone)

Überwiegend dendroide Gerüstbildner (*Thecosmilia clathrata* Typ B, *Thamasteria* und *Spongiomorpha ramosa*) bilden lockere Kolonieverbände in mikritischen Sedimenten. Im besonderen die dünnen Thecosmilien-Koralliten liegen häufig als Detritus vor. Die Mikrofauna besteht aus dünnchaligen Ostracoden und meist zartschaligen Foraminiferen, unter denen die Lageniden, Trochamminen und Ophthalmidien vorherrschen. Hoch ist der Gehalt an Schalenfragmenten (meist Brachiopoden), welche ebenso wie die Korallen häufig biogene Anbohrungen zeigen.

Eine Gliederung der Riffbildungen in verschiedene Faziesbereiche, wie sie in den großen biohermalen Riffstrukturen auftritt, scheint nicht ausgebildet zu sein (vgl. Kap. 7 und 8).

V/B. Biomikrit mit Detritus und Bioturbation (detrital, bioturbated wackestone  
Taf. 8/2

Gut gebankte Kalke mit Schalenresten von Brachiopoden und Muscheln, Echinodermen und einer reichen Mikrofauna, bestehend aus Ostracoden und Foraminiferen (lagenide Formen, *Trochammina*, Nubecularien, vereinzelt Duostominiden und Endothyren). Starke Anbohrung des biogenen Detritus. Bioturbation (Fraßspuren von 1 cm Durchmesser) tritt besonders häufig in mergeligen Kalken mit hohem Bitumengehalt auf (Taf.8/2). Aufgearbeitete Biogene, echte Kotpillen und Schlammkörner unbekannter Herkunft seien unter dem Ausdruck Peloiden zusammengefaßt, sie bilden den schlammigen Anteil der Sedimente.

Dieser Mikrofaziestyp stellt den Über-

gang zu den Sedimenten der Detritus-Schlammfazies (IV/A.) her.

V/C. Pelmikrit bis -mikrosparit (mudstone oder packstone) - Taf.8/4

In mikritischer bis mikrosparitischer Grundmasse liegen dicht gepackte Peloiden (Krümelstruktur nach BATHURST, 1971). Biogene sind ausschließlich durch feinschalige Ostracoden und Foraminiferen (Lageniden, *Trochammina*, *Agathammina*) vertreten. Die Korngrößen liegen im Siltitbereich (Taf.8/4).

V/D. Lumachellen und Ooidkalke - Taf. 3/2

Die Sedimente dieses Typs sind als Bio- und Oomikrite bis -sparite bzw. als pack- bis grainstones anzusprechen.

Lumachellen: Überwiegend mikritische Kalke mit Brachiopodenschillen; teilweise mikritischer Kalkschlamm ausgewaschen und durch Sparit ersetzt.

Ooidkalke: Einfachooide mit zweischichtiger Schale und biogenem Kern. Dieser wird von Foraminiferen (überwiegend Involutinen und Glomospiren), von Schalenresten und seltener von kleinen Gastropoden gestellt. In Abhängigkeit von der Lagerungsdichte der Ooide ist die Grundmasse mikritisch (mud-support-wackestone) oder sparitisch (grain-support-pack- bis grainstone) ausgebildet (Taf.3/2).

5.6 VERTEILUNG DER FAZIESBEREICHE INNERHALB DER RIFFKOMPLEXE

Die mikrofazielle Typisierung der in den beiden Riffkomplexen auftretenden Sedimente gibt in Verbindung mit ihrer räumlichen Verteilung Aufschlüsse über die paläogeographische Gliederung des Ablagerungsraumes. Die wichtigsten faziestypisierenden Faktoren und ihr Auftreten in den einzelnen Sedimenttypen sind in Tab.2 zusammengestellt.

a) Röteland-Riffkomplex (Abb. 2)

Die Riffstruktur der Röteland läßt eine deutliche vertikale Zonierung in verschiedenen Entwicklungsstadien mit charakteristischer Sedimentation (vgl. Kap.4). erkennen.

Im oberen Entwicklungsabschnitt ist zusätzlich mit der Ausbildung eines echten, wellenresistenten Riffes eine laterale Differenzierung der Riffstruktur in einzelne Faziesbereiche gegeben. Die Anlage der Faziesräume ist SSW-NNE-orientiert (Abb. 2).

1. Den innersten Teil des Riffkomplexes nimmt die zentrale Riff-Fazies ein. Sie enthält das "lebende Riff" mit Riffbildnern in Lebendstellung, starker biogener Anlagerung und Ausbildung von Riffhöhlen. Riffknospen, entstanden durch die Konstruktion eines wellenresistenten organischen Riffgerüsts, sind durch Areale mit onkoidischen Riffdetrituskalken getrennt.
2. Die onkoidische Riffdetritus-Fazies ist dem Bereich mit Riffknospen im S vorgelegt. Die arenitischen bis ruditischen, schlecht sortierten und stark umkrusteten Schuttkalke kennzeichnen den strömungsexponierten, luvseitigen oberen Riffhang. Sie können mit den Sedimenten des Faziesgürtels 6 ("winnowed edge sands") bei WILSON (1975:351) verglichen werden. Der Ablagerungsbereich liegt annähernd auf gleicher Höhe mit demjenigen der Riffknospen und fällt nach S hin ab.
3. Mit zunehmender Entfernung vom "lebenden Riff" nehmen die Korngrößen und der Gehalt an Riffschutt ab, die Sortierung der Komponenten und der Anteil an mikritischer Grundmasse nehmen zu. Es entstehen Algen-Foraminiferen-Detritus-Kalke in den tiefer gelegenen Teilen des luvseitigen Riffhanges. Diese Fazies setzt bereits im unteren Teil der Riffentwicklung ein und ist auch im südlichsten Bereich der Steilwand anzutreffen.
4. Im N greifen Lumachellenbänke und mikritische Riffdetrituskalke der Detritus-Schlamm-Fazies immer wieder auf das zentrale Riffareal über. Mit größerer Entfernung nimmt der Riffdetritus innerhalb

der mikritischen gebankten Kalke immer mehr ab und die Sedimente gehen unmerklich in die Kössener Fazies über. Die Faziesausbildung kennzeichnet den lee-seitigen, vor Strömungseinfluß geschützten Bereich des Riffhanges.

Die gleichen Kalke schließen auch im S an die Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies an und zeigen dort durch das Auftreten zahlreicher Solenoporaceen-Knollen (IV/B.) und randlich mikritisierten Riffschutt höhere Wasserenergie und den Sedimentationseinfluß des zentralen Riffareales an.

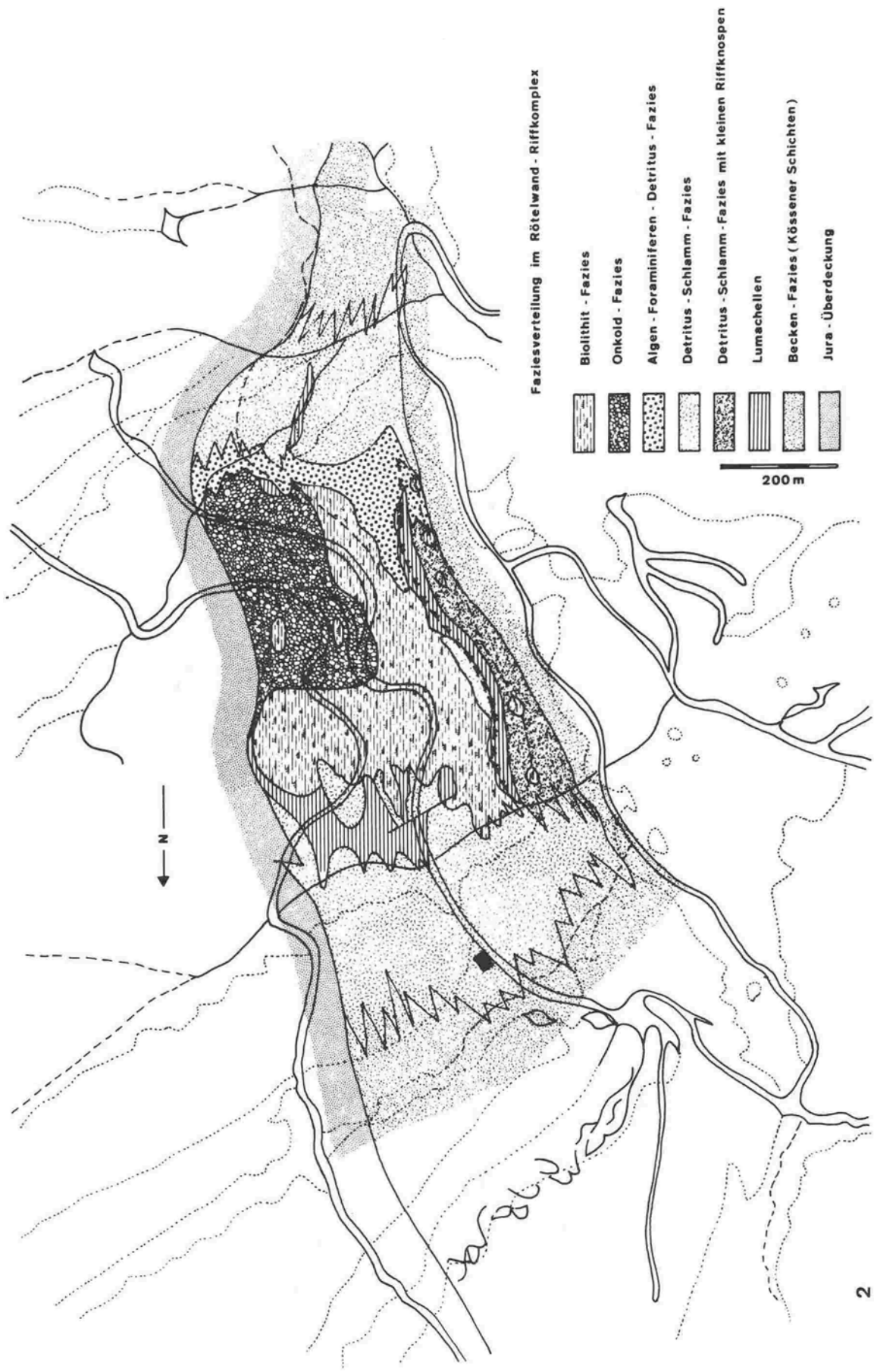
5. Der Riffkomplex verzahnt sich allseitig mit den Kössener Beckensedimenten.
6. Die im Entwicklungsstadium II der Riffstruktur (Ausbildung eines Schlammbügels) abgelagerten Sedimente entsprechen in ihrer mikrofazialen Ausbildung denjenigen der Detritus-Schlamm-Fazies mit wackestones, denen vereinzelt echte framestones in Form kleiner Riffknospen eingeschaltet sein können.

#### b) Adneter Riffkomplex (Abb. 3)

Der Adneter Riffkomplex läßt sich in seinem oberen Entwicklungsabschnitt in zwei größere patch-reefs, das Adnet-Riff s.str. und das Guggen-Riff untergliedern, die sich ihrerseits wieder aus einzelnen kleineren Riffknospen zusammensetzen (Abb. 3). Im zentralen Teil besonders des Adnet-Riffes stehen die Riffknospen so dicht, daß die Schuttsedimente zwischen ihnen von sehr untergeordneter Bedeutung sind oder sogar vollständig fehlen können.

Allseitig umgeben und voneinander getrennt werden die beiden Riffe durch einen Hof aus Riffschutt. Im folgenden soll nur auf das Adnet-Riff genauer eingegangen werden.

1. Der Riffkomplex setzt sich aus einer großen, heterogen aufgebauten und durch



2

Abb. 2 Verteilung der Fazies-Einheiten im Rötelswand-Riffkomplex. Kartenvorlage: Luftbild Nr. 13663, Bundesamt für Eich- und Vermessungswesen Wien  
 Distribution of the facies units within the Rötelswand-reef complex. Photomap no. 13663 (Bundesamt für Eich- und Vermessungswesen, Wien) used as the base map for geological work.

Schuttareale untergliederten Riffknospe (im Tropfbruch aufgeschlossen) und verschieden kleineren zusammen, die überwiegend im NNW der großen Knospe gelegen sind.

2. Im Gegensatz zum Riff der Rötelwand werden hier die Riffknospen des zentralen Riffbereiches nahezu vollständig von onkoidischen Riffdetritus-Kalken umgeben. Ihr Auftreten konzentriert sich aber auf die S- bis W- Seite des Riffgebietes.
3. Mikritische, schalen- und echinodermenreiche Sedimente der Detritus-Schlammfazies sind im NW und N der Riffknospen anzutreffen. Bedingt durch die große Zahl kleinerer Riffknospen, die hier verstreut im Schuttkalk stecken, zeigen die sie umgebenden Schuttkalke keine sehr einheitliche mikrofazielle Ausbildung. Neben mikritischen Feinschuttkalken findet man so auch Biolithite, onkoidische Riffschuttkalke und Algen-Foraminiferen-Detritus-Kalke.
4. Im S gehen die onkoidischen Riffdetrituskalke über verschiedene Zwischenformen in reine Algen-Foraminiferen-Detritus-Kalke über. Zum überwiegenden Teil liegen sie aber stratigraphisch etwas tiefer als die Sedimente des zentralen Riffes und ihr unmittelbarer Schutthof.
5. Sie bauen die gesamte, von der Ortschaft Waidach aus sichtbare südliche Steilwand der Oberrhät-Scholle auf und sind auch noch im Kirchbruch anzutreffen.
5. Nach N und SE zu gehen die Algen-Foraminiferen-Detritus-Kalke in gut sortierte, arenitische Detrituskalke (III/C) über, welche sich dann mit gebankten Kössener Schichten (fossilführende Pelmikrosprite) verzahnen.

6. Das Guggenriff ist in einen sparitischen Detrituskalk (III/C.) im S, eine zentrale Rifffazies (Biolithit) und eine mikritische Riffdetritus-Fazies im N zu untergliedern. Eine detaillierte Beprobung wurde nicht vorgenommen.

Das Vorherrschen von onkoidischen Riffdetrituskalken und Algen-Foraminiferen-Detritus-Kalken über weite Strecken und ihre fehlende Anordnung in einzelnen, klar aufeinanderfolgenden Zonen läßt vermuten, daß die Reliefunterschiede im Adneter Riffkomplex geringer waren als diejenigen des Rötelwand-Riffes. Bedingt durch die größere Nähe des Riffkomplexes zur Dachsteinplattform (dies wird aus der geographischen Position und der übereinstimmenden Riff-Fauna geschlossen) konnten nicht die gleichen einheitlichen Strömungsverhältnisse vorgelegen haben, die im Rötelwand-Riffkomplex, bedingt durch seine isolierte Position, zu einer rein mechanisch erklärbaren Riffzonierung führen konnten. Alle detritischen und Riffsedimente können im Adneter Riffkomplex als Ablagerungen auf einer wellig untergliederten und zu den Seiten hin abfallenden, aus Dachsteinkalken bestehenden Plattform erklärt werden. Ob diese Plattform direkt an die eigentliche Dachstein-Plattform im S anschloß oder gar ein Teil von ihr war, kann nicht direkt bewiesen werden, da die Oberrhät-Riffkalke gerade im S tektonisch abgeschnitten sind. Ihre Einbeziehung in den Ablagerungsraum der obertriadischen Flachwasserfazies (Dachsteinfazies) wird aber durch die zusätzlichen Unterschiede im Aufbau des eigentlichen Adneter Riffes zu denjenigen des Rötelwand-Riffes wahrscheinlich gemacht.

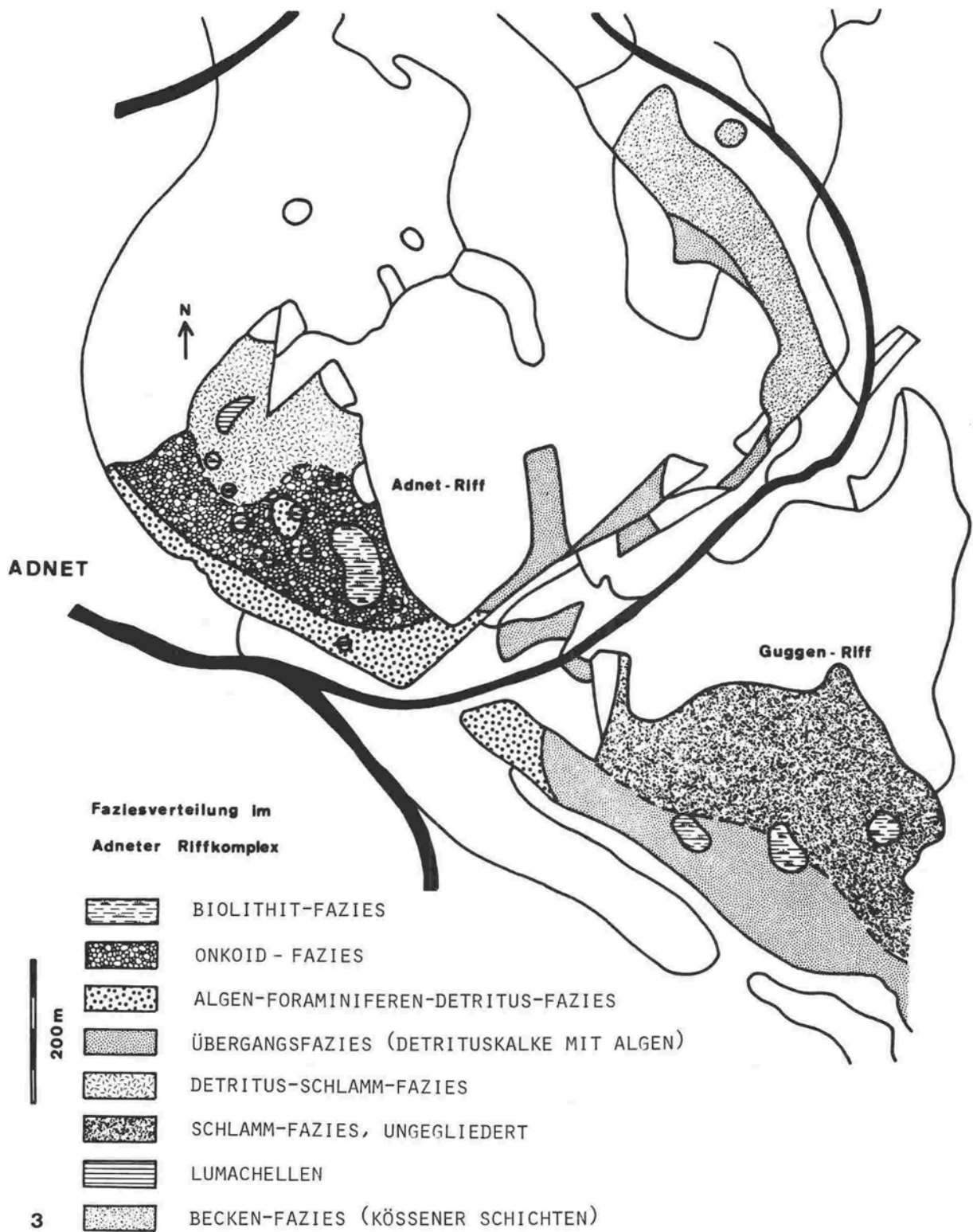


Abb. 3 Verteilung der Fazies-Einheiten im Adneter Riffkomplex. Kartenvorlage: Geologische Karte von Adnet und Umgebung, aufgenommen von MAX SCHLAGER 1954-58, herausgegeben von der Geologischen Bundesanstalt Wien. Als zusätzliche Einheit wurde die für den Adneter Riffkomplex typische "Übergangsfacies" (MF-Typ III/C) ausgeschieden. Sie nimmt eine vermittelnde Stellung zwischen der Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies und den Kössener Beckensedimenten ein.

Distribution of facies unites within the Adnet-reef complex. Base map: geological map of Adnet and surrounding. (M.SCHLAGER 1954-58). The "Übergangsfacies" (transition-facies is connecting the Algal-Foraminiferal-Detritus-Facies with the Kössen basal sediments.

## 6 SYSTEMATISCHE BESCHREIBUNG DER RIFFGERÜSTBILDNER UND RIFFBEWOHNER - DESCRIPTION OF REEF-BUILDING AND REEF-DWELLING ORGANISMS

The scleractinian corals, the hydrozoans, the calcisponges and the heterogenous group of tabulozoans/bryozans take part in the construction of the reef framework with a lot of different species.

The corals are represented by 27 species, belonging to groups of dendroid/phaceloid, of massive (cerioid, thamnasterioid, and plocoid), foliate and solitary growth forms (tab. 3a-d).

The hydrozoans, being of uncertain systematical position, are represented with 6 genera and 12 species (tab.4a - b).

Alltogether 20 species of calcisponges are responsible for the colonization of the central reef area. Most of them belong to the order Sphinctozoa (tab.5 a-c). 13 different forms could be distinguished within the groups of tabulozoans/hydrozoans according to the dimensions of the zooidal pores (tab.6a).

### 6.1 MAKROFAUNA - RIFFGERÜSTBILDNER

#### 6.1.1 SCLERACTINIA BOURNE, 1900

Unter den Riffgerüstbildnern beider Riffe spielen die Korallen die wichtigste Rolle, obwohl den übrigen Organismengruppen (Schwämme, Hydrozoen und Tabulozoen/Bryozoen) eine weitaus größere Bedeutung zukommt als bisher vermutet.

Die Korallen können nach Wuchsform in vier übergeordnete Gruppen ("Lebensformtypen") untergliedert werden:

1. verzweigte, meist großwüchsige Korallenstöcke; zu ihnen gehören die Gattungen *Thecosmilia* MILNE-EDWARDS & HAIME, *Pinacophyllum* FRECH, *Stylophyllum* REUSS und - bedingt - *Astraeomorpha* REUSS;
2. Einzelkorallen: *Montipora* LAMOUROUX,

*Procycololithes* FRECH, *Stylophyllopsis* FRECH und - bedingt - *Stylophyllum* REUSS;

3. massive Stockkorallen von knollig - plattigem Habitus:

*Thamnasteria* LESAUVAGE, *Astraeomorpha* REUSS, *Isastraea* M.EDW.-H., *Astrocoenia* FRECH, *Stephanocoenia* WINKLER, *Actinastraea* ORBIGNY, *Phyllocoenia* MILNE-EDWARDS & HAIME und *Palaeastraea* KÜHN.

4. Stockkorallen mit foliater Wuchsform:

*Seriastrea* SCHÄFER & SENOWBARI-DARYAN.

Mehr als die einzelnen Gattungen und Arten sind die verschiedenen Lebensformtypen an bestimmte Zonen innerhalb der Riffe und der einzelnen Riffknospen gebunden. Hieraus resultieren stets wiederkehrende charakteristische Faunen- und Florenasoziationen. Unter den Gerüstbildnern sind die großwüchsigen, buschförmigen Korallenarten an erster Stelle zu nennen. Sie gestalten den Gesamtbiotop des zentralen Riffbereiches, indem sie ihn untergliedern und eine Fülle von Kleinbiotopen schaffen, welche den Lebensraum der anderen Rifforganismen (Riffbildner und Riffbewohner) darstellen.

Von wenigen, allerdings sehr wichtigen, Ausnahmen abgesehen treten alle beschriebenen Arten in beiden Riffkomplexen auf. Es wird angenommen, daß ausbleibende Funde besonders selten vorkommender Arten in einen der beiden Riffe mehr zufälliger Natur sind. Allerdings lassen sich, was das generelle Vorkommen und die Quantität der wichtigsten Korallenarten betrifft, zwischen den beiden Riffen einige auffallende Unterschiede aufzeigen:

Das Adnet-Riff wird beherrscht von großwüchsigen Stöcken der Art *Thecosmilia clathrata* EMMERICH Typ A; sie sind für die Entstehung eines stark vertikal betonten Riffgerüstes verantwortlich. Zu ihnen gesellen sich an zweiter Stelle die kleineren

Stöcke von *Thecosmilia clathrata* EMMERICH Typ B, welche meist monomikte Dickichte bilden, weiterhin *Astraeomorpha confusa* WINKLER mit knolliger oder ramoser Stockform.

Im Röteland-Riff wird *Thecosmilia clathrata* Form A in Wuchsform und Standort durch "*Thecosmilia*" *cyclica* SCHÄFER & SENOWBARI-DARYAN vertreten. Sie bildet eine enge Lebensgemeinschaft mit anderen hochwüchsigen Korallen wie *Pinacophyllum* und *Stylophyllum*. Kolonien von *Thecosmilia clathrata* Form A wurden selten gefunden. In einzelnen Bereichen der Riffknospen treten die grobkelchigen dendroiden Stockkorallen gegenüber der zarteren *Thecosmilia clathrata* Form B stark in den Hintergrund. Sehr viel größere Bedeutung als in Adnet erlangen auch die massiven, knollig/plattigen Stockkorallen, die in bestimmten Riffbiotopen eine beträchtliche Größe erreichen können. Durch das häufige Auftreten kleinwüchsiger dendroider und knolliger Riffbildner (Korallen, auch Hydrozoen etc.) überwiegt das horizontale gegenüber dem vertikalen Riffwachstum. Nur an wenigen Stellen ist eine dichte vertikale Abfolge hochwüchsiger Korallenstöcke zu beobachten, die Regel ist jedoch eine flächenhafte Anordnung der Korallen und ihre horizontale Gruppierung in verschiedenen Biotopen. Außerdem ist darauf hinzuweisen, daß die Formenvielfalt der Riffbildner des Rötelandriffes (also nicht nur der Korallen, sondern auch der Schwämme, Hydrozoen und Tabulozoen/Bryozoen) diejenige des Adnet-Riffes eindeutig übertrifft.

Viele der hier angeführten Gattungen beziehen sich auf Arten, die erstmals aus dem Jura beschrieben wurden. Insbesondere durch Untersuchungen der mikroskopischen Wandstruktur wird von CUIF (1965, 1972 und 1976) auf die Fragwürdigkeit der von WINKLER (1861), REUSS (1864) und FRECH (1890) aufgestellten Gattungen aufmerksam gemacht und Revisionen vorgeschlagen. Solange die Revision jedoch nicht abgeschlossen ist, ist es zweckmäßig, die alten, von FRECH (1890) und anderen Autoren eingeführten Namen weiterhin zu benutzen, um Mißverständnisse zu vermeiden.

Teilweise wurden Gattungen und Arten nach Wuchsform und Größe untergliedert und gegen-

einander abgegrenzt. Diese Maßnahme erscheint berechtigt, wenn keine Übergänge zwischen benachbarten Formtypen auftreten.

Diejenigen morphologischen Daten, die bei der Bestimmung der einzelnen Arten Berücksichtigung fanden, wurden in Tabelle 3 zusammengefaßt. Hierdurch soll eine zu umfangreiche systematische Darstellung schon bekannter Formen vermieden werden.

#### Unterordnung Faviina VAUGHAN & WELLS, 1943

##### Familie Montlivaltiidae DIETRICH, 1926

*Thecosmilia clathrata* (EMMICH, 1853)  
Form A - Taf. 9/2.

Diese Art kann als wichtigster Riffgerüstbildner des Adnet-Riffes angesehen werden. Sich häufig verzweigende Kelche erzeugen eine weit ausladende buschartige Wuchsform; es treten aber auch zahlreiche Stöcke auf, bei welchen die einzelnen Kelche sehr nah beieinander stehen, parallel verlaufen und durch Stolonen untereinander verbunden sind. Es werden Stockhöhen bis zu 2 m und Stockdurchmesser von 1,5 bis 2,0 m erreicht; meist liegen die Dimensionen aber bei 1 zu 1 m (Höhe zu Breite). Die im Querschnitt runden, seltener auch polygonalen, endständigen Kelche haben Durchmesser von 9 bis 11 mm (meist um 10 mm). Je nach Erhaltungszustand können 60 bis 80 Septen gezählt werden, wobei einzelne Septengenerationen nur an der unterschiedlichen Länge der Septen zu erkennen sind. Dissepimente sind zahlreich und regellos verteilt (im Gegensatz zu *Thecosmilia cyclica*) und fallen jeweils zum Kelchzentrum hin ab. Adnet (sh), Röteland (ss).

*Thecosmilia clathrata* (EMMICH, 1853)  
Form B - Taf. 5/2.

Die stark verzweigten, dendroiden und niedrigwüchsigen Stöcke bilden meist undurchdringliche Dickichte und schließen eine Besiedlung durch andere Riffbildner in der Regel aus. Nebeneinander wachsende Stöcke verzahnen sich untereinander und mit den nachfolgenden Generationen. Die einzelnen Kolo-

nien erreichen Höhen von rund 30 cm und Breiten bis zu 1 m. Bei Stöcken mit parallel laufenden, selten verzweigten Kelchen sind diese häufig durch Querbrücken verbunden. Kolonien mit zahlreichen Verzweigungen der Koralliten erzeugen eine buschartige Wuchsform (vergl. *Thecosmilia clathrata* Typ A). Die endständigen Kelche besitzen nahezu konstante Durchmesser von 5 mm. Ihr Durchmesser liegt bei den Formen der Kössener Biostrome mit rund 4 mm etwas niedriger. Die Septenzahl liegt zwischen 60 und 80, meist verhindert die starke Umkristallisation ihre genaue Bestimmung. Die Septen sind sehr fein, in ihrer Länge und Stärke kaum differenziert und erscheinen im Querschnitt stark gezackt (diese Zähnelung kann auch bei *Thecosmilia clathrata* Typ A beobachtet werden). Zahlreiche Dissepimente liegen zwischen den Septen. Einzelne Septengenerationen sind nur infolge der verschiedenen Septenlängen zu unterscheiden. Adnet (sh), Rötelwand (sh).

*Thecosmilia clathrata* (EMMICH, 1853)  
Form C

Diese Form bildet kleine, 7 bis maximal 10 cm hohe und rund 5 cm breite, stark verzweigte Kolonien. Die 2,5 bis 3,0 mm breiten Kelche liegen endständig. Das Wachstum erfolgt durch einfache Gabelungen; Verzweigungen sind häufig. Stolonen fehlen. Die Septenzahl liegt zwischen 52 und 60, die einzelnen Generationen sind durch Länge und Stärke unterschieden. Die Septen erscheinen im Querschnitt stark gezähnt. Zahlreiche feine Dissepimente sind zwischen ihnen ausgespannt. Adnet (mh), Rötelwand (s).

*Thecosmilia cyclica* SCHÄFER & SENOWBARI-DARYAN, 1978 - Taf. 9/1.

Die Koralle bildet große, phaceloide Stöcke, die Höhen und Breiten über 1 m erreichen können. Ihr Gesamthabitus entspricht demjenigen von *Thecosmilia clathrata* Typ A, wodurch sie mit jener Art besonders im Gelände leicht verwechselt werden kann. Der Durchmesser der endständigen Kelche liegt zwischen 7 und 13 mm, im Durchschnitt rund 2 mm über demjenigen von

*Thecosmilia clathrata* Typ A. Die Kelche sind nie durch Stolonen miteinander verbunden. Die Zahl der Septen beträgt 48 bis 96 in Abhängigkeit von der Kelchgröße (bei 7 mm Ø 48 Septen in 4 Generationen). Die Septen der einzelnen Generationen sind durch unterschiedliche Länge und Stärke unterschieden. Die gut entwickelten, tabularen Dissepimente sind in 2 bis 3 Ringen (Kelchquerschnitt) um das Kelchzentrum angelegt. Stets verbindet der innerste Dissepimentalring die beiden ältesten Septengenerationen. Die epithecale Kelchwand erreicht Stärken bis zu 0,3 mm. Rötelwand (sh).

*Montlivaltia norica* FRECH, 1890  
Taf. 10/1, 11/2

Diese auch im Gelände sehr auffällige Einzelkoralle besitzt einen rundlich-ovalen Kelchquerschnitt und eine Kelchhöhe von mindestens 10 cm. Die Kelchwand ist dünn (0,7 bis 1,0 mm), ihre Außenseite stark gerunzelt. Der Kelchdurchmesser beträgt meist 3,5 bis 4,0 cm, auch kleinere Exemplare kommen vor. Die Zahl der kräftig entwickelten Septen erreicht je nach Gesamtgröße des Individuums 100 bis 140. 4 deutliche Septengenerationen sind nach Länge und Stärke der Septen zu unterscheiden. Die zahlreichen und kräftig ausgebildeten Dissepimente fallen zum Kelchzentrum hin ein. Im Kelchzentrum ist eine deutliche Längsfurche zu erkennen, in welcher die Septen zusammenlaufen. Adnet (sh), Rötelwand (sh).

*Montlivaltia aff. norica* FRECH, 1890  
Taf. 13/3

Die Einzelkoralle besitzt zylindrische, stets ungegabelte Kelche mit einem Durchmesser von 1,5 bis 2,5 mm. Im Gelände wurden auch Exemplare mit Durchmessern bis zu 4 cm beobachtet. Gekennzeichnet ist die Koralle durch die auffallend zahlreichen Septen (rund 240 Septen bei Kelchdurchmessern von 2,5 cm!). Die kräftigen und geraden Septen lassen aufgrund ihrer unterschiedlichen Länge 4 Septengenerationen erkennen. Die erste Septengeneration ist im Kelchzentrum verschmolzen; zusammen mit einer leich-



ten Verbiegung und Eindrehung der Septen entsteht eine Pseudocolumella. Dissepimente sind zahlreich und kräftig entwickelt. Sie liegen ohne Regelung in den Septenzwischenräumen. Die Kelchwand ist auffallend dünn (max. bis 0,1 mm). Mit Vorbehalt kann die Form zu *Montlivaltia norica* FRECH gestellt werden. Mit ihr gemeinsam hat sie die Vielzahl der Septen und ihre Verdrehung im Kelchzentrum, wie dies FRECH (1890) von einigen Exemplaren beschrieben hatte. Hierdurch ließe sich auch eine Beziehung zu *Montlivaltia marmorea* FRECH, 1890 herstellen. *Montlivaltia norica* unterscheidet sich aber von der vorliegenden Form durch die fehlende Verschmelzung der Primärsepten und durch die starke Betonung der einzelnen Septengenerationen. Adnet (mh), Rötelwand (s).

*Montlivaltia cf. reussi* MILNE-EDWARDS & HAIME, 1857

Sehr häufig ist in beiden Riffen eine einfach gegabelte, großwüchsige Koralle anzutreffen. Sie besitzt eine Länge bis zu 15 cm, der Kelchdurchmesser beträgt 1,5 bis 2,0 cm. Wenige, weit auseinanderstehende Septen (rund 40 bei einem Durchmesser von 2,0 cm) lassen insgesamt 3 bis 4 Septengenerationen erkennen. Diese sind sowohl durch ihre Länge als auch durch ihre Stärke unterschieden. Die Dissepimente sind kräftig ausgebildet, sehr locker zwischen den Septen angeordnet und fallen zum Kelchzentrum hin ein. Die Kelchwand ist im Vergleich zu den anderen Arten von *Montlivaltia* auffallend dick. Aufgrund der Septenanordnung und der Wuchsform soll diese Koralle zur Gattung *Montlivaltia* gestellt werden. Eine Zuordnung zu *Montlivaltia reussi* bleibt fraglich, da keine Abbildung des Originalmaterials zum Vergleich vorlag. Adnet (sh), Rötelwand (sh).

*Palaeastraea grandissima* (FRECH, 1890)

Die massiven Kolonien messen im Durchschnitt rund 20 cm. Die im Querschnitt polygonalen, auffallend großen Kelche (Durchmesser 2 bis 3 cm) liegen dicht beieinander, echte Kelchwände sind nicht entwickelt. Die

Zahl der Septen liegt zwischen 30 und 40 pro Kelch, ihre spindelförmige Verdickung ist charakteristisch für diese Art. Die Kelchinnen- und -zwischenräume sind mit einem kräftigen Dissepimentalgewebe verfüllt. Rötelwand (mh).

#### Familie Stylophyllidae VOLZ, 1896

*Stylophyllum polyacanthum* REUSS, 1854  
Taf. 9/3, 9/4

Die phaceloide Stockkoralle zählt zu den wichtigsten Riffgerüstbildnern des Rötelwandriffes. Die Stöcke erreichen Höhen und Breiten bis zu 1 m. Die Kelche sind meist parallel zueinander angeordnet, stehen in lockerem Verband und besitzen einen Durchmesser von 5 bis 12 mm. Verzweigungen wurden nicht beobachtet. Der Abstand der Kelche untereinander kann bis zu 5 mm erreichen. Die Septen (bis zu 30) lösen sich jeweils zum Kelchzentrum hin in Septaldornen auf. Die kräftigen, tabularen Dissepimente durchsetzen den gesamten Kelch, im Querschnitt umgeben sie den Kelchinnenraum in konzentrischen Ringen. Die Kelchwände sind kräftig ausgebildet (0,25 mm). Im Gelände ist die Art leicht mit *Thecosmilia cyclica* zu verwechseln, da beide Arten die gleiche äußere Stockform besitzen, in den Dimensionen übereinstimmen und zudem denselben Biotop besiedeln. Besser ist *Stylophyllum polyacanthum* in Längsschnitten an den gut entwickelten Dissepimentalböden zu erkennen. Rötelwand (h).

*Stylophyllum paradoxum* FRECH, 1890  
Taf. 9/3

Im Rötelwand-Riff bildet diese Art stets Einzelindividuen mit einem Durchmesser von 1,5 bis 3 cm. Die Septen sind zu dicken, unregelmäßig angeordneten Septaldornen reduziert, welche aber stets in das Kelchzentrum weisen. Ihre Zahl schwankt beträchtlich (bei einem Kelchdurchmesser von 1,5 cm wurden etwa 30 Spten gezählt). Die kräftig entwickelten, tabularen Dissepimente sind über den gesamten Kelch ausgespannt. Die Kelchwände sind gut entwickelt (bis zu 1 mm

Wandstärke). Röteland (ss).

*Stylophyllopsis polyacis* FRECH, 1890  
Taf. 10/2

Diese, in mehreren Individuen vorliegende Art besitzt eine zylindrische Gestalt von 3,5 cm Durchmesser. Von *Stylophyllum* unterscheidet sie sich durch die Vielzahl feiner Septen (120 bis 140), welche sich erst im Zentrum selbst in Septaldornen auflösen. Durch die Ausbildung der Septaldornen ist die Art von *Montlivaltia* abzugrenzen. Die zahlreichen Dissepimente sind ebenfalls sehr zart. Die Epithek ist weg gelöst. Röteland (ss).

Familie Faviidae GREGORY, 1900

*Phyllocoenia incrassata* FRECH, 1890  
Taf. 11/8

Diese, in einem einzigen Exemplar an der Röteland gefundene Koralle besitzt eine unregelmäßig knorrig, massiv-dendroide Stockform. Die Gesamtgröße mißt 4 bis 5 cm. Die Stämmchen sind mit deutlich isolierten Kelchen besetzt. Ihr Durchmesser schwankt zwischen 3 und 5 mm, der Abstand der einzelnen Kelche voneinander zwischen 0,5 und 1,5 mm. Etwa 40 Septen konnten in einem Kelch gezählt werden. Sowohl die Kelche selbst als auch das Coenosteum zwischen ihnen sind mit Dissepimenten verfüllt, die Kelchwände bestehen aus dichten, kleineren Blasen. Röteland (ss).

Unterordnung Astrocoeniina VAUGHAN & WELLS, 1943

Familie Thamnasteriidae VAUGHAN & WELLS, 1943

*Thamnasteria rectilamellosa* WINKLER, 1861  
Taf. 11/3

Diese Koralle bildet massiv-plattige Stöcke von zum Teil beträchtlicher Größe (meist mehr als 10 cm im Durchmesser). Die Stockhöhe beträgt meist um 5 cm. Die Art besitzt die für die Gattung typische thamn-

asterioide Kelchanordnung. Der Abstand der Kelchzentren voneinander beträgt 5 bis 7 mm. Die Zahl der Septen liegt zwischen 20 und 26, wobei die einzelnen Septengenerationen sehr unterschiedliche Längen erreichen. Meist reichen nur 10 bis 14 Septen bis zum Mittelpunkt und lassen dort noch einen kleinen Septalraum frei. Zahlreiche und zart entwickelte Dissepimente füllen die Septalzwischenräume aus. Eine deutliche Columella unterscheidet die Art von *Thamnasteria norica* FR. Adnet (mh), Röteland (sh).

*Thamnasteria rectilamellosa minor*  
FRECH, 1890

Diese Form ist von *Thamnasteria rectilamellosa rectilamellosa* WINKLER durch ihre insgesamt sehr viel geringere Stockgröße (die dünnen Platten besitzen eine Ausdehnung von mehreren cm und eine Höhe von 2 bis 3 mm), vor allen Dingen aber durch die kleineren Abstände der Kelchzentren (2,5 bis 3,0 mm) und die geringere Septenzahl (15 bis 20 im Gegensatz zu *T. rectilamellosa rectilamellosa* mit 20 bis 26) unterschieden. Die Septen sind weiterhin bedeutend zarter. Röteland (s).

*Thamnasteria cf. norica* FRECH, 1890

Einige Funde dieser massiv-plattigen Koralle blieben auf das Röteland-Riff beschränkt, wie überhaupt die Thamnasterien und andere massive Stockkorallen in diesem eine weitaus größere Bedeutung erlangen als im Adnet-Riff. Der Abstand der Kelchzentren liegt bei dieser etwas größeren Art zwischen 9 und 10 mm. In angewitterten Stücken wird die Einsenkung zu den Kelchzentren deutlich, die Septen hingegen wittern auf-fallen heraus. Die Zahl der Septen schwankt um 20. Eine Columella ist nicht entwickelt. Röteland (sh).

*Astraeomorpha confusa* (WINKLER, 1861)  
Taf. 10/3

Kleinwüchsige ramose und wenig gegabelte, oder auch massiv-knollige Stockkorallen sind zu dieser Art zu stellen. Meist allerdings

liegen die Stöcke als Bruch vor, so daß nicht mehr auf die Wuchsform geschlossen werden kann; die massiven Kolonien erreichen Durchmesser von einigen cm; die ramosen Kolonien erlangen eine Höhe von rund 10 cm, der Durchmesser ihrer einzelnen Stämmchen beträgt bis zu 10 mm. Die Kelchabstände messen 1,5 bis 2,0 mm. Die Zahl der Septen liegt bei 10 bis 16. Sie erscheinen im Querschnitt unregelmäßig verschlungen, im Längsabschnitt als parallel laufende, massive Zickzack-Lamellen. Einzelne Septen sind im Kelchzentrum miteinander verschmolzen. Im Querschnitt unterscheidet sich die Art von der Hydrozoe *Spongiomorpha ramosa* FRECH durch die Zahl der Septen (mehr als 6 Septen im Gegensatz zu *S. ramosa*, bei welcher sich je 5 bis 6 Pfeiler radial um ein Zentrum anordnen). Adnet (sh), Rötelwand (sh).

*Astraeomorpha crassisepta* REUSS, 1854  
Taf. 12/1

Die unregelmäßig knolligen Stöcke erreichen Durchmesser von maximal 10 cm. Von der vorhergehenden Art sind sie durch größere Kelche und weniger, aber wesentlich größere Septen unterschieden. Die Kelchabstände liegen zwischen 2,5 und 3,0 mm. Die 10 bis 12 kurzen dicken Septen sind sehr unregelmäßig gestaltet, im Kelchzentrum sind sie häufig verwachsen. Adnet (h), Rötelwand (h).

*Seriastraea multiphylla* SCHÄFER &  
SENOWBARI-DARYAN, 1978 - Taf. 12/4

Die großen foliaten Korallenstöcke sind aus einzelnen senkrechten, hintereinander angeordneten und durch Verzweigung vermehrten Kalklamellen aufgebaut. Die Lamelleninnenseiten sind mit thamnasterioserialen, horizontal verlaufenden Kelchreihen besetzt. Die Abstände der Kelche einer Reihe betragen 2 bis 3 mm, diejenigen zwischen zwei Reihen 4 bis 5 mm. Die Kelche enthalten zahlreiche Synapticulae und jeweils eine kräftige, styliforme Columella. Die Zahl der Septen beträgt im Kelchzentrum 13 bis 16, an seiner Peripherie steigt sie bis 54 je

Kelch. Adnet (mh), Rötelwand (s).

Familie Astrocoeniidae KOBY, 1890

*Actinastraea juvavica* (FRECH, 1890)  
Taf. 11/6

Die kleinen, maximal 3 cm breiten und rund 5 cm großen Stöcke setzen sich im Querschnitt aus polygonalen, parallel stehenden Kelchen zusammen. Von *Stephanocoenia* FRECH unterscheidet sich die Art durch die unregelmäßige Septenanordnung, von *Isastraea profunda minor* durch die Septenzahl und die Ausbildung einer Columella. Die Septenzahl liegt bei 20, der Kelchdurchmesser schwankt zwischen 1 und 1,5 mm. Die Wandstärke erreicht 0,25 mm. Einzelne Septen können sich im Kelchzentrum zusammenschließen. Neben einer Columella treten Dornen auf den Septalflächen auf, Dissepimente sind nicht entwickelt. Rötelwand (ss).

*Pinacophyllum* sp. 1 - Taf. 11/1

Diese Stockkoralle bildet bis zu 1 m große, meist kugelige, phaceloide Kolonien. Die Kelche stehen in lockerem Verband und verlaufen untereinander parallel. Im Längsabschnitt besitzen sie eine segmentierte, spindelförmige Gestalt. Eindeutige Verzweigungen wurden nicht beobachtet. Möglicherweise erfolgt eine Kelchzunahme durch seitliche Wandsprossungen. Der Kelchdurchmesser dieser Art bleibt im Gegensatz zu *Pinacophyllum* sp. 2 mit rund 4,5 mm auffallend konstant, die 10 bis 15 (meist 12) Septen sind bis auf sehr kurze Septaldornen reduziert. Querböden durchspannen den gesamten Kelch, ihre Abstände schwanken zwischen 2 und 7 mm (Maximum bei 3 bis 4 mm). Die massive Kelchwand erreicht Werte bis zu 0,5 mm. Adnet (mh), Rötelwand (sh).

*Pinacophyllum* sp. 2

Im Gegensatz zu *Pinacophyllum* sp. 1 ist diese Form starken Schwankungen im Kelchdurchmesser unterworfen. Kelche mit Durch-

messern von 4 bis 12 mm konnten an einer Kolonie gemessen werden. Die Septen sind vollständig reduziert, eine Stabilität und Untergliederung des Septalraumes wird ausschließlich durch zahlreiche, den gesamten Kelchinnenraum durchsetzende Querböden erzielt. Sie sind wesentlich unregelmäßiger entwickelt als bei der ersten Form. Die massive Kelchwand läßt auf ihrer Innenseite im Querschnitt eine undeutliche Zähnelung erkennen. Rötelwand (s).

*Astrocoenia waltheri* FRECH, 1890  
Taf. 11/5

Der massiv-knollige Korallenstock von wenigen cm Durchmesser setzt sich aus zahlreichen, im Querschnitt runden Kelchen zusammen. Der Kelchdurchmesser beträgt 1,3 bis 1,5 mm, die einzelnen Kelche sind durch gut entwickelte Wände (Wandstärke 0,2 mm) voneinander getrennt. Charakteristisch für die Art ist die konstante Septenzahl von 10 und 10 Septen. Meist sind einige Septen im Kelchzentrum miteinander verschmolzen oder ein Septum ist zu einer Columella verdickt. Adnet (ss), Rötelwand (mh).

*Stephanocoenia schafhäutli* WINKLER, 1861 ?

Der in einem Einzelexemplar vorliegende kleine, massive Korallenstock ist durch auffallend regelmäßig entwickelte Kelche gekennzeichnet. Die Septenzahl der im Durchschnitt 1,0 bis 1,3 mm großen Kelche beträgt konstant 22. Leider sind die Kelchinnenräume vollständig umkristallisiert. Die Zuordnung zu *S. schafhäutli* ist unsicher. Eine Zugehörigkeit zur Gattung *Astrocoenia* ist nicht auszuschließen.

Unterordnung Fungiina VERRILL, 1865

Familie Calamophylliidae VAUGHAN & WELLS, 1943

*Isastraea profunda* REUSS, 1854  
Taf. 6/4

Die massiv-plattigen Stöcke haben meist Durchmesser von 5 bis 10 cm, doch werden besonders im Rötelwand-Riff von einzelnen Kolonien auch Größen von 20 und mehr cm erreicht. Die im Querschnitt polygonalen Kelche berühren sich (cerioide Kelchanordnung) und sind durch deutlich entwickelte Kelchwände (0,5 bis 1,0 mm Wandstärke) voneinander getrennt. Der Kelchdurchmesser liegt zwischen 3 und 5 mm. 50 bis 60 Septen lassen deutliche, durch Länge und Stärke unterschiedliche Septengenerationen erkennen. Die Septenzwischenräume sind von Dissepimenten erfüllt. Adnet (s), Rötelwand (h).

*Isastraea cf. profunda* REUSS, 1854

Die kleinen, meist knolligen Stöcke unterscheiden sich von *Isastraea profunda profunda* REUSS durch die weitaus geringeren Dimensionen. Bei einem Kelchdurchmesser von nur 1 bis 2 mm erscheint die Wand mit 0,25 mm Stärke im Vergleich zu den Kelchen sehr dick. Die Septen zählen 20 bis 30; Dissepimente sind nur schwach entwickelt. Von *Actinastraea juvavica* (FRECH) unterscheidet sich die Form durch das Fehlen einer Columella. Aufgrund der Reduktion aller Maße um die Hälfte (Kelchdurchmesser, Septenzahl und Wandstärke) könnte es sich um eine Unterart von *Isastraea profunda* REUSS handeln. Rötelwand (ss).

*Isastraea cf. norica* FRECH, 1890  
Taf. 11/7

Die Gesamtgröße dieser massiven, nur in einem einzigen Exemplar vorliegenden Stockkoralle ist nicht bekannt, da lediglich ein Bruchstück gefunden wurde. Der Durchmesser der unregelmäßig gestalteten, meist polygonalen und in einer Achse verlängerten Kelche schwankt zwischen 1 und 2 mm. Es wurden rund 50 Septen gezählt. Die Kelchwand ist deutlich und im Querschnitt zickzackförmig ausgebildet, an den Spitzen setzen im Wechsel die Septen der jeweils benachbarten Kelche an. Dissepimente sind zahlreich entwickelt. Rötelwand (ss).

Familie Procyclolitidae VAUGHAN & WELLS, 1943

*Procyclolites triadicus* FRECH, 1890

Der Durchmesser des vorliegenden Einzelindividuums beträgt rund 6 cm. Auffallend ist die ungeheuer große Zahl der Septen. So wurden bei diesem, noch relativ kleinen Individuum 200 bis 250 Septen geschätzt. Die Septen sind sehr dünn, leicht gewellt und durch zahlreiche, ebenso dünne Dissepimente verbunden. Die Kelchwand ist extrem dünn. Rötelswand (ss).

6.1.2 HYDROZOA OWEN, 1843

Die Hydrozoen sind in den beiden untersuchten Riffen durch die Gattungen *Spongiomorpha* FRECH, 1890 und *Stromatomorpha* FRECH, 1890 (Familie Spongiomorphae FRECH, 1890), *Disjectopora* WAAGEN & WENTZEL, 1887 (Familie Disjectoporidae TORNQUIST, 1901), *Circopora* WAAGEN & WENTZEL, 1887 (Familie Sphaeractiniidae WAAGEN & WENTZEL) und *Lamellata* FLÜGEL & SY, 1959 (Hydrozoa incertae sedis) vertreten. Neben den Korallen und Kalkschwämmen zählten die Hydrozoen, im besonderen die Gattung *Disjectopora*, zu den wichtigsten Riffgerüstbildnern.

Tabelle 4 gibt eine Übersicht über Stockform, Maße und charakteristische Ausbildung der Skelettelemente der in den beiden Riffkomplexen auftretenden Hydrozoen. Bei der Bearbeitung fossiler Hydrozoen waren immer wieder ihre systematische Stellung und ihre Verwandtschaft zu ähnlich gestalteten Organismengruppen Gegenstand der Diskussion. FLÜGEL (1975:398-399) gibt eine kurze Zusammenfassung über die derzeit wichtigsten Vorstellungen. Danach führen die Autoren einen Vergleich zwischen den paläozoischen und mesozoischen Stromatoporen und folgenden anderen Tiergruppen durch:

SOKOLOV (1962): Hydrozoen - Chaetetiden;  
 HARTMAN & GOREAU (1970): Stromatoporoidea  
 Sclerospongiae (Stromatoporoidea direkte  
 Vorfahren der Sclerospongia);  
 STEARN (1972): Stromatoporoidea - Sclero-

spongia (Stromatoporoidea Unterstamm der Porifera);

TERMIER, H. & G. (1973): altpaläozoische Stromatoporoidea - Sclerospongia und Pharetronida;

WENDT (1975): mesozoische Stromatoporoidea - Pharetronida (Stromatoporoidea eng verwandte Konservativgruppe der Calcispongiae);

WENDT (1975:121-123) stellt die verschiedenen morphologischen Merkmale der Stromatoporoidea, Pharetronida und Sclerospongia einander gegenüber und gelangt zu der Ansicht, daß die Stromatoporen wesentlich mehr Übereinstimmungen mit den Pharetroniden als mit den Sclerospongien aufweisen.

Sehen wir von der speziellen Mikrostruktur der Skelettelemente ab, so zeigen einige in den Oberrhät-Riffen vorkommende Hydrozoen und Sphinctozoen auffallende Übereinstimmungen, die eine Verwandtschaft zwischen beiden Gruppen durchaus denkbar erscheinen lassen.

1. *Spongiomorpha acyclica* und die als *Follicatena* beschriebene und zu den aporaten Celyphiidae DE LAUBENFELS 1955 gestellte Sphinctozoe zeigen die gleiche mikritische und lamellar strukturierte Wandbeschaffenheit. Zudem ist *Spongiomorpha acyclica* reich an Vesiculae bzw. Dissepimenten, wie sie für die Sphinctocoen typisch sind.
2. Dagegen zeigt eine großwüchsige Art von *Cryptocoelia* aus der Familie Cryptocoeliidae durch ihr trabekuläres Füllgewebe in den Kammern Ähnlichkeit mit dem Trabekelbau der Hydrozoen.
3. In den bearbeiteten Riffgebieten besiedeln Hydrozoen und Sphinctozoen auffallend ähnliche Biotope. So sind die Hydrozoen im Vergleich zu den rezenten Milleporoidea, die im besonderen die exponierten Bereiche im Riffgerüst anzeigen, auf die geschützten Schlammareale der zentralen Teile der Riffknospen und auf kleinere, ebenfalls durch feines Sediment gekennzeichnete Riffknospen des oberen Riffhanges beschränkt.

	Kolonieform	Kelch- $\phi$ ( mm )	Septenzahl Septenanordnung	Interseptal- Elemente	Epithel	Besonderheiten
<i>Procycolites triadicus</i> FRECH	subzylindrisch unverzweigt	60 - 100	bis 240 Septen, fein gezackt	Dissepimente, fein + zahlreich	dünn, z.T. weggelöst	hohe Septenzahl mediane Längsfurche
<i>Montlivaltia norica</i> FRECH	zylindrisch unverzweigt	50 - 70	100 bis 140 Septen, 4 deutl. Septengen.	Dissepimente zahlreich und kräftig	$\phi$ 0,7-1,0 mm, Außenwand gerunzelt	deutl. Septengenerationen
<i>Montlivaltia aff. norica</i> FRECH	zylindrisch unverzweigt	15 - 30	rund 249 Septen, fein gezackt, 4 Septengen.	feine Dissep., Pseudocolumella	meist abgerieben	Pseudocolumella
<i>Montlivaltia cf. reussi</i> M.E. & H.	zylindrisch gegabelt	15 - 25	rund 40 Septen, deutl. Septengenerationen	Dissepimente	schwach	Gabelungen
<i>Stylophyllopsis polyacia</i> FRECH	zylindrisch unverzweigt	bis 30	120-140 Septen, i.Z. Auflösung in Dornen	Dissepimente	weggelöst	Septaldornen
<i>Stylophyllum polyacanthum</i> RE.	buschförmig, phaceloid	5 - 12	bis 30 Septen, i.Z. Auflösung in Dornen	tabulare Dissepimente	$\phi$ 0,5-1,0 mm	Septaldornen, durchg. Querb.
<i>Stylophyllum paradoxum</i> FRECH	zylindrisch, selten Stockbildung	20 - 30	Septen vollständig reduziert auf etwa 30 Septaldornen	tabulare Dissepimente	$\phi$ bis 1,0 mm, Außenwand gerunzelt	Septaldornen, durchg. Querb.

Tab. 3a

	Kolonieform	Kelch- $\phi$ ( mm )	Septenzahl Septenanordnung	Interseptal- Elemente	Epithel	Besonderheiten
<i>Pinacophyllum</i> sp.1	buschförmig, phaceloid	3 - 5	10-15 Septen, zu kurzen Septaldornen reduziert	Tabulae im Abstand von 3 bis 7 mm	kräftig, $\phi$ 0,5-1 mm	vollständige Querböden
<i>Pinacophyllum</i> sp.2	buschförmig, phaceloid	4 - 12 Kelche ungeordnet	fehlen	Tabulae in unregelmäßigen Abständen	kräftig, $\phi$ 0,3 mm	fehlende Septen, vollst. Tabulae
<i>Thecosmilia clathrata</i> (EMMR.) Form A	buschförmig, phaceloid	9 - 12 vereinzelt Stolonen	60-80 Septen in mehreren Generationen, Septen zart + gezackt	Dissepimente fein + zahlreich	dünn, $\phi$ 0,05 mm	-
<i>Thecosmilia clathrata</i> (EMMR.) Form B	buschförmig, dendroid	4 - 5 vereinzelt Stolonen	60-80 Septen in 3-4 Generationen, Septen zart und gezackt	Dissepimente fein + zahlreich	dünn, $\phi$ 0,03 mm	-
<i>Thecosmilia clathrata</i> (EMMR.) Form C	buschförmig, dendroid	2,5-3,0	52-60 Septen in 4 Generationen, Septen zart und gezackt	Dissepimente fein + zahlreich	fehlt	-
<i>Thecosmilia cyclica</i> SCH. & S.-D.	buschförmig, phaceloid	7 - 13, meist 10	48-90 Septen, deutl. Septengenerationen	kräftige Dissep. in 3-4 Ringen angelegt	kräftig, $\phi$ 0,5 mm	ringförmige Anordnung der Dissepimente

Tab. 3b

Tab. 3a - d. Korallen. Diagnostic criteria for the coral species.

	Kolonieform	Abstand d. Koralliten	Septenzahl Koralliten-Anordnung	Interseptal- Elemente	Epithel	Besonderheiten
<i>Thamnasteria rectilamellosa</i> W	massiv-plattig	5 - 7	20-26 Septen, thamnasterioid	Dissepimente, Columella	fehlt	-
<i>Thamnasteria rectilamellosa var. minor</i> FR.	plattig	2 - 3	15-20 Septen, thamnasterioid	Dissepimente	fehlt	Ähnlichkeit mit <i>Seriastraea</i> m.
<i>Thamnasteria cf. norica</i> FR.	massiv-knollig	9 - 10	20 Septen, thamnasterioid	Dissepimente	fehlt	-
<i>Seriastraea multiphylla</i> SCH. & S.D.	plattig-verzw. (foliat)	2 - 3 4 - 5	13-16 Hauptsepten, thamnasterio-serial	Synapticulae	fehlt	thamnasterio- seriale Korallitenanordnung
<i>Astraeomorpha confusa</i> WINKLER	knollig-ramos	1,5	10-16 Septen, thamnasterioid	-	fehlt	-
<i>Astraeomorpha crassisepta</i> FR.	knollig-plattig	2,5 - 3	10-12 Septen, thamnasterioid	-	fehlt	-
<i>Palaeastraea grandissima</i> (FR)	massiv-knollig	2 - 3	30-40 Septen, plocoïd	Dissepimente	fehlt	Verdickung der Septen

Tab. 3c

	Kolonieform	Kelch- $\phi$ ( mm )	Septenzahl Koralliten-Anordnung	Interseptal- Elemente	Epithel	Besonderheiten
<i>Phyllocoenia incrassata</i> FR.	knollig-ramos	3 - 5	40 Septen, plocoïd	Dissepimente	septo-/dis- sepimental	Coenosteum aus dissepimentalem Gewebe
<i>Isastraea profunda</i> REUSS	massiv-plattig	3 - 5	50 Septen cerioid	Dissepimente	$\phi$ 0,25 mm	-
<i>Isastraea pro- funda</i> var. minor	massiv	1 - 2	20-30 Septen, cerioid	Dissepimente	$\phi$ 0,25 mm	ger. Dim. als <i>Isastr. profunda</i>
<i>Isastraea</i> cf. <i>norica</i> FRECH	massiv-knollig	1 zu 2	40-60 Septen, cerioid	Dissepimente	$\phi$ 0,10 mm	sehr unregel- mäßige Kelch- form
<i>Actinastraea juvavica</i> (FR.)	massiv	1 - 1,5	20 Septen, cerioid	Columella	$\phi$ 0,25 mm	-
<i>Astrocoenia waltheri</i> FRECH	massiv-knollig	1,3 - 1,5	10 + 10 Septen plocoïd	Columella	$\phi$ 0,20 mm	-

Tab. 3d

Da die systematische Stellung der mesozischen Stromatoporen nicht hinreichend geklärt ist, sollen sie in dieser Arbeit im alten Sinne als Hydrozoen bezeichnet werden. Die Untersuchungen werden zeigen, inwieweit ihre ökologischen Wechselbeziehungen zur Umwelt mit denjenigen rezenter Hydrozoen (Mil-leporoidea) Übereinstimmungen zeigen oder von ihnen abweichen.

Familie Spongiomorphae FRECH, 1890

*Stromatomorpha rhaetica* KÜHN, 1942

Diese nicht sehr häufige Hydrozoe bildet lange, flache, häufig in mehreren Ebenen angeordnete Platten. Die Kolonien sind nie von inkrustierenden Organismen besiedelt. Im Adnet-Riff wurden stets nur Bruchstücke von Kolonien gefunden, an der Rötelwand wurden sie im zentralen Riffbereich, aber auch im rückwärtigen Riffteil im Liegenden mächtiger Muschelschill-Bänke und ihnen dazwischen geschaltet nachgewiesen.

Die laterale Ausdehnung der Kolonien beträgt bis zu 30 cm, die durchschnittliche Stockhöhe meist nur 5 - 10 cm. Charakteristisch ist das streng rechtwinklig angelegte Trabekelgewebe, welches aus dünnen horizontbeständigen Horizontalelementen und dickeren, über einige oder sehr viele Horizontalelemente hinwegreichende Vertikalelementen besteht. An ihren Kreuzungspunkten sind die Skelettelemente verdickt. Astrorhizoide Strukturen treten nicht auf. Adnet und Rötelwand (s).

*Stromatomorpha styliifera* FRECH, 1890

Die kleinen, knolligen Stöcke zeigen Durchmesser von rund 5 cm. Die wenigen Exemplare stammen aus sparitischen, teilweise onkoidischen Riffdetrituskalken der Rötelwand.

Hauptskelettelement sind die dicken, durchziehenden und meist radial angeordneten Vertikalelemente. Durch Gabelungen der Vertikalelemente weisen ihre Abstände untereinander sehr unterschiedliche Dimensionen auf

(0,075 bis 1,5 mm). Demgegenüber ziehen die Horizontalelemente nicht durch, sind aber in sehr konstanten Abständen angelegt (0,15 bis 0,2 mm). Sie entstehen durch Verdickung und laterale Fortsätze der Vertikalelemente. Rötelwand (ss).

*Stromatomorpha* sp.1 - Taf 14/1

Diese recht häufige Art bildet kleine, knollig-pilzförmige Stöcke von 5 bis maximal 10 mm Höhe und Breite. Die Kolonien sind durch die auffallende Regelmäßigkeit des Trabekelbaus, durch die annähernd gleiche Betonung der Horizontal- und Vertikalelementen und durch ihre gleichen Abstände untereinander gekennzeichnet. Basis und Zentrum der Stöcke sind meist umkristallisiert. Die Form zählt zu den charakteristischen Besiedlern des primären Riffgerüsts. Sie konnte keiner der bisher beschriebenen Arten der Gattung *Stromatomorpha* zugeordnet werden. Adnet und Rötelwand (mh).

*Spongiomorpha ramosa* FRECH, 1890 - Taf.13/1

Die Art ist durch ihre ästig-verzweigte Stockform ausgezeichnet. Der Durchmesser der Äste beträgt 5 bis 7 mm, die Kolonien erreichen eine Höhe von rund 10 cm. Im Vertikal-schnitt dominieren die Vertikalelemente. Sie laufen im inneren Teil der Äste parallel und divergieren im oberen Abschnitt nach außen. Zahlreiche Fortsätze deuten Horizontalelemente an, selten kommt es aber durch sie zu einer Verbindung zweier Vertikalelemente. Ebenso dominieren die Vertikalelemente im Horizontalabschnitt, sie ordnen sich jeweils zu 5 oder 6 radial um einen Mittelpunkt. Im Diagonal- und Querschnitt unterscheidet sich die Koralle *Astraeomorpha confusa* WINKLER von *Spongiomorpha ramosa* dadurch, daß bei ihr jeweils 12 bis 16 Septen um den Kelchmittelpunkt angeordnet sind. Häufig ist die Art im Adnet-Riff, wo sie zu den wichtigsten Riffgerüstbildnern der randlich gelegenen Riffknospen besonders im Bereich des oberen Riffhanges gehört. Im Rötelwand-Riff wurde die Hydrozoe nur sehr selten gefunden. Adnet (h), Rötelwand (ss).



*Spongiomorpha gibbosa* FRECH, 1890

Taf.13/2

Die Kolonien dieser Art sind in erster Linie an ihrem unregelmäßig knollig-plattigen, an der Stockoberfläche mit zahlreichen Höckern versehenen Wuchs zu erkennen. Das Trabekelgewebe besteht aus deutlich durchlaufenden Pfeilern und wellig ausgebildeten, häufig unterbrochenen Horizontalelementen. Im Querschnitt erkennbare astro-rhizoide Strukturen besitzen einen Durchmesser von 1,5 bis 2,5 mm; die Pfeiler sind in ihrem Umkreis ringförmig-radial angeordnet. Die wenigen Funde beschränken sich auf das Adnet-Riff. (s).

*Spongiomorpha aeyelica* FRECH 1890

Taf.13/4

Diese Hydrozoe bildet knollige Stöcke von maximal 50 cm Durchmesser. Sie tritt im Adnet-Riff besonders häufig in randlichen Teilen größerer Riffknospen auf. Im Rötelwand-Riff ist sie weniger zahlreich vertreten. Das auffallend grobmaschige Trabekelgewebe entsteht durch kräftige, durchlaufende Vertikalelemente (Pfeiler), welche in unregelmäßigen Abständen durch feine Dissepimente miteinander verbunden sind. Die Internstruktur der Pfeiler besteht aus mehreren mikritischen Lagen. Adnet (h), Rötelwand (mh).

#### Familie Disjectoporidae TORNQUIST, 1901

*Disjectopora* sp. 1 - Taf.14/2

Unter den Hydrozoen ist diese Art die weitaus häufigste innerhalb der beiden Riffkomplexe. Sie besiedelt ausschließlich die zentralen, geschützten Bereiche großer Riffknospen und kann dort beträchtliche Areale einnehmen (z.B. nördliche untere Steinbruchsohle Tropfbruch, Adnet; 20 m<sup>2</sup>, in Gemeinschaft mit Sphinctozoen und Tabulozoen/Bryozoen; Abb. 11).

Die Art bildet knollige, randlich lap-pige, zum Teil über 50 cm große Knollen. Das Skelettgewebe besteht aus sehr feinen,

senkrecht aufeinanderstehenden Trabekeln. Größere Zooidporen sind sehr regelmäßig angeordnet und werden beim Aufwärtsziehen gebündelt. Vereinzelt sind Stöcke mit einem rund 1 mm starken Epidermalgewebe erhalten. Dieses weist einen auffallend geordneten, engmaschigen Trabekelbau auf:

(HE : 60µ Ø; Abst. 125µ ; 6 HE/mm

VE : 60µ Ø; Abst. 125µ ; 6 VE/mm).

Dieser Typus entspricht in bezug auf die Anordnung der Zooidporen und der Abmessung der Skelettelemente der von ZANKL (1969) beschriebenen Form *Disjectopora* sp. 1 Adnet und Rötelwand (sh).

*Disjectopora* sp. 2

Diese sehr viel seltener als *Disjectopora* sp. 1 auftretende Form stimmt mit jener in den Abmessungen der Skelettelemente und der Zooidporen überein. Die Zooidporen sind allerdings unregelmäßiger angeordnet und in weiteren Abständen über den Stock verteilt. Meist werden sie nicht gebündelt, sondern verlaufen zueinander parallel. Diese Form entspricht *Disjectopora* sp. 2 von ZANKL (1969). Ob die Unterscheidungskriterien ausreichen, um sie als eigene Art von *Disjectopora* sp. 1 abzutrennen, bleibt fraglich. Adnet und Rötelwand (s).

*Disjectopora* sp. 3 - Taf. 12/3

Diese Form ist von den beiden vorhergehenden durch ihren sehr groben, rechtwinkligen Trabekelbau unterschieden. Zooidporen sind selten und sehr unregelmäßig verteilt. Die Hydrozoe bildet knollig-kugelige Stöcke, sie wird aufgrund der Zooidporen ebenfalls der Gattung *Disjectopora* zugeordnet. Adnet, Rötelwand (ss).

#### Familie Sphaeractiniidae WAAGEN & WENTZEL, 1887

*Circopora triadica* FLÜGEL & SY, 1959

Diese Hydrozoe bildet lagig-wellige Stöcke von 10 cm Breite und 5 bis 10 cm Höhe. Die Horizontalelemente dominieren;

sie sind als 1 bis 2 mm dicke, wellige und in unregelmäßigen Abständen unterbrochene Lagen ausgebildet. Die Vertikalelemente sind kurz und kräftig entwickelt (1 mm Ø) und erreichen die Horizontalelemente in den seltensten Fällen. Der Einzelfund stammt von der Rötelwand (ss).

#### Familie Hydrozoa incertae sedis

##### *Lamellata wöhneri* (FLÜGEL & SY, 1959)

*Lamellata wöhneri* ist neben der Gattung *Disjectopora* eine der häufigsten Hydrozoen im Rötelwand-Riff. Das Material aus Adnet enthält hingegen nur wenige Bruchstücke. Die knollig-domartigen Kolonien bevorzugen als Siedlungsgebiet die Riffränder im Übergang zur onkoidischen Riffschuttfazies. Kennzeichnend sind die feinen, untereinander selten parallel verlaufenden Horizontallagen. Diese senden kleine vertikale Röhren aus, in welchen vermutlich die Polypen saßen (FLÜGEL & SY, 1959). Bei der Beschreibung des Holotyps wurde allerdings nicht erwähnt, daß diese vertikalen Röhren sich sternförmig verzweigen. Durch diese Gabelungen entsteht in Schrägschnitten ein typisches zickzackförmiges Netzwerk zwischen den durchziehenden Horizontallagen. Die Stöcke erreichen Durchmesser von rund 10 cm und eine Höhe von maximal 20 cm.

Nach FLÜGEL & SY (1959) stellt diese Gattung eine sehr ursprüngliche Hydrozoengruppe dar, die mit keiner der bisher bekannten mesozoischen Formen Gemeinsamkeiten aufweist. Aber gerade das in der Differentialdiagnose erwähnte Fehlen "trabekelartig aufgelöster Skelettelemente" bei *Lamellata* (Unterschied zu *Ellipsactinia* und *Sphaeractinia*) konnte bei dem vorliegenden Material eindeutig beobachtet werden. Adnet (ss), Rötelwand (h).

#### Hydrozoa gen.et.sp. indet.- Taf.14/1

Diese durch einen groben Skelettbau ausgezeichnete Hydrozoe bildet kugelig-knollige bis domartig aufgewölbte Stöcke von maximal 5 cm Durchmesser. Dominierendes Ske-

lettelement sind die kräftigen vertikalen Pfeiler. Die Horizontallagen stellen niveaubeständige, von den Vertikalelementen gespannte Böden dar. Sie sind konvex zur Peripherie hin gewölbt. Die Vertikalelemente sind kegelförmig, nach unten spitz zulaufende Röhren, die meist in gleichbleibenden Abständen zueinanderstehen und in der Regel die untere Horizontallamelle nicht erreichen. Die einzelnen Lagen, bestehend aus Horizontalelementen und nach unten gezogenen Röhren (Vertikalelemente), stehen so dicht, daß jede Lage sich dem Relief der vorhergehenden anpaßt und die einzelnen Pfeiler wie ineinandergesteckte Kegel erscheinen. Im Schrägschnitt sind die Röhrenquerschnitte, verbunden zu einem unregelmäßigen Maschenwerk, erkennbar.

Diese Hydrozoe, in einem einzigen Exemplar an der Rötelwand gefunden, konnte keiner der bisher bekannten triadischen Hydrozoen-Gruppen zugeordnet werden. Da sie aber für die Klärung synökologischer Fragen besonders geeignet erscheint, soll sie hier trotzdem erwähnt werden. Rötelwand (ss).

#### 6.1.3 PORIFERA GRANT, 1872

Die Kalkschwämme sind in den beiden Oberrhät-Riffen mit den Ordnungen der Inozoa STEINMANN, 1822 und Sphinctozoa STEINMANN, 1822 am Aufbau der Rifffknospen beteiligt. Dabei treten allerdings die Inozoa, welche in den Dachsteinriffen der Sauwand und des Hohen Gölls (FLÜGEL & FLÜGEL-KAHLER 1963, ZANKL 1969) den Hauptanteil der Schwämme ausmachen, an Bedeutung weit hinter der beträchtlichen Arten- und Individuenzahl der Sphinctozoen zurück.

Während sich im Adnet-Riff die Schwammfauna auf wenige Arten beschränkt und nur zwei Formen gesteinsbildend wichtig sind, ist sie im Rötelwand-Riff sehr viel heterogener zusammengesetzt. So konnten einige Arten nur in diesem Riff mit zum Teil erheblicher Individuenzahl gefunden werden.

Aufgrund ihrer Bedeutung beim Aufbau der Rifffknospen und ihrer auffallenden Bindung

	Vertikal-Elemente				Horizontal-Elemente				Astrorhiz. Struktur	Kolonieform
		∅ (mm)	Abstand	Z/mm		∅ (mm)	Abstand	Z/mm		
<i>Stromatomorpha rhaetica</i> KÜHN	dick, nicht durchlaufend	0,050-0,150	0,150-0,300	4-5	dünn, durchlaufend	0,025-0,100	0,200-0,500	1-3	fehlt	plattig
<i>Stromatomorpha stylifera</i> FRECH	dick, durchlaufend	0,150-0,200	0,300-0,500	3	nicht durchlaufend	0,150-0,200	0,150-0,200	3-4	fehlt	knollig
<i>Stromatomorpha</i> sp.1	meist durchlaufend	0,050-0,100	0,200-0,350	4-5	durchlaufend mit Unterbr.	0,025-0,050	0,250-0,300	5	fehlt	knollig
<i>Disjectopora</i> sp.1	meist durchlaufend	0,150-0,200	0,200-0,300	4	häufig unterbrochen	0,150-0,200	0,200-0,300	4(5)	gr. Poren, ∅ 0,7 mm mit 2 Zufuhröff.	knollig-pilzförmig
<i>Disjectopora</i> sp.2	kräftiger, durchlaufend	0,050-0,070	0,200	5(6)	häufig unterbrochen	0,050-0,070	0,150-0,200	5(6)	Zooid-P.-∅ 0,5-0,7 mm, Wand-∅ 0,07 mm, 3-4 Zufuhrkanäle	knollig-pilzförmig
<i>Disjectopora</i> ? sp.3	meist durchlaufend	0,060	0,125-0,200	6	?	0,060	0,125	6	Zooid-P.-∅ 0,5 mm	knollig

Tab. 4a

	Vertikal-Elemente				Horizontal-Elemente				Astrorhiz. Struktur	Kolonieform
		∅ (mm)	Abstand	Z/mm		∅ (mm)	Abstand	Z/mm		
<i>Spongiomorpha gibbosa</i> FRECH	dominierend	0,100	0,200	3(4)	kräftig, nicht durchlaufend	0,100	0,100-0,150	4(5)	ringf. Anl. VE, ∅ 1,5-2,5 mm	knollig-plattig mit Oberflächenhöckern
<i>Spongiomorpha ramosa</i> FRECH	divergierend durchlaufend	0,030-0,050	0,050-0,100	6	nicht durchlaufend	0,050	0,075	(4)5	5-6 VE um ein Zentrum angeordnet	ramos
<i>Spongiomorpha acyclia</i> FRECH	dominierend, nicht durchlaufend	0,200-0,300	0,450-0,550	2	nicht durchlaufend	0,050-0,200	0,500-0,800	1	-	knollig
<i>Circopora triadica</i> FLÜGEL & SY	kurz, nicht durchlaufend	1,000	unregelmäßig		parallel, leicht gebogen	1,000-2,000	1,000-2,000	-	-	lagig-wellig
<i>Lamellata wöhneri</i> FL. & SY	Ausstülpungen der HE, nicht durchlaufend	0,050	0,100-0,200	4-6	dünn, durchlaufend	0,020-0,050	0,075-0,150	6-8	-	domal
<i>Hydrozoa</i> gen. et sp. indet.	Ausstülpungen der HE, durchlaufend	0,075	0,200	4-5	bogenförmig, nicht durchlaufend	0,020-0,030	?	?	-	knollig

Tab. 4b

Tab. 4a - b. Hydrozoen. Diagnostic criteria for the hydrozoa.

an bestimmte Biotope stellen die Kalkschwämme wichtige Riffzonen-Indikatoren dar. Auf ihre Ökologie und ihre Verteilung innerhalb der beiden Riffgebiete wird in einem späteren Kapitel spezieller eingegangen.

Die Ordnung der Inozoa gehören eine becherförmige Art (*Molengraafia* sp.) und mehrere Typen der Gattung *Peronidella* HINDE mit zylindrischem Wuchs an. Der Bestimmung der Sphinctozoen wurden die Arbeiten von SEILACHER (1962) über die Klassifizierung der Sphinctozoen und von OTT (1967a) über die Sphinctozoen der alpinen Mitteltrias (Wettersteinkalk) zugrunde gelegt. Obwohl sich die Fauna der Obertrias in ihren wesentlichen Grundzügen von derjenigen der Mitteltrias ableiten läßt, konnten zahlreiche Formen keiner der bereits bekannten Arten oder sogar Gattungen zugeordnet werden. Insbesondere durch Herrn SENOWBARI-DARYAN wurde im Riffgebiet bei Hintersee eine sehr reichhaltige Schwammfauna geborgen. Die Beschreibung der neuen Typen ist an anderer Stelle in einer separaten Veröffentlichung erfolgt. (SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER, 1978 b). In Tabelle 5 werden die einzelnen Arten systematisch aufgeführt und beschrieben.

Ordnung: Inozoa STEINMANN, 1882

Familie Discocoeliidae DE LAUBENFELS, 1955

*Peronidella fischeri* FLÜGEL,  
1962 nom nud.

Die einzelnen Schwamm-Individuen besitzen eine zylindrische, nicht segmentierte Gestalt. Sie werden bis zu 10 cm hoch und messen 1 cm im Querschnitt. Durch zahlreiche Gabelungen und Verschmelzungen zwischen benachbarten Individuen können große, auffallend massige Stöcke entstehen, bei welchen nur die einzelnen Zentralrohre die Schwammstruktur belegen. Die Art ist durch eine auffallend dicke Wand charakterisiert, das Zentralrohr erreicht nur einen Durchmesser von rund 1 mm. Die Wände bestehen aus einem gleichmäßigen, groben Maschen-

werk, welches im Bereich des Zentralrohres verdichtet ist und nur von wenigen dickeren Kanälen durchbrochen wird. Rötelwand (s), Adnet (ss).

*Peronidella* sp.

Der untergliederte Kalkschwamm bildet zylindrische Stämmchen von 5 bis 10 cm Länge und 8 bis 15 mm (meist um 10 mm) Durchmesser. Auffallend ist der große, möglicherweise durch Lösung sekundär erweiterte Zentralraum, der bis 7 mm Durchmesser erreichen kann (Gesamt- $\emptyset$  : Zentralrohr -  $\emptyset$  = 2 : 1). Die Wand besteht aus einem relativ groben Maschenwerk und verdichtet sich randlich. Die Art wurde ausschließlich in Rifftaschen zwischen buschförmigen Korallenstöcken des Adnet-Riffes gefunden, wo sie zusammen mit Dasycladaceen (*Diplopora adnetensis* FLÜGEL) in Massen als zusammengespülter Schutt auftritt und stark von Problematikum A OHLEN und *Bacinella irregularis* RADOICIC umkrustet ist. Adnet (sh).

*Peronidella* ? sp. ZANKL, 1969

Eine weitere, mit Vorbehalt zu *Peronidella* HINDE zu stellende Form bildet massive Kolonien aus einem groben Maschenwerk, welche durch eine extreme Dichtständigkeit und ein seitliches Verschmelzen einzelner Individuen erklärt werden können. Die Kolonie sendet einzelne Stolonen von 1 bis 1,5 cm Durchmesser aus. Sie werden von einem unregelmäßigen, rund 0,5 cm dicken Zentralrohr durchzogen, welche durch ein Osculum nach außen mündet. Adnet und Rötelwand (ss).

Unterordnung incertae sedis

*Molengraafia* sp.

Die Art besitzt einen großen, schlüsselartigen und in Falten gelegten Schwammkörper, dessen unregelmäßig gebuchtete und gefaltete Wände im Gestein wie grob gewundene Bänder erscheinen. Der Gesamtdurchmesser der Becher erreicht 20 cm, die Wandstärke liegt sehr konstant zwischen 7 und 10 mm. Die Schwammwand baut sich aus einem sehr regelmäßig rechtwinkligen Maschenwerk auf. Der Durchmesser der Vertikal- und Horizontalelemente

und ebenso ihre Abstände untereinander betragen 0,2 cm. Durch die Dimensionen ihrer Skelettelemente unterscheidet sich die Form von *Molengraafia regularis* VINASSA DI REGNY 1915 und kann mit *Molengraafia seilacheri* FLÜGEL 1962 nom. nud. verglichen werden (vgl. ZANKL 1969). Adnet (s).

Ordnung Sphinctozoa STEINMANN 1882

Überfamilie Aporata SEILACHER, 1962

Familie Celyphiidae DE LAUBENFELS, 1955

*Follicatena irregularis* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER, 1978

Der Schwamm füllt als unregelmäßig gestaltetes Maschenwerk die Zwickel zwischen anderen Riffbildnern aus und stellt einen der wichtigsten sekundären Besiedler des Riffgerüsts dar. Der Schwammkörper setzt sich aus zahlreichen glomeraten, gänzlich ungeordneten Kammern zusammen. Die Kammern besitzen häufig eine halbkugelige Gestalt, ihre Höhe mißt 1 mm, die Breite liegt zwischen 2 und 3 mm. Die Kammerwände sind dicht und bestehen aus mehreren, parallel laufenden mikritischen Lamellen. Wenige, unregelmäßig verteilte Ostien verbinden die Kammern untereinander und mit der Außenwelt. Vesiculae können einzelne Kammern durchziehen. Ein oder mehrere Zentralkanäle existieren nicht. Adnet und Rötelwand (sh).

Überfamilie Porata SEILACHER, 1962

Familie Sebargasiidae STEINMANN 1882

*Colospongia catenulata* OTT, 1967

Die durch ein einziges Exemplar belegte Art bildet ein schlankes Stämmchen aus perl-schnurartig aneinandergereihten Kammern. Das Exemplar wird 20 mm lang, die Durchmesser der Kammern betragen 1,5 mm. Füllgewebe, Vesiculae und ein Zentralrohr fehlen. Die Kammerwände besitzen eine Stärke von 0,35 mm; sie werden von 0,025 mm breiten Poren durchsetzt, deren Abstände sehr regelmäßig bei

0,2 mm liegen. Rötelwand, Einzelfund.

*Colospongia* sp.

Diese, in beiden Riffen relativ häufige Art bildet unregelmäßig glomerate Formen, oft als Aufwuchs auf anderen Riffbildnern. Die einzelnen Kammern sind unregelmäßig geformt und besitzen Durchmesser von 1 bis 10 mm. Füllskelett, Zentralrohr und Vesiculae sind nicht ausgebildet. Die Wand ist im Vergleich zur Kammergröße fein (0,125 mm). Sie wird in unregelmäßigen Abständen von rund 0,025 mm dicken Poren durchbrochen. Adnet und Rötelwand (mh).

*Colospongia bimuralis* SENOWBARI-DARYAN, 1978

Der Schwamm wächst in kleinen Stämmchen oder auch flachen Krusten auf anderen Riffbildnern. Er erreicht Höhen von maximal 10 mm und einige mm an Breite. Die glomerat angeordneten Kammern besitzen Durchmesser von 0,5 bis 2,0 mm. Die Wand eine Stärke von 0,1 bis 0,15 mm. Die zahlreichen Wandporen haben Durchmesser von 0,03 bis 0,04 mm. Füllgewebe, Zentralkanal und Vesiculae fehlen. Adnet und Rötelwand (mh).

*Colospongia* sp. 1

Diese Form stellt eine der auffälligsten Schwammarten in den Obertrias-Riffen dar und kann an den Steinbruchwänden und -sohlen des Tropfbruches in Adnet besonders gut studiert werden. Die Dimensionen des Schwammes schwanken in Wuchsrichtung zwischen 5 und 30 cm, häufiger sind allerdings die großwüchsigen Individuen. Der Schwamm liegt flach dem Sediment auf und kann sich teilweise von ihm abheben; seine Gestalt ist flach-fächerförmig. Die sichelförmigen, catenulat angeordneten Kammern greifen jeweils über das vorhergehende, ältere Segment über. Die Abstände zwischen den Segmenten betragen 1 bis 10 mm, ihre Höhe von Boden aus gerechnet kann 5 cm erreichen. In der Aufsicht (Schnitt parallel zur Schichtung des Gesteins) mißt die Breite der Segmente und somit des gesamten Fächers bis zu 20 cm. Die einzelnen Kammern sind hohl; Zentralrohr, Füllgewebe

	Gestalt	Dimensionen (mm)			Poren	Füllgewebe	Vesiculae	Zentralkanal		zusätzl. Ostien
		Höhe	Gesamt- $\phi$	Wand- $\phi$				Form	$\phi$ (mm)	
<b>Inozoa</b>										
Molengraafia sp.	unregelmäßig becherförmig	200	200	10	X	fehlt	fehlen	fehlt	-	fehlen
Peronidella fischer FLÜGEL nom.nud.	zylindrische Stämmchen	100	10	7-10	X	reticulär	fehlen	durchgehend	1-2	fehlen
Peronidella sp.1	zylindrische Stämmchen	100	8-15	5-8	X	reticulär	fehlen	durchgehend	3-8	fehlen
Peronidella ? sp.1 ZANKL	massiv, vereinz. Stolonen	150	250	-	X	reticulär	fehlen	einzelne Stolonen	5	fehlen
<b>Sphinctozoa</b>										
Follicatena irregularis S-D.u.S	unregelmäßig glomerat	30	30	5	aport	fehlt	vorhanden	fehlt	-	vorhanden
Colospongia catenulata OTT	zylindrisch, catenulat	3	1,5	0,35	X	fehlt	fehlen	fehlt	-	fehlen
Colospongia sp.	glomerat	3-5	3-5	0,125	X	fehlt	fehlen	fehlt	-	fehlen

Tab. 5a

	Gestalt	Dimensionen (mm)			Poren	Füllgewebe	Vesiculae	Zentralkanal		zusätzl. Ostien
		Höhe	Gesamt- $\phi$	Wand- $\phi$				Form	$\phi$ (mm)	
Colospongia sp.1	flach-kriech. catenulat	bis 50	bis 300	5-10	X	verzweigtes Porensystem in der Wand	fehlen	fehlt	-	vorhanden
Colospongia sp.2	flach-kriech. catenulat	bis 40	200	5-8	X	fehlt	fehlen	fehlt	-	vorhanden
Annaecoelia mirabilis S.-D.u.S	polsterförm. glomerat	5-7	5-10	1-1,5	X	fehlt	vorhanden	je Segment ein Zentralkanal, prosiphonat	0,3	fehlen
Annaecoelia interiecta S.-D.u.S	polsterförm. glomerat	bis 20	bis 20	1-1,5	X	fehlt	zahlreich	mehrere Bündel von Zentralkanälen, prosiphonat	0,3	fehlen
Paradenigeria weyli S.-D.u.S.	zylindrisch catenulat	100	6-7	2	X	reticulär	selten	retrosiphonat, Kanalbüdel	2-3	fehlen
Paradenigeria alpina S.-D.u.S	zylindrisch catenulat	70	5	0,5-1	X	reticulär	selten	retrosiphonat	3	fehlen
Paradenigeria gruberensis S.-D.u.S.	zylindrisch catenulat	150	bis 1,5	7-8	X	reticulär	selten	retrosiphonat	7	fehlen

Tab. 5b

	Gestalt	Dimensionen (mm)			Poren	Füllgewebe	Vesiculae	Zentralkanal		zusätzl. Ostien
		Höhe	Gesamt- $\phi$	Wand- $\phi$				Form	$\phi$ (mm)	
Weltheria cf. repleta V.d.R.	zylindrisch, catenulat	150	1,5-2,5	10-11	X	reticulär	fehlen	ambisiphonat	1,5-3	vorhanden
Cryptocoelia sp.	knollig	200	200	-	X	trabeculär	fehlen	fehlt	-	fehlen
Salzburgia variabilis S.-D.u.S.	unregelmäßig glomerat	100	200	0,5-2,0	X	fehlt, doppel-schichtige Wand, verzw. Porensyst.	angedeutet	angedeutet	?	fehlen
Sphinctozoa ? sp.1	zylindrisch, unregelmäßig inkrustierend	10	5	2	X	reticulär	fehlen	pseudosiphonat	1,0-1,5	fehlen

Tab. 5c

Tab. 5a - c. Kalkschwämme. Diagnostic criteria for calcareous sponges.

und Vesiculae fehlen. Die Kammerwände besitzen eine Stärke von 1,5 bis 1,0 cm. Meist sind sie vollständig umkristallisiert, nur vereinzelt ist die ursprüngliche Wandstruktur erhalten. Sie besteht aus einem groben Maschenwerk, bedingt durch eine Verästelung der Wandporen ( $\emptyset$  0,25 mm). Hierdurch unterscheidet sich die Art von *Colospongia* LAUBE, die durch unverzweigte Poren gekennzeichnet ist. Zusätzlich zu diesen verzweigten Poren sind Außenwände und Segmentdecken von zahlreichen, unregelmäßig verteilten groben Poren durchsetzt ( $\emptyset$  0,5 mm), die vermutlich die Funktion von Ausströmöffnungen übernehmen. Einige der Poren stammen eindeutig von bohrenden Organismen.

SIEBER (1937) erwähnt aus Rötelwand-Riffkalken die Art *Steinmannia cf. gemina* WAAGEN & WENTZEL, möglicherweise ist sein Exemplar mit den vorliegenden Formen identisch. Für eine Übereinstimmung sprechen vor allem die gleichen flach-fächerförmigen Wuchsformen, der vorliegenden Art fehlen aber die für *Steinmannia gemina* W. & W. typische Vesiculae. Systematisch muß die Art in den Formenkreis der Familien Sebergasiidae STEINMANN und Polytholosiidae SEILACHER gestellt werden. Von OTT (1967b) wurde die Gattung *Steinmannia* in die Gattung *Colospongia* LAUBE einbezogen. Bei dieser Revision schloß er 3 Arten von *Steinmannia* aus, welche er aufgrund der differenzierten Wandporen und eines tubulären Füllgewebes zu *Polytholusia* stellte. Die vorliegende ist von jenen Arten nur durch das fehlende tabuläre Füllgewebe unterschieden. Offensichtlich existiert in der Oberen Trias eine sich abwandeln- de Formenreihe, beginnend mit einfachen Gattungen wie *Colospongia* über einzelne Zwischenglieder bis zu den höherdifferenzierten Gattungen wie *Polytholusia*, wobei sich die einzelnen Glieder infolge der Überschneidung der Merkmale wie Wandporen, Füllgewebe, Zentralkanal und Vesiculae nur schwer voneinander abtrennen lassen. Tatsächlich vereinigt die vorliegende Art in sich die einfachen Merkmale von *Colospongia* (fehlendes

Füllgewebe und Zentralrohr) mit den komplizierten Merkmalen der Polytholosiidae (differenziertes Wandporensystem). Diese Merkmalskombination wie auch die Wuchsform könnte für eine Zuordnung zur Gattung *Ascoxymplegma* sprechen.

#### *Colospongia* sp. 2

Von der vorhergehenden Art ist diese Form durch die größeren und unregelmäßig gestalteten Kammern unterschieden, welche den Schwamm als wesentlich lockereres Maschenwerk erscheinen lassen. Der Schwamm erreicht eine Größe von 20 zu 20 cm und breitet sich fächerförmig auf dem Sediment aus. Die Kammern setzen an einer zentralen, ringförmigen Kammer an und breiten sich stets in zwei Wuchsrichtungen hin aus. Die Abstände zwischen den Segmentdecken betragen meist 10 cm, ihre Breite liegt bei etwa 5 cm. Die Wandstärke schwankt zwischen 1,5 und 3,0 mm, ein Füllgewebe oder auch eine Differenzierung der Wandporen wurden nicht beobachtet. Vesiculae fehlen. Grobe Ostien treten häufiger auf, ihr Durchmesser beträgt 0,5 bis 1,0 mm. Adnet (sh), Rötelwand (s).

#### Familie Polytholosiidae SEILACHER, 1962

##### *Polytholusia* sp.

Der Schwamm besitzt eine zylindrische Gestalt von einer Länge bis zu 5 cm und ist in Abständen von jeweils 1 cm eingeschnürt. Der Durchmesser des einzigen, vorliegenden Exemplares beträgt 1,5 cm. Die kräftige Wand (1,0 bis 1,5 mm im Durchmesser) wird wie bei *Weltheria* VINASSA, 1915 aus einem groben Maschenwerk aufgebaut, zusätzlich erfüllt ein tabuläres Füllgewebe den Raum zwischen Außenwand und Zentralrohren. Vesiculae fehlen. Die Zentralkanäle haben Durchmesser von 2 mm und liegen in 3-Zahl vor; in ihren Wänden liegen wenige größere Poren. Rötelwand (ss).

#### Familie Annaecoeliidae SENOWBARI-DARYAN, 1978

##### *Annaecoelia mirabilis* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER, 1978

Diese Art, welche bei freiem Wachstum kleine, aber wohlgestaltete Bäumchen bildet (SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER, 1978) tritt in den beiden Riffen in Form kleiner, flacher Krusten auf. Diese Abänderung der Gestalt kann als Anpassung des Schwammes an seine Lebensweise als Epibiont anderer Rifforganismen gedeutet werden. Die einzelnen Kammern der halbkugelig abgeflachten Form sind glomerat angeordnet und greifen flachschirmförmig übereinander. Die größte gemessene Höhe eines Individuums betrug 1 cm, größere Exemplare wurden nicht gefunden. Die Wandstärke liegt zwischen 0,1 und 0,15 mm. Die Wände sind äußerst fein perforiert (Poren-Durchmesser 0,01 bis 0,02 mm, Porenabstand 0,02 bis 0,04 mm). Ein Füllgewebe fehlt, Vesiculae sind relativ selten ausgebildet. Jede Kammer besitzt ein prosiphonates Zentralrohr, welches in der Art eines Siphos das Dach der Kammer durchbricht. Im weiteren Verlauf des Schwammwachstums legen sich die folgenden Kammern glomerat um die gebündelten Zentralrohre im Zentrum des Schwammes. Adnet und Rötelwand (h).

*Annaecoelia interiecta* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER, 1978

Ein weiterer Typus der Gattung *Annaecoelia* besteht aus einem Haufwerk mehrerer unregelmäßig angeordneter Kammern. Wandstärke und Perforation entsprechen denjenigen anderer Arten, auffallend sind die inkrustierende Wuchsform, die Unregelmäßigkeit der Kammern und die Fülle von Vesiculae. Zentralrohre sind bei den vorliegenden Exemplaren nur angedeutet. Adnet und Rötelwand (h).

#### Familie Verticellitidae STEINMANN, 1822

*Paradeningeria weyli* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER, 1978

Diese Art stellt den wichtigsten Vertreter der Sphinctozoen in den beiden Riffkomplexen dar. Sie erreicht die höchste In-

dividuenzahl und kann wegen ihrer Bindung an bestimmte Biotope zur Gliederung der zentralen Riffgebiete herangezogen werden. Die 3 bis 5 cm hohen, zylindrischen, aus kugeligen Segmenten zusammengesetzten Individuen stehen in losen Gruppen zusammen oder bilden durch unregelmäßige Knospungen echte Kolonien. Die Durchmesser der Individuen liegen bei 6 bis 7 mm. Die Wände sind relativ dick und besitzen eine Stärke von rund 2 mm. Das Füllgewebe ist reticulär, Vesiculae sind selten ausgebildet. Das Zentralrohr ist prosiphonat. Das im Innern grobe Füllgewebe wird zur Peripherie hin sehr fein. Zahlreiche feine Poren münden nach außen. Die Poren sammeln sich zum Zentralrohr hin zu wenigen großen Kanälen, welche trichterförmig in das Zentralrohr münden (in Längsschnitten sind jeweils nur 2 Poren je Segment angeschnitten, im Querschnitt sind nie mehr als 3 erkennbar). Adnet und Rötelwand (sh).

*Paradeningeria alpina* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER, 1978

Wie bei *Paradeningeria weyli* stehen die zylindrischen Individuen dieser Art in lokaleren Gemeinschaften oder Kolonien beisammen. Sie sind allerdings durch einige wesentliche Merkmale von jener unterschieden. Die Individuen besitzen Höhen von 2,5 bis 3 cm und Durchmesser von etwas mehr als 5 mm. Der Zentralraum ist auffallend groß (3 mm im Durchmesser), die Kammerform ist tonnenförmig, Außenwände und Zentralraum sind wesentlich weniger eingeschnürt als bei Sphinctozoa Nr. 1. Das Zentralrohr ist prosiphonat, Vesiculae sind sehr selten. Das Füllgewebe ist reticulär, es nimmt nach außen an Feinheit zu. Pro Segment münden im Querschnitt stets mehr als 2 Kanäle in das Zentralrohr. Adnet (s), Rötelwand (sh).

*Paradeningeria gruberensis* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER, 1978

Diese dritte, an Häufigkeit hinter den beiden anderen Arten deutlich zurückstehende Art bildet Stämmchen aus länglichen, tonnenförmigen Segmenten. Auffallendes Merkmal



sind 1.) die größeren Dimensionen (Durchmesser der Stämmchen bis 1,5 cm, Durchmesser des Zentrallumens um 0,7 cm). 2.) die geringere äußere Segmentierung und 3.) die ausgeprägte prosiphonate Anlage des Zentralkanals. Stets münden mehrere Kanäle pro Segment in den Zentralkanal. Adnet und Rötelwand (s).

*Weltheria cf. repleta* VINASSA DE  
REGNY, 1915

Der rund 10 cm lange und 1,5 bis 2,0 cm dicke zylindrische Schwammkörper setzt sich aus mehreren kugeligen, catenulat aufeinandergesetzten Kammern zusammen. Die Kammerhöhe beträgt jeweils rund 1 cm. Das Zentralrohr ist ambisiphonat angelegt und mit 1,5 bis 3 mm im Vergleich zum Gesamtdurchmesser auffallend eng. Das lockere Füllgewebe ist reticulär und im Bereich der Außenwand und des Zentralrohres verdichtet, so daß eine deutliche Dreischichtigkeit entsteht. In der Außenwand treten neben zahlreichen feinen Poren vereinzelt größere Ostien auf, die massive Wand des Zentralrohres erreicht bis zu 3 mm Stärke. In jeder Kammer ist sie von mehreren Kanälen durchbrochen (0,5 bis 1,0 mm Durchmesser). Die Schwammindividuen stehen einzeln oder in Gruppen beisammen und sind dann durch Schwammgewebe untereinander verbunden. Sie weisen einen extrem starken Bewuchs durch Sekundärsiedler auf (Taf.20/5). Rötelwand 6 (s).

Familie Cryptocoeliidae STEINMANN, 1882

*Cryptocoelia ? sp. 1*

Dieser Schwamm mit knolliger Wuchsform erreicht bis zu 20 cm an Durchmesser. Der gesamte Schwammkörper besteht aus grobmaschigem, trabeculärem Füllgewebe. Die Segmente bilden flache Lagen von etwa 2 mm Höhe. Die Pfeiler innerhalb der einzelnen Segmente sind kräftig (um 0,3 mm Durchmesser) und besitzen eine lamellare Internstruktur, wie sie auch bei anderen Schwämmen (z.B. *Follicatena*) zu beobachten ist.

Zentralrohr und Vesiculae fehlen. In Wuchsform und Internstruktur zeigt der Schwamm Ähnlichkeit mit der Gruppe der Spongiomorphae. Adnet und Rötelwand (s).

Familie Salzburgiidae SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER, 1978

*Salzburgia variabilis* SENOWBARI-DARYAN  
& SCHÄFER, 1978

Der großwüchsige Schwamm besteht aus einem ungeordneten Maschenwerk kettenförmig bis glomerat angeordneter Kammern. Zunächst flach auf dem Sediment kriechend, wächst er bald in alle Richtungen, wobei häufig mehrere Wuchszentren festgestellt werden können. Der Schwamm erreicht eine Größe bis zu 20 cm, die einzelnen, meist rundlichen Kammerlumina messen bis zu 10 mm. Füllgewebe und Vesiculae fehlen innerhalb der Kammern. Die Kammerwände zeigen eine deutliche Zweischichtigkeit. Einer äußeren, reticulären Wand-schicht schließt sich nach innen eine umkristallisierte, faserige mikrokristalline Schicht an. Der Schwamm ist stets frei von Bewuchs durch Epizoen und Epiphyten. Rötelwand (h).

*Sphinctozoa ? sp. 1*

Dieser Kalkschwamm soll aufgrund seiner sehr sporadischen Andeutung einer Segmentierung nur mit Vorbehalt zu den Sphinctozoen gestellt werden. Der Schwamm tritt meist als Epibiont auf anderen Rifforganismen auf. Er besitzt eine unregelmäßige, zylindrische Gestalt von rund 5 mm Durchmesser. Das reticuläre Füllgewebe ist sehr locker, das vermutlich retrosiphonat angelegte Zentralrohr (Taf.14/2) ist mit 1,0 bis 1,5 mm relativ weitulmig. Zahlreiche feine Poren münden in den Zentralkanal, wodurch dieser im Schnitt eine punktförmige Wandbegrenzung erhält. (Rötelwand (mh)).

6.1.4 "Tabulozoa" KÜHN, 1942 und Bryozoa  
 EHRENBERG, 1831

Auch wenn ihre Bedeutung beim Aufbau der obertriadischen Riffe von anderen Autoren als relativ gering erachtet wird, zählen die Bryozoen und Tabulozoen im Adnet- und Rötelwand-Riff zu den wichtigsten sekundären Besiedlern des Riffgerüsts. Daneben treten aber besonders die großwüchsigen Tabulozoen teilweise in solch großen Kolonien, besiedelt von einer überaus reichhaltigen Epifauna und -flora, auf, daß ihnen durchaus auch die Funktion von primären Riffgerüstbildnern zugeordnet werden kann.

Aufgrund ihrer ähnlichen Morphologie sollen Bryozoen und Tabulozoen bei der Darstellung der beiden Obertriat-Riffe zusammen als eine Gruppe behandelt werden. Die systematische Stellung der Tabulozoen ist bislang noch ungeklärt. Ihre Verwandtschaft mit den paläozoischen tabulaten Korallen, mit Hydrozoen, Bryozoen und sogar Kalkalgen (Solenoporaceen) (BACHMAYER & FLÜGEL) 1961) wurde von verschiedenen Autoren diskutiert.

Bei der früheren Bearbeitung anderer obertriadischer Riffkomplexe wurde der Gruppe der Bryozoen/Tabulozoen nur eine sehr geringe Aufmerksamkeit geschenkt. Die Bestimmung einzelner Arten wurde überhaupt nicht durchgeführt, OHLEN (1959) konnte aufgrund des damaligen Kenntnisstandes überhaupt keine Bryozoen nachweisen. Solange keine umfassende Revision der mesozoischen Bryozoen und besonders der Tabulozoen auf der Grundlage von Dünnschliffuntersuchungen durchgeführt worden ist, kann keine befriedigende Beschreibung der am Aufbau der obertriadischen Riffe beteiligten Arten erfolgen. Jede Beschreibung wird sich daher auf die Unterscheidung charakteristischer Formtypen ohne Berücksichtigung ihrer Verwandtschaftsgrade und systematischen Einordnungen beschränken.

ZANKL (1969) unterscheidet auf der Basis der verschiedenen Wuchsformen der Kolonien

und der Durchmesser der Zooecien in den Dachsteinriffkalken des Hohen Gölls insgesamt 1 Tabulozoe und 5 Bryozoen-Arten. Zusätzlich sollen die Querböden in den Zellröhren (Diaphragmen) bei der Unterscheidung der Formen Berücksichtigung finden, da diese anscheinend eines der wichtigsten morphologischen Kennzeichen der einzelnen Formtypen darstellen. Die Bryozoen und Tabulozoen treten in den Riffkalken des Hohen Gölls in Schwamm- und einigen wenigen Korallen-Biozönosen (*Astraeaomorpha*-, *Palaeastrea*- und *Procycololites* -Biozönosen) als Epizoen des primären Riffgerüsts auf.

Dagegen schließen sich am Sauwand-Riff (FLÜGEL & FLÜGEL-KAHLER, 1963) Bryozoen und Schwämme häufig gegenseitig aus, ein Phänomen, welches nicht nur den Beobachtungen am Adnet- und Rötelwand-Riff, sondern auch den Hinweisen anderer Autoren (ZIEGLER, 1964:89) genau entgegengesetzt ist. Im Adnet- und auch im Rötelwand-Riff ist gerade die Assoziation *Paradeningeria Dissectopora* - Tabulozoa (z.B. Steinbruchsohle A, Tropfbruch Adnet) eine der stabilsten der Riffkomplexe.

Folgende Kriterien liegen der Gliederung der in den beiden Obertrias-Riffen auftretenden Bryozoen und Tabulozoen in insgesamt 12 Formtypen zugrunde:

1. Wuchsform der Zoarien (Kolonien)
2. Anordnung und Durchmesser der Zooecien (Autoporen)
3. Zahl und Anordnung der Diaphragmen (Querböden) in den Zooecien
4. Ausbildung von Meta- und Acanthoporen.

Eine Unterscheidung zwischen Bryozoen und Tabulozoen ist gerade in Dünnschliffen sehr schwierig, da im Besonderen die trepostomaten Bryozoen und Tabulozoen ("Chaetiden") sehr ähnliche morphologische Merkmale besitzen. Da aber die fraglichen Formen keine Differenzierung der Zellröhren (neben Auto- auch Meta- und Acanthoporen) und nur sehr weitständige Querböden besitzen, werden sie zu den Tabulozoen gestellt. Die als Bryozoen bestimmten Formen wurden mit Vorbehalt der Ordnung Cyclostomata zu-

geordnet, da sie ebenfalls wie die Tabulozoen keine Zelldifferenzierungen aufweisen. 2 Formen sind aufgrund der Zelleröhrendifferenzierungen der Ordnung Trepostomata zuzurechnen. Die Bryozoen und Tabulozoen seien in erster Linie durch die Größe der Zooecien, die Ausbildung der Diaphragmen bzw. Querböden und die Wuchsform der Zoarien unterschieden. Über die Künstlichkeit dieser Unterteilung besteht kein Zweifel, da gerade die Wuchsform, aber auch die Anlage der Zellquerböden bis hin zur Ausbildung von Wachstumsschichtungen (vergleiche die Anlage der Latilaminae bei den Hydrozoen und den Solenoporaceen) in unbekanntem Ausmaß ökologischem Einfluß unterliegt. Tabelle 6 zeigt eine Übersicht über die unterscheidbaren Tabulozoen und Bryozoen.

*"Chaetetes" sp. 1* - Taf. 12/2

Die knolligen, domartig aufgewölbten Kolonien erreichen eine Höhe von 6 bis 7 cm und einen Durchmesser von 3 bis 4 cm. Die deutlich ausgeprägten, 1 bis 1,5 cm dicken Wachstumslagen greifen meist weit über die älteren Lagen über. Die Durchmesser der Zelleröhren besitzen eine beträchtliche Variationsbreite, der Mittelwert liegt bei 0,35 bis 0,45 mm. Die Zelleröhrenwände sind mit 0,075 mm relativ dick und zeigen im Bereich der Wachstumsverzögerungen die Andeutung einer clinogonalen Mikrostruktur. Die Dicke der Querböden in den Zelleröhren beträgt etwa 0,025 mm. Sie durchziehen in Abständen von 0,25 bis 0,3 mm niveaubeständig die Zelleröhren der Kolonie. Sie sind leicht nach unten durchgebogen, ihr allgemeine Anlage erfolgt parallel zur generell domalen Wuchsform der Kolonie. Vermehrung der Zelleröhren geschieht durch Einbau einer zusätzlichen Wand innerhalb einer großen Zelleröhre. Aufgrund der niveaubeständigen und zahlreichen Querböden wird die Form zu den "Chaetetiden" i.w.S. gestellt. Rötelwand (ss).

Tabulozoa sp. 1 - Taf. 12/5

Die Wuchshöhe der krustenbildenden Kolonien liegt meist zwischen 1 und 2 cm. Die Variationsbreite der Zelleröhren-Durchmesser

übersteigt noch diejenige von *"Chaetetes" sp. 1*; auffallend ist besonders die Streuung in Richtung der größeren Zelleröhren. Neben einem deutlichen Maximum der Werte zwischen 0,45 und 0,5 mm reichen die Messungen bis zu 0,75 mm. Querböden treten auf; allerdings sind sie nicht niveaubeständig angeordnet und liegen bei mittleren Abständen von 0,4 mm locker verteilt in den Zelleröhren. Adnet und Rötelwand (sh).

Tabulozoa sp. 2 - Taf. 12/5

Dieser Formtyp tritt ebenfalls als Epizoe auf anderen Riffbildnern auf. Durch zahlreiche Wachstumsunterbrechungen kommt es zu einer deutlichen Ausbildung von Wachstumslagen oder sogar zu einer Wechselschichtung von Tabulozoa sp. 1 und Tabulozoa sp. 2. Da aber keine Überschneidung in den Abmessungen zu beobachten ist, sollen sie als selbständige Formtypen unterschieden werden. Die Durchmesser der Zelleröhren liegen mit 0,25 bis 0,35 mm zwischen sehr engen Grenzen; ihre Wände messen 0,075 mm. Querböden sind nur vereinzelt ausgebildet, zahlenmäßig lassen sich ihre Abstände nicht erfassen. Vermehrung von Zelleröhren geschieht wie bei *"Chaetetes" sp. 1* innerhalb einer Zelleröhre durch Einbau von Trennwänden. Adnet und Rötelwand (sh).

Tabulozoa sp. 3

Diese sehr seltene Form bildet sehr flache Krusten um andere Riffbildner. Die Durchmesser der Zelleröhren mit einem Mittelwert von 0,5 bis 0,6 mm liegen sehr hoch und schwanken innerhalb weiter Grenzen. Die Wände der Zelleröhren sind rund 0,1 mm stark. Querböden sind nicht entwickelt. Adnet und Rötelwand (s).

Bryozoa sp. 1 Form A

Die Zoarien besitzen eine knollig-schirmförmige Gestalt und sitzen locker anderen Riffbildnern auf. Meist findet man sie losgelöst von ihrem Untergrund im mikritischen Sediment. Umkristallisation führte zu einer starken Verdickung der Zooecien-Wände, so

	Zoocien ( mm )			Querböden ( mm )		Stockform	Besonderheiten
	Durchmesser		Wand- Durchmesser	Durch- messer	Abstand		
	Mittelwert	Variation					
Chaetetes sp.1	0,35-0,45	0,22-0,57	0,07	0,025	0,25-0,3	domal	Querböden regelmäßig und niveaubeständig
Tabulozoa sp.1	0,45-0,50	0,30-0,77	0,05	0,015	0,4	flache Krusten	Querböden selten, nicht niveaubeständig
Tabulozoa sp.1	0,25-0,30	0,22-0,37	0,025	0,015	-	flache Krusten	Querböden nicht niveaubeständig
Tabulozoa sp.3	0,50-0,60	0,40-0,80	0,05	-	-	Umkrustungen	Zoocien- $\beta$ stark schwankend
Bryozoa sp.1	0,15-0,25	0,12-0,32	0,03-0,05	-	-	A: knollig-schirmf. B: flach-polsterf.	zwei Wuchstypen
Bryozoa sp.2	0,10-0,15	0,05-0,20	0,01-0,015	-	-	A: knollig-kugelig B: flach-polsterf.	zwei Wuchstypen
Bryozoa sp.3	0,10-0,20	0,07-0,30	0,07-0,12	-	-	kugelig	auffallend kurze Zoocien
Bryozoa sp.4	0,2	0,17-0,22	0,07-0,12	-	-	kugelig	Zoocien- $\beta$ sehr konstant
Bryozoa sp.5	0,12-0,20	0,07-0,25	0,03-0,05	-	-	knollig-pilzf.	häufige Verzweigungen der Zoocien
Bryozoa sp.6	Autoporen 0,05-0,10	Metaporen 0,17-0,2	?	-	-	Bruchstück	Differenzierung in Auto- und Metaporen

Tab. 6. Tabulozoen/Bryozoen. Diagnostic criteria for the Tabulozoa/Bryozoa.

daß Messungen meist nur Schätzwerte darstellen. Die randlich stark divergierenden Zoocien haben Durchmesser zwischen 0,15 und 0,25 mm; Diaphragmen wurden nicht beobachtet. In wenig umkristallisierten Bereichen sind die Zoocien-Wände 0,03 bis 0,05 mm dick, in solchen mit Umkristallisation sind sie spindelförmig angeschwollen und erreichen Werte über 0,1 mm. Adnet und Röteland (sh).

Bryozoa sp. 1 Form B - Taf.20/6

Von Bryozoa sp. 1 Form A ist dieser Typus nur durch seine flach-polsterförmige Wuchsform unterschieden. Sie stellt eine Anpassung an die epibiontische Lebensweise dar. Adnet und Röteland (sh).

Bryozoa sp. 2 Form A - Taf.10/3

Dieser Formtyp mit im Querschnitt kugelig, im Längsschnitt knolliger Gestalt

ist wie Bryozoa sp. 1 im Längsschnitt durch randlich divergierende Zoocien ausgezeichnet. Im Querschnitt sind die Zoocien radialständig angeordnet. Der Durchmesser der zartwandigen Zoocien liegt zwischen 0,1 und 0,15 mm, auffallend ist die geringe Variationsbreite. Diaphragmen fehlen. Adnet und Röteland (sh).

Bryozoa sp. 2 Form B

Ebenso wie Bryozoa sp. 1 Form B tritt dieser Formtyp als Bewuchs anderer Rifforganismen auf. Er besitzt gleiche Abmessungen wie Bryozoa sp. 2 Form A, ist aber durch seine flach-polsterförmige Gestalt von dieser unterschieden. Adnet und Röteland (sh).

Bryozoa sp. 3

Die Zoarien besitzen eine im Querschnitt kugelige Gestalt mit radial angeordneten Zoocien. Auffallende Kriterien sind einerseits die Kürze der Zoocien, die im Zentrum zu einer maschenartigen Struktur führt, an-

dererseits die kräftigen Zooecien-Wände, die eine vermutlich primäre Dicke von 0,075 bis 0,125 mm erreichen. Die Durchmesser der Zooecien liegen mit 0,1 bis 0,25 mm zwischen denjenigen von *Bryozoa* sp. 1 und *Bryozoa* sp. 2. Diaphragmen und differenzierte Zelleröhren fehlen wie bei allen anderen Formtypen. Adnet und Röteland (s).

#### *Bryozoa* sp. 4

Die kugeligen Zoarien werden aus radial stehenden Zooecien gebildet. Die vermutlich primäre Wanddicke der Zooecien beträgt 0,075 bis 0,125 mm, die Durchmesser der Zooecien selbst schwanken zwischen den sehr engen Grenzen 0,175 und 0,225 mm. Die Durchmesser der zentralen Röhren liegen dabei unter denjenigen der peripheren Röhren. Die Zooecien sind nicht tabuliert. Von *Bryozoa* sp. 1 ist die Art durch die kugelige Wuchsform und die geringere Variation der Zooecien-Durchmesser unterschieden. Adnet und Röteland (s).

#### *Bryozoa* sp. 5

Die knollig-pilzförmigen Kolonien sind durch locker stehende Zooecien gekennzeichnet. Die lockere Anordnung der Zooecien ist durch die häufigen Zelleröhren-Neubildungen bedingt. Die Zooecien-Wände messen rund 0,03 bis 0,05 mm, die Durchmesser der Röhren 0,125 bis 0,2 mm. Tabulierte Zooecien fehlen. Von *Bryozoa* sp. 2 unterscheidet sich die Form durch die knollige Gestalt und durch die wesentlich weiter stehenden Zooecien. Adnet und Röteland (s).

#### *Bryozoa* sp. 6

Diese, mit Sicherheit zu den *Trepostomata* zu stellende *Bryozoa* liegt in einem einzigen Exemplar vor. Der Querschnitt durch das Zoarium zeigt zwei deutlich unterschiedene Zelleröhren-Typen. Die großen Autoporen (Zooecien) haben Durchmesser von 0,175 bis maximal 0,225 mm. In den Wänden der Zelleröhren, oft in Gruppen zu zweit oder dritt zwischen 3 Autoporen angelegt, befinden sich die kleineren Meta-

poren mit Durchmessern von 0,05 bis 0,1 mm. Über Diaphragmen gibt der Schnitt keinen Aufschluß. Adnet und Röteland (ss).

#### *Bryozoa* sp. 7

Diese Art ist in erster Linie durch ihre knollig-brotlaibartige Wuchsform charakterisiert. Ein Substrat ist nicht zu beobachten. Die Zooecien divergieren leicht nach außen und messen im Querschnitt 0,1 bis 0,15 mm. Die Zooecienwände sind stark verdickt, ihre Stärke liegt zwischen 0,05 und 0,1 mm. Diaphragmen fehlen. Röteland (ss).

## 6.2 MIKROFAUNA UND -FLORA

Microorganisms: The calcareous algae are represented by *Dasycladaceae*, *Solenoporaceae*, porostromate bluegreen algae (with "*Cayeuxia*" and *Girvanella*), spongiostromate bluegreen algae and endolithic algae.

These calcareous algae play an important role in both reef structures for the stabilization of the primary reef framework. *Solenoporacean* thalli are elements of special reef communities. Within the sediments of the oncolithic and the algal-foraminiferal detritus facies the *dasycladaceans*, the "cayeucians" and most of the *solenoporaceans* reach their maximal abundance. A finer zonation of these facies units is based on the distribution of the genera (figs. 4 and 5).

A great number of "microproblematica" (microfossils of unknown systematic position) have been found in both reef complexes. Two different ecologic groups can be distinguished. Whereas one group is restricted to the inner part of the central reef areas (reef communities with calcisponges, hydrozoans, tabulozoans/bryozoans and solitary corals), the second group (*Sarminella* and *Problematicum A OHLEN*) is dominating in the oncolithic facies and in the marginal parts of reef patches (large coral colonies)(see figs. 6 and 7).

6.2.1 KALKALGEN

Die Kalkalgen sind in den beiden ober-triadischen Riffkomplexen durch die Klassen der Chlorophyta (Fam. Dasycladaceae (KÜTZING) HAUCK, 1884), der Rhodophyta (Fam. Solenoporaceae PIA, 1920), der Cyanophyta (Porostromata PIA, 1927 und Spongiostromata PIA, 1927) und durch die Gruppe der endolithischen Algen vertreten.

6.2.1.1 Familie Dasycladaceae (KÜTZING)  
HAUCK, 1884

Die Dasycladaceen sind innerhalb der beiden Riffgebiete durch insgesamt 5 Gattungen vertreten, wobei *Diplopora* SCHAFFHÄUTL und *Heteroporella* PRATURLON die größte Bedeutung zukommt. Die wichtigste Rolle spielen sie, wie auch die anderen Kalkalgen mit Ausnahme der spongiostromaten Blau-Grün-Algen, in den groben arenitischen Sedimenten der Onkoid- und der Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies. Besonders die Diploporen reichen aber auch in die randlichen Riffknospen des zentralen Riffareals hinein, wo sie meist auf sekundärer Lagerstätte zum Beispiel in Riffhöhlen zu finden sind. Die Dasycladaceen zeigen mit ihren verschiedenen Gattungen eine starke Faziesabhängigkeit.

*Diplopora adnetensis* FLÜGEL, 1975  
- Taf. 16/1

Die Art besitzt einen zylindrischen, oft leicht gebogenen und unsegmentierten Thallus, der eine Länge bis zu 15 mm erreichen kann. Der Durchmesser des Thallus liegt bei 1,3 bis 1,5 mm, derjenige der Stammzelle bei 0,3 mm ( $d/D = 40$  bis  $50\%$ ). 4 oder 5 auffallend schlanke ( $50\mu$  starke), trichophore Äste entspringen in einem Punkt unmittelbar an der Stammzelle und durchlaufen unverzweigt und schräg nach oben gerichtet den Kanalmantel. Eine metaspondyle Anlage der Äste, die als wichtiges Kriterium für die Gattung angesehen wird, ist bei der vorliegenden Art nur unklar entwickelt. Bei Tangentialschnitten liegen die Äste in Gruppen (jeweils 4 bis 5 Äste

in einer Gruppe) regellos verteilt an der Oberfläche des Kalkmantels. Fertile Sporangien sind nicht zu beobachten, möglicherweise waren sie nicht calcifiziert und lagen in der Stammzelle.

Im Gegensatz zum Rötelwand-Riff, in welchem nur wenige Exemplare in den Onkoid-Kalken der Riffknospen-Außenseiten gefunden wurden, tritt *Diplopora adnetensis* im Adnet-Riff geradezu massenhaft auf und ist dort einerseits in groben Sedimenten der Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies (Kirchbruch), andererseits auch im eigentlichen Riffgebiet zu finden, wo es besonders an Riffknospenrändern und in primären Riffhöhlen zu beträchtlichen Anspülungen der Thalli kam.

*Heteroporella zankli* OTT, 1967  
Taf. 16/4

Die zylindrischen, an den Enden häufig gerundeten Thalli besitzen eine Länge von 2 bis 4 mm und einen Durchmesser von 1,125 bis 1,50 mm. Die Stammzelle erreicht mit 0,5 bis 0,75 mm 25 bis 30% des Gesamtdurchmessers. Wie bei allen Heteroporellen sind die sterilen und fertilen Äste in getrennten, alternierenden Wirteln angelegt. Die 0,4 mm großen Sporangien liegen im Kalkmantel und sind durch kleine Poren ( $24$  bis  $50\mu$   $\emptyset$ ) nach außen geöffnet. Die sterilen, im Querschnitt runden Äste durchsetzen den Kalkmantel in Einzahl und sind unverzweigt.

Obwohl *Heteroporella zankli* in beiden Riffgebieten nur in relativ geringer Zahl gefunden wurde, zeigt die Art eine auffällige Faziesabhängigkeit. Sie tritt ausschließlich in den arenitischen Sedimenten der Onkoid- und der Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies auf. Diese Feststellung stimmt mit den Beobachtungen von ZANKL (1969) und PILLER (1976) überein, wonach die Heteroporellen an faziell vergleichbare Sedimente innerhalb der gebankten Dachsteinkalke gebunden sind.

*Heteroporella* sp. 1 - Taf. 16/3

In einem einzigen Schnitt liegt eine weitere Art von *Heteroporella* vor. Der zylin-

drische Thallus besitzt eine mäßig große Stammzelle ( $D = 1,5 \text{ mm}$ ;  $d = 0,5 \text{ mm}$ ;  $d/D = 35 \%$ ), in welcher ebenfalls sterile und fertile Äste in getrennten Wirteln angelegt sind. Die Sporangien entstehen aus Verdickungen der Äste 1. Ordnung, sie besitzen Durchmesser von  $0,2$  bis  $0,25 \text{ mm}$  und liegen auffallend weit außen in der Peripherie der Stammzelle (Schnitteffekt). Nach außen sind sie häufig offen, eine Verbindung zur Stammzelle wurde jedoch nicht beobachtet. Die sterilen, metaspondylen Äste entspringen zunächst in Einzahl an der Stammzelle, um sich dann nach rund  $0,15 \text{ mm}$  in 3 oder 4 Äste 2. Ordnung zu verzweigen. Die Äste 2. Ordnung münden nach außen trichterartig.

Ähnliche Formen mit sterilen Ästen 2. Ordnung sind bereits aus dem jüngeren Mesozoikum beschrieben worden (Dasycladaceenkatalog der Elf-Erdölgesellschaft; DRAGASTAN, 1970), ihr Vorkommen in alpinen Triaskalken scheint jedoch noch nicht bekannt zu sein. Da die Art nur in wenigen Exemplaren vorliegt (Adnet, Kirchbruch), ist eine Neubeschreibung nicht gerechtfertigt.

*Griphoporella curvata* (GÜMBEL, 1872)

Die wenigen, auf die Rötelswand beschränkten Funde zeigen einen rundlich-ovalen Thallus von  $1,25$  bis  $2,25 \text{ mm}$  Durchmesser. Bei einem Durchmesser der Stammzelle von  $0,75$  bis  $1,75 \text{ mm}$  mißt der sehr dünne Kalkmantel sehr konstant  $0,25 \text{ mm}$  ( $d/D = 20 \%$ ). Die Thalli sind an den beiden Enden offen, ihre Länge beträgt maximal  $4 \text{ mm}$ . Die Äste sind  $0,1 \text{ mm}$  dick und liegen in Abständen von  $0,1$  bis  $0,15 \text{ mm}$  in dem für die Gattung sehr charakteristischen dünnen Kalkmantel. Die Äste sind unverzweigt und stehen nicht in Wirteln.

*Clypeina* ? sp. indet. - Taf. 16/2

Einige, vermutlich zu Dasycladaceen gehörende Bruchstücke besitzen einen Thallus von  $0,75 \text{ mm}$  Durchmesser mit einer auffallend kleinen Stammzelle von  $0,15 \text{ mm}$  Durchmesser ( $d/D = 20 \%$ ). Die im Querschnitt keulenförmigen Äste (Länge  $0,2 \text{ mm}$ , max. Breite  $0,1 \text{ mm}$ ) liegen dicht gedrängt um die Stammzelle und

sind nach außen geschlossen. Vermutlich handelt es sich um die zu Sporangien verdickten fertilen Äste. Sterile Äste sind nicht ausgebildet. Etwas außerhalb des inneren, aus Sporangien gebildeten Kreises liegende Kammern werden als die fertilen Äste der nächstfolgenden Ebene (Wirtel) gedeutet. Die Bruchstücke werden mit Vorbehalt zu den Clypeinen gestellt.

*Acicularia* sp.

Hierunter verstehe ich Porenplatten, welche meist eine unregelmäßige Gestalt besitzen, vereinzelt aber auch durch einen gedrun-gen-spindelförmigen Umriss ausgezeichnet sind. Die Poren liegen in annähernd gleichen Abständen und besitzen einen einheitlichen Durchmesser von  $50$  bis  $75 \mu$ . Diese relativ häufig auftretenden Formen werden zu *Acicularia* d'ARCHIAC, 1843 gestellt, ohne daß sie mit Sicherheit einer Art zugeordnet werden können.

6.2.1.2 Familie Solenoporaceae PIA, 1920

Die Solenoporaceen besitzen meist knollige, klar umrissene Thalli, welche aus runden bis polygonalen Zellfäden von  $20$  bis  $100 \mu$  Durchmesser aufgebaut werden. Die Zellgestalt ist einfach und undifferenziert, Reproduktionsorgane fehlen gewöhnlich. Wichtigste Unterscheidungskriterien bei der Bestimmung der Gattungen und Arten sind (in Anlehnung an WRAY, 1977):

1. Vorhandensein und Fehlen von Zellböden
2. Anordnung der Zellböden
3. Größe und Gestalt der Zellfäden

FLÜGEL (1975) gibt eine Zusammenstellung aller bisher aus der Trias bekanntgemachten und zu Vergleichszwecken brauchbaren Solenoporaceen-Arten.

In den beiden Oberrhät-Riffen konnte lediglich die Gattung *Solenopora* DYBOWSKI, 1879, vertreten durch mehrere Arten, nachgewiesen werden. Eine weitere, allerdings im Rötelswand-Riff auffallend häufige, Form ist mit Vorbehalt zur Gattung *Parachaetetetes* DENINGER,

1906 zu stellen.

*Solenopora aleicornis* OTT, 1966

Taf. 16/7

Diese Kalkalge besitzt kleine, 3 bis 5 mm breite und bis zu 10 cm hohe knorrige, büschelartig verzweigte Thalli. An den Verzweigungsstellen ist häufig eine Verbreiterung der Thalli zu beobachten. Der Durchmesser der Zellfäden beträgt 15 bis 20  $\mu$ , am Rande der Thalli sogar bis zu 40  $\mu$ . Die Wände der Zellfäden sind dünner als 10  $\mu$ . Im Zentrum der Thalli laufen die Zellfäden parallel, nach oben zu biegen sie seitlich zur Peripherie ab. Die Zellfäden sind gerade und nicht perlschnurartig verdickt, im Querschnitt erscheinen sie polygonal. Querböden sind selten und sehr unregelmäßig angeordnet.

*Solenopora* aff. *styriaca* FLÜGEL, 1960

Taf. 16/6

Die Form besitzt knollige Thalli bis zu 1 cm Breite und 2 cm Höhe. Die Zellfäden messen 30 bis 50  $\mu$  im Querschnitt. Die Zellfäden-Wände sind rund 10  $\mu$  stark und deutlich gezackt, wodurch eine perlschnurartige Verdickung der Zellfäden entsteht. Jeweils an den Zacken setzen die Querböden an, sie liegen in Abständen von 30 bis 40  $\mu$  zueinander und sind nicht niveaubeständig. Die Zellfäden laufen im Zentrum parallel und divergieren im oberen Teil der Thalli zur Peripherie hin.

Bei einem Vergleich mit *Solenopora styriaca* FLÜGEL (1960) zeigt die vorliegende Form die gleiche perlschnurartige Verdickung der Zellröhren, aber generell deutlich kleinere Abmessungen.

*Solenopora* cf. *endoi* FLÜGEL, 1975

Taf. 16/8

Die knolligen Thalli besitzen Durchmesser von 1 bis 2 cm. Auffallend sind die relativ dünnen, nicht gezackten und perlschnurartig verdickten Zellfäden. Der Durchmesser der im Querschnitt polygonalen Fäden beträgt 20

bis 30  $\mu$ , die Zellwände messen 5 bis 10  $\mu$ . Horizontale Zellböden sind äußerst selten und unregelmäßig verteilt.

*Solenopora* sp. 1 ZANKL, 1969

Diese Form besitzt einen knollig-ovalen Thallus, der bis zu mehreren cm groß werden kann. Er ist durch deutliche, in unregelmäßigen Abständen angelegte Wachstumslagen gekennzeichnet. Sie erscheinen im Schliff dunkler als die ungegliederten Zellröhrenabschnitte zwischen ihnen und entstehen durch verstärkte, niveaubeständige Querböden. Die Zellfäden verlaufen parallel, im Querschnitt sind sie polygonal. Ihr Durchmesser liegt zwischen 30 und 50  $\mu$ , ihre Wände besitzen eine Stärke von rund 10  $\mu$ . Die einzelnen Zellfäden besitzen in regelmäßigen Abständen von 30 bis 40  $\mu$  Horizontalelemente (rund 5  $\mu$  stark), die in relativ horizontbeständigen Niveaus mehrere Zellröhren durchsetzen. An Deutlichkeit treten sie allerdings weit hinter den vertikalen Zellfäden zurück. Die Zellfäden selbst sind leicht gewellt, so daß sie eine perlschnurartige Gestalt erhalten.

Die Form stimmt in Gestalt und Abmessungen der Zellfäden und Querböden mit der von ZANKL (1969) beschriebenen Art *Solenopora* sp. 1 überein. Aufgrund der Horizontbeständigkeit, wenn auch nur schwachen Ausbildung der Zellböden wäre auch eine Zuordnung zu *Parachaetetes* DENINGER denkbar.

*Parachaetetes* ? *maslovi* FLÜGEL, 1975

Taf. 16/5

Sehr häufig treten im Rötelwand-Riff an den Riffknospenrändern im Übergang zur groben Schuttfazies große, knollig-domartige Organismen von 5 bis 10 cm Höhe und mehreren cm Breite auf. Wichtigstes Skelett-Element sind feine, horizontale Zellröhren von 10 bis 20  $\mu$  Durchmesser, die dichte, leicht gewellte Lagen von beträchtlicher Höhe aufbauen. Vertikale Zellfäden sind nur an wenigen Stellen angedeutet, sie sind extrem zart und messen weniger als 10  $\mu$  im Durchmesser. Sie scheinen nicht über mehrere



	Durchmesser ( mm )			Äste				Gestalt des Thallus
	Thallus	Stammz.	Th./St. %	Zahl	Ø ster.Ä.	Form	Anordnung, Wirtelbildung	
<i>Diplopora adnetensis</i> FL.	1,3-1,5	0,3-0,5	30 - 50	1	0,04-0,06	trichophor	sub-bis metaspondyl, 4-5 Äste entspr. an 1 Punkt an der Stammzelle, Wirtelabstand 0,2-0,3 mm	zylindrisch
<i>Heteroporella zankli</i> OTT	1,12-1,50	0,35-0,75	30	1	0,05-0,07	trichophor	alternierende Wirtel mit sterilen + fert. Ästen, Sporangien-Ø 0,4 mm mit Poren n.a.	zylindrisch
<i>Heteroporella</i> sp.1	1,5	0,5	30	2	0,04-0,05	trichophor trichterf.	alternierende Wirtel mit sterilen + fert. Ästen, Sporangien-Ø 0,2-0,25 mm	zylindrisch
<i>Griphoporella curvata</i> (GÜMBEL)	1,25-2,25	0,75-1,75	70 - 80	1	0,1	nach außen verbreitert	Abstände zwischen Ästen 0,1-0,5 mm	oval
<i>Clypeina</i> ? sp. indet.	0,75	0,15	20	1	0,1-0,2	keulenförmig, nach außen verdickt	in Wirteln, nur fertile Äste	
<i>Acicularia</i> d'ARCHIAC	divers	-	-	1	0,05-0,07	rund	über den gesamten Thallus oder randl.	rund oder spindelf.

Tab. 7. Dasycladaceen. Diagnostic criteria for the Dasycladaceae.

Vertikalelemente (Zellfäden) hinwegzugehen.

Ein Zuordnung zur Gattung *Parachaetetes maslovi* FLÜGEL kann aufgrund des Holotyps (FLÜGEL, 1975) erfolgen. Wegen seiner dicht liegenden, horizontalen Zellröhren ist aber auch eine Verwandtschaft mit den porostromaten Blau-Grün-Algen der Gruppe *Girvanella* nicht auszuschließen.

#### 6.2.1.3 Porostromate Blau-Algen

##### Gruppe *Cayeuxia*

Die Gattung *Cayeuxia* FROLLO, 1938 zählt zu einer in ihrer systematischen Stellung umstrittenen Gruppe der Kalkalgen. Noch von JOHNSON (1961) zusammen mit der sehr ähnlichen Form *Garwoodia* WOOD (1941) zu den Codiaceen (Chlorophyta) gestellt, ordneten MASLOV et al. (1963) beide Gattungen den porostromaten Blaualgen (Cyanophyta) zu.

Mit *Cayeuxia* FROLLO vergleichbar sind

einerseits die sehr ähnlich Form *Garwoodia* WOOD, 1941 (Oberdevon-Trias), andererseits die mesozoischen Formen wie *Zonotrichites* BORNEMANN, 1886 und *Apophoretella* ELLIOTT, 1975.

WRAY (1977) gibt eine schematische Darstellung der Verzweigungsmodi bei den verschiedenen, heute zu den Porostromata gestellten Gattungen, wobei *Ortonella* durch eine dichotome Gabelung der Zellfäden ausgezeichnet ist, während sich *Cayeuxia* und *Garwoodia* lediglich durch die Zahl der rechtwinklig abzweigenden Tochterzellfäden unterscheiden (*Cayeuxia*: einfache Gabelung; *Garwoodia*: mehrfache Gabelung) (vgl. auch JOHNSON, 1961). Die Gattung *Zonotrichites* BORNEMANN und *Apophoretella* ELLIOTT sind im besonderen durch die Weitständigkeit der Zellröhren, weniger hingegen durch die Verzweigungswinkel gekennzeichnet (ELLIOTT, 1964 und 1975).

Neue rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an porostromaten Algen (FLÜGEL

	Wuchsform der Thalli	Zellröhren		Zellfäden		Querböden		Zonarbau
		Form	∅ (mm)	Form	∅ (mm)	Form	Abstand (mm)	
<i>Solenopora alaicornis</i> OTT	kleine Büschel, geweihartig verzw.	gerade	0,015-0,020 rand.0,04	gerade	0,010	selten, unregelm.	-	-
<i>Solenopora</i> aff. <i>styriaca</i> FLUGEL	knollig	perlschnurf.	0,03-0,05	perlschnurf.	0,010	ausgeh.v. Knoten	0,03-0,04	unregelmäßiger Zonarbau
<i>Solenopora</i> cf. <i>endoi</i> FLUGEL	knollig	gerade	0,02-0,03	gerade	0,005-0,010	sehr selten	-	-
<i>Solenopora</i> sp.1 ZANKL,1969	knollig	gerade	0,03-0,05	gerade	0,010	vereinzelt	0,03-0,04	Zonarbau vorhanden
<i>Parachaetetes</i> ? <i>maslovi</i> FL.	knollig-domal	sehr dünn	0,02-0,03	gerade	0,010	gerade	0,02-0,04 niveaubeständig	Zonarbau stark ausgeprägt

Tab. 8. Solenoporaceen. Diagnostic criteria for the Solenoporaceen.

1977) haben gezeigt, daß sich eine einzelne Filamentröhren aus einem äußerst engen Lumen (dieses wurde ursprünglich vom Zellfaden ausgefüllt) und einem Kalkmantel aufgebaut, welcher aus einer groben, sparitischen Innenzone und einer dünnen, mikritischen Außenschicht besteht. Taxionomische Bedeutung besitzen die Röhren-Durchmesser, die Wandstärke der Röhren, ihre Abstände untereinander und die Gestalt der Röhren und des gesamten Thallus.

Nach Durchsicht des Materials aus den Oberrhät-Riffkomplexen lassen sich drei Formenkreise unterscheiden. Es ist dies einerseits die Gruppe *Cayeuxia*/*Garwoodia* (kurze, kräftige, relativ unregelmäßige Zellröhren, welche sich durch einfache, vielleicht auch mehrfache rechtwinklige Gabelungen vermehren, andererseits die Gruppe *Zonotrichites*/*Apophoretella* (lange, dünne, gerade Zellröhren, welche sehr weit auseinander in einer mikrosparitischen Zementmasse stehen). Hinzu tritt die sehr

seltenen Form *Ortonella* mit dichotomer Gabelung der Zellröhren.

Da bislang keine Einigkeit zwischen den verschiedenen Autoren bezüglich der systematischen Stellung dieser Kalkalgengruppe und ihrer Gattungen zu ihrer Differenzierung besteht, möchte ich mich hier auf eine genaue Beschreibung und die Darstellung der unterschiedlichen Formen durch Tabellen und Abbildungen beschränken. Im weiteren Text werden alle Formen unter dem, sicherlich nicht ganz korrekten, Sammelnamen "*Cayeuxia*" geführt. Sie enthält verschiedene Arten und möglicherweise auch unterschiedliche Gattungen.

Alle Formen sind innerhalb der Riffkomplexe an den exponierten Riffhang mit Onkoidfazies und Algen-Foraminiferen-Detritusfazies gebunden. Sie kommen dort besonders häufig zusammen mit Dasycladaceen, Solenoporaceen und eine charakteristischen Foraminiferengemeinschaft (Involutinidae, Duostominae, Tetrataxidae und Glomospiren) vor.

Typ A (*Garwoodia / Cayeuria*)

Der Thallus wird etwa 1 mm hoch und bildet Krusten auf riffbildenden Organismen. Die Zelleröhren sind unregelmäßig gestaltet, ihre Abstände untereinander sind groß. Der Röhren-Durchmesser schwankt zwischen 30 und 40  $\mu$ , die Röhren-Abstände zwischen 20 und 30  $\mu$ . Die Röhren verzweigen sich unter 90 Grad-Winkeln. RÖ (f/58).

Typ B (*Garwoodia / Cayeuria*)

Dieses Bruchstück eines vermutlich knolligen Thallus besteht aus großen, dichtstehenden Zelleröhren. Ihr Durchmesser liegt im Zentrum bei 35 bis 40  $\mu$ , zur Peripherie hin verringert er sich auf 20 bis 25  $\mu$ . Die Röhren berühren sich gegenseitig, eine Füllmasse fehlt zwischen den Zelleröhren. Die Verzweigung erfolgt durch Abspalten der neuen Äste unter einem Winkel von 90 Grad und Zurückbiegen der Röhren in die alte Richtung parallel zu den anderen. RÖ. (x/257/B).

Typ C (*Garwoodia / Cayeuria*) - Taf. 17/3

Der Thallus besitzt bei einer Höhe von 4 mm und einer Breite von 4 - 5 mm eine domale Wuchsform. Der Durchmesser der Zelleröhren beträgt 10 bis 25  $\mu$ . Die Zelleröhren verlaufen sehr unregelmäßig und liegen in weiten Abständen (30 bis 35  $\mu$ ) voneinander entfernt. Durch häufige Gabelung in bestimmten Horizonten entsteht ein so ausgeprägter Zonarbau (0,5 mm), daß dieser schon mit bloßem Auge zu erkennen ist. Die Gabelung der Zelleröhren erfolgt unter Winkeln von 90 Grad. RÖ (z/8/4).

Typ D (*Ortonella*)

Der knollige Thallus wird aus radial nach außen gerichteten, unregelmäßigen, kräftigen und dicht stehenden Zelleröhren aufgebaut. Der Durchmesser der im Querschnitt runden Zelleröhren liegt zwischen 30 und 50  $\mu$ . Eine Füllmasse zwischen den Röhren wie bei anderen Formen (Typ A und den folgenden) fehlt. Die Verzweigung der Zelleröhren erfolgt durch dichotome Spaltung in zwei gleichwertige Äste, sie ist

nicht an bestimmte Horizonte gebunden. RÖ (x/157/A).

Typ E (*Cayeuria / Garwoodia*) - Taf. 17/2

Der knollige Thallus mißt 0,8 mm an Höhe und 1,5 mm an Breite. Die auffallend locker stehenden Zelleröhren verlaufen sehr unregelmäßig, sind aber generell radial nach oben gerichtet. Der Durchmesser der Zelleröhren ist konstant, er schwankt zwischen 20 und 30  $\mu$ . Die Wände zwischen den einzelnen Röhren sind vollständig umkristallisiert, ihre Stärke liegt zwischen 20 und 30  $\mu$ . Die Zelleröhren verzweigen sich unter Winkeln von 90 Grad. Die Verzweigungen sind an bestimmte Horizonte gebunden und erzeugen hierdurch einen Zonarbau. RÖ. (h/33b).

Typ F (*Zonotrichites / Apophoretella*)

Der flach-schirmförmig bis polsterartige Thallus wird 0,8 mm hoch und 2,5 mm breit. Auffallend sind die schlanken, parallel laufenden und sehr locker stehenden Zelleröhren. Ihr Durchmesser beträgt sehr konstant 20  $\mu$ . Die Stärke der dunkelmikritischen Röhrenwände liegt bei 7  $\mu$ . Der Abstand zwischen den Röhren ist mit 10 bis 30  $\mu$  im Vergleich zum Röhrendurchmesser relativ groß. Die Füllmasse zwischen den Röhren besteht aus mikrosparitischem Zement. Einfache und möglicherweise auch mehrfache Gabelungen sind häufig und geschehen unter einem Winkel von 90 Grad. Sie treten in einzelnen Horizonten bevorzugt auf. RÖ (h/33b).

Typ G (*Zonotrichites / Apophoretella*)

- Taf. 17/1

Dieser pilzförmige Thallus (2,25 mm hoch, 2,0 mm breit) wird durch seine extrem feinen, weitstehenden und zartgeschwungenen Zelleröhren charakterisiert. Der sehr konstante Zelleröhren-Durchmesser liegt bei 15  $\mu$ , deutlich sind zwei äußerst feine, die Röhren im Längsschnitt begrenzende Zellfäden zu erkennen. Die Zelleröhren liegen in eine mikrosparitische Füllmasse, ihr Abstand beträgt mit 30 bis 40  $\mu$  mehr als das Doppelte der Röhren-Durchmesser. Verzweigungen erfolgen selten und unter einem Winkel von 90 Grad. Schliff (A/24/3). Adnet.

Gruppe *Girvanella*

Neben denjenigen, aus einem kompakten, aufrecht stehenden Thallus bestehenden Arten der Gruppe "*Cayeuxia*" sind auch die durch keine bestimmte Gestalt des Thallus und Anordnung der Zellröhren gekennzeichneten Formen der Gruppe "*Girvanella*" zu nennen. Die Algenknollen und -krusten bestehen aus einer wolkenartigen Anreicherung zahlreicher feiner, in lockerem Verband stehender Zellröhren. Schon von PIA (1927) wurde *Girvanella* in die Gruppe der Porostromata (Cyanophyta) eingeordnet und den Spongiostromata gegenübergestellt (vgl. JOHNSON, 1961). Nach RIDING (1975) enthält die Gattung *Girvanella* NICHOLSON & ETHERIDGE, 1880 verschiedene Arten, die möglicherweise verschiedenen Familien der Blau-Grün-Algen angehören.

*Girvanella* sp. 1

Die Zellröhren liegen im lockeren, regellosen Verband und bilden wolkige Anreicherungen besonders in geschützten Nischen anderer Riffbildner. Die Länge der gewellten Zellröhren erreicht 250  $\mu$ , ihr Durchmesser liegt zwischen 15 und 25  $\mu$ . Vereinzelt sind Gabelungen der Zellröhren zu beobachten, wobei die neuen Röhren zunächst unter einem Winkel von 45 Grad abspalten und nach einer kurzen Entfernung wieder parallel laufen.

*Girvanella* ? sp. 2 - Taf. 17/4

Eine andere Form, die nur mit Vorbehalt zu *Girvanella* gestellt werden kann, bildet flache, bis 2 mm dicke Krusten um andere riffbildende Organismen (meist hochwüchsige Korallen). Sehr feine gelbliche, calcifizierte Zellröhren mit Durchmessern von 5 bis 10  $\mu$ , aufgebaut aus rund 5 feinen Zellwänden, liegen in langen, parallelen Schnüren übereinander. Verzweigungen wurden nicht beobachtet. Der vorliegenden Art fehlt die typische wurmartig gewundene Gestalt insbesondere der mesozoischen *Girvanellen*. Ähnliche gestreckte, aus parallelen Zellfäden aufgebaute Formen sind aber aus dem Paläozoi-

kum beschrieben worden (JOHNSON, 1966), weswegen auch diese Art zu *Girvanella* gestellt werden soll.

6.2.1.4 Spongiostromate Blaualgen

Taf. 10/4

PIA (1927) unterscheidet unter den verkalkten Blaualgen zwei Gruppen: 1) Spongiostromata ohne erkennbare Mikrostruktur; 2) Porostromata mit typisierbaren Filamenten. Da es sich um überwiegend flache Krusten handelt, die einerseits Riffbildner umkrusten, andererseits die Wände der Riffhöhlen auskleiden, sind sie - mit Vorbehalt - zu der Gruppe der Stromatolithen zuzuordnen (CLOUD, 1942; FLÜGEL & FLÜGEL-KAHLER, 1963).

Die Mächtigkeit der einzelnen Lagen beträgt 150 bis 250  $\mu$ , die Krusten erreichen insgesamt eine Höhe von bis zu 1 cm. Jede Lage beginnt mit einer hellen, mikrosparitischen Schicht, welche nach oben kontinuierlich in eine dunkle, mikritische Schicht übergeht und dann an einer scharfen Grenze endet. Es können zahlreiche Lagen übereinander angelegt werden. Sie verlaufen sehr unregelmäßig und werden seitlich oft durch das unregelmäßige Relief der unteren Lagen abgeschnitten. Besonders im ersten Abschnitt der Krustenbildung im unmittelbarer Nähe zu den umwachsenden Organismen und Höhlenwänden ist eine Wechselschichtung zwischen Spongiostromata-Lagen und *Microtubus communis* FLÜGEL zu beobachten.

6.2.1.5 Endolithische Algen - Taf. 8/8, 17/5

Zuletzt soll auch die Gruppe der endolithischen Algen genannt werden, da sie besonderen ökologischen Aussagewert besitzt. Hierzu werden alle Arten unter den Chlorophyta und Cyanophyta (NEWELL et al., 1960) gerechnet, die durch karbonatbohrende Tätigkeit die Bildung mikritischer Säume ("micrite envelopes") bewirken kann. BATHURST (1966, 1967) sieht diese Mikritsäume als Indikatoren des Flachwassers (Bereich knapp unterhalb der Gezeitenlinie) an. In den beiden Riffgebieten sind sie auf die Riffknospentränder und den oberen Riffhang konzentriert und treten besonders häufig in denjenigen,

	Gestalt des Thallus	Zellröhren			Zellröhren-zwischenraum(µ)	vergleichbare Formen
		∅ (micron)	Gabelung	Form		
Typ A	krustenförmig	30 - 40	90 Grad	unregelmäßig	20 - 30	Garwoodia/Cayeuxia
Typ B	knollig	20 - 40	90 Grad	sehr dicht liegend	-	Garwoodia/Cayeuxia
Typ C	domal	10 - 20	45-90 Grad	sehr unregelm., Zonarbau	30 - 35	Garwoodia/Cayeuxia
Typ D	knollig	30 - 50	45 Grad, dichotom	sehr dicht liegend	-	Orthonella
Typ E	knollig	20 - 25	90 Grad	sehr unregelm. Zonarbau	10 - 30	Zonotrichites/Apophoret.
Typ F	knollig	20 - 30	90 Grad	feine, parallel steh. Röhren	10 - 30	Zonotrichites/Apophoret.
Typ G	pilzförmig	15	90 Grad, mehrfach	sehr konst. ∅	30 - 40	Zonotrichites/Apophoret.
Girvanella sp.1	krustenförmig	15 - 25	45 Grad	unregelmäßig, weit stehend	variiert stark	
Girvanella ? sp.2	krustenförmig	5 - 10	-	parallel, dicht liegend	-	

Tab. 9. Porostromate Cyanophyceen. Diagnostic criteria for the porostromate cyanophycean algae.

durch buntes Sediment eingefärbten Kalken (Adnet-Riff) auf. Es wurden mit Mikrit gefüllte, auffallend gerade Bohrlöcher von 10 bis maximal 15 µ Durchmesser beobachtet.

#### 6.2.1.6 Verteilung der Kalkalgen innerhalb der Riffgebiete

Während die inkrustierenden Kalkalgen und zahlreiche, in ihrer systematischen Stellung unklare, sessile Mikroorganismen die einzelnen Biozöosen des zentralen Riffbereiches charakterisieren, ermöglichen die locker am Grund festgehefteten Kalkalgen eine zusätzlich Gliederung des Schuttareals in verschiedene Bereiche und mikrofaziale Typen. Im Riff selbst tragen die Kalkalgen zur Sedimentproduktion und zur Verfestigung des primären Riffgerüsts bei, in den Riffschuttsedimenten stellen vornehmlich die knolligen Formen eine der wichtigsten sedimentären Komponenten dar.

Zahlreiche Arbeiten beschäftigen sich

mit der Verteilung rezenter und fossiler Kalkalgen in Abhängigkeit von verschiedenen ökologischen Faktoren. Eine kurze Zusammenstellung wichtiger Ergebnisse gibt WRAY (1977).

Da die Kalkalgen als Pflanzen Licht zur Photosynthese benötigen, haben sie ihre optimalen Lebensbedingungen in der photischen Zone bis etwa 150 m Wassertiefe und treten daher bevorzugt in den warmen Schelfgebieten rezenter Meere auf. In Abhängigkeit von ihrem Pigment besitzen die Gruppen in den verschiedenen Wassertiefen eine unterschiedliche Fähigkeit zur Lichtabsorption. So absorbieren die Cyanophyceen und Rhodophyceen das Licht besser in größeren Wassertiefen, während die Grünalgen ihr Lichtabsorptionsoptimum in geringen Tiefen besitzen (RIDING, 1975; WRAY, 1977). Hierdurch ist eine erste grobe Zonierung der Kalkalgen gegeben.

Der Einfluß der Temperatur spielt in den Obertrias-Riffen sicherlich eine unbedeu-

tende Rolle, da für das Riffwachstum generell ein tropisches Klima mit Wassertemperaturen über 20 Grad und geringen Schwankungen angenommen werden muß. Trotzdem ist mit einer Temperaturabnahme mit zunehmender Tiefe in Richtung Kössener Becken zu rechnen. Diese findet ihren Ausdruck in der Armut der Riff-Fauna und dem fast vollständigen Fehlen der Kalkalgen.

Wichtig dagegen sind die Wahl des Substrates einerseits und die Wechselbeziehungen zwischen Wasserbewegung und Wuchsform als Antwort des Organismus auf die mechanische Beanspruchung andererseits. In bezug auf ihre Substratwahl (welche allerdings nie losgelöst von der Wuchsform der jeweiligen Art betrachtet werden kann) lassen sich vier übergeordnete Gruppen unter den Kalkalgen unterscheiden:

1. Flache, inkrustierende Formen besiedeln das Riffgerüst und die groben Schuttkomponenten der riffnahen Schuttfazies. Hierzu gehören:
  - 1.1 die porostromaten Blau-Grün-Algen der Gruppe *Girvanella*;
  - 1.2 die spongiostromaten Blau-Grün-Algen der Gruppe Spongiostromata;
  - 1.3 die mit Vorbehalt zu den Codiaceen zu stellenden Problematikum A OHLEN (*Lithocodium*) /*Bacinella*-Krusten.
2. Endolithische Algen von fadenförmiger Gestalt bedingen eine biologische (chemische) Korrosion des Riffgerüsts und lockerer Sedimentpartikel im Flachwasserbereich. Zu ihnen werden Cyanophyceen und Chlorophyceen gezählt (BATHURST, 1967 und 1971).
3. Schlanke, zylindrische, auch verzweigte Formen, welche mit Rhizomen im weichen Substrat (Schlamm und Sand) verankert waren. Hierzu gehören die Dasycladaceae (Chlorophyta).
4. Knollig-runde bis pilzförmige Thalli, mit Rhizomen im unverfestigten Substrat verankert. Hierzu gehören:
  - 4.1 die Solenoporaceae (Rhodophyta);
  - 4.2 die Cayeuxia i.w.S. (porostromate Cyanophyta).

Nach den Untersuchungen von BOSENCE (1976) kann die Varianz innerhalb einer Art als Ausdruck ihrer Reaktion auf die Umwelt (z.B. die Wasserbewegung) auch bei den Kalkalgen beträchtlich sein. In den beiden untersuchten Riffkomplexen ist dagegen weniger eine Änderung der Wuchsform innerhalb einer Art als vielmehr eine Bindung der Arten mit klar definierter Wuchsform an bestimmte Biotope zu beobachten. Diese Ansicht stützt sich auf die Beobachtung, daß eine Änderung der Wuchsform stets mit einer Änderung der Zellstruktur (Ausbildung der Zellfäden, Abmessungen, Verzweigungsmodus) gekoppelt ist. Es liegen also stets andere Arten und nicht nur ökologische Varianten vor.

WRAY 1977 gibt ein idealisiertes Schema über die Verteilung der Kalkalgen in Karbonatschelfgebieten niedriger geographischer Breiten. Eine solche, relativ grobe Zonierung kann auch innerhalb der beiden Obertrias-Riffgebiete durchgeführt werden. Mehr noch als die großen systematischen Kategorien zeigen die Kalkalgen auf Gattungs- und Artenebene eine starke Bindung an bestimmte Biotope (vgl. RIDING 1975).

Erschwert wird die Interpretation der durch die Kalkalgen gekennzeichneten Ablagerungsräume und letztlich auch die Deutung ökologischer Zusammenhänge durch die Tatsache, daß die Algen leicht verfrachtet werden können. Die schlanken Dasycladaceen-Thalli brechen an den Segmentnähten auseinander, und auch die Solenoporaceen und Cayeuxien können vom Substrat losgerissen und durch Strömungen weit transportiert werden. So wurden in beiden Riffgebieten, zum Teil vereinzelt oder auch massenhaft, ortsfremde Algen als charakteristische Komponenten bestimmter Faziestypen angetroffen. Da aber eine fazielle Betrachtung sich auf den Sedimentkörper bezieht in der Form, wie er heute vor uns liegt - ungeachtet der Tatsache, daß manche Elemente autochthon, andere dagegen allochthon sind, und der Sedimentverband sekundär diagenetisch überprägt wurde - können auch die Kalkalgen zur faziellen Untergliederung herangezogen werden. Vorsicht ist allerdings stets geboten bei der ökologischen Auswertung und der Rekonstruk-

tion des Lebens- und Ablagerungsraumes möglicherweise fremder Faunen- und Florenelemente.

Aus den Darstellungen Abb. 4 und Abb. 5 geht hervor, daß, abgesehen von geringfügigen Unterschieden, die Verteilung der Kalkalgen in den beiden Riffkomplexen in ihren wesentlichen Punkten übereinstimmt. Auffallende Abweichungen ergeben sich lediglich bei den Dasycladaceen und den porostromaten schlauchförmigen Blau-Grün-Algen.

#### Dasycladaceen:

Die Dasycladaceen treten im Adnet-Riff sehr viel häufiger auf als an der Rötelwand. Im zentralen Teil von Riffknospen (Adnet, Spaltenwand) wurden Dasycladaceen (ausschließlich *Diplopora adnetensis*) nur als Einschwemmung zusammen mit Peronidellen und Krusten von Problematikum A OHLEN und *Bacinella irregularis* beobachtet. Häufiger sind sie hingegen in randlichen Bereichen der Riffknospen anzutreffen (erste Bruchstücke von *Diplopora adnetensis* zwischen den Kelchen von *Thecosmilia clathrata* - A - Stöcken, massenhaftes Vorkommen in *Pinacophyllum* und *Astraeomorpha*-Biozöosen). Während Dasycladaceenfunde innerhalb der onkoidischen Riffschuttkalke wiederum nur auf vereinzelte Bruchstücke beschränkt sind, stellen sie innerhalb der Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies im besonderen des Sokkels aus Dachsteinkalken einen wichtigen Bestandteil dar. Obwohl in dieser Fazies im Adnet-Riff ebenfalls *Diplopora adnetensis* in Bezug auf ihre Häufigkeit an erster Stelle zu nennen ist, sind in beiden Riffen die sehr viel seltener auftretenden Heteroporellen als kennzeichnende Dasycladaceen dieser Fazies anzusehen. Mit weiterer Entfernung von Riff nimmt die Häufigkeit wiederum ab und man findet nur noch kleine Bruchstücke von *Aicoullaria*. Das Rötelwand-Riff ist vom Adnet-Riff durch das sehr viel geringere Vorkommen von *Diplopora adnetensis* unterschieden. In der Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies treten Heteroporellen stellenweise sehr häufig auf. An den Riffknospenrändern im Übergang zur onkoidischen Riffschuttfazies wurde *Griphoporella curva-*

*ta* in einigen Exemplaren gefunden (FLÜGEL, 1975 und eigene Funde).

#### Codiaceen:

Stellen wir die Problematika *Bacinella irregularis* RADOICIC und Problematikum A OHLEN - mit Vorbehalt - zu den Codiaceen (ELLIOTT, 1963), so sind die Codiaceen als eine der wichtigsten Gruppen der Kalkalgen in den beiden Riffgebieten zu betrachten. Das Maximum ihrer Verbreitung erreichen sie in den arenitischen Schuttsedimenten zwischen Riffknospen und an den riffnahen, strömungsexponierten Riff-Vorderseiten. Hier umkrusten sie Riffschuttkomponenten oder bilden eigenständige, bis zu 10 cm große, lockere Algenknollen. Beide Formen reichen außerdem auch in die randlichen Bereiche der großen Riffknospen hinein und bilden teilweise dicke Krusten um die primären Riffgerüstbildner. Sie sind auf die Gemeinschaften mit *Astraeomorpha / Solenopora*, *Astraeomorpha / Thecosmilia clathrata*-A, *Thecosmilia clathrata*-A / *Pinacophyllum* und *Thecosmilia cyclica*/*Pinacophyllum*/*Stylophyllum* beschränkt.

#### Solenoporaceen:

Die Solenoporaceen sind im gesamten Riffgebiet durch 4 ökologisch unterscheidbare Gruppen vertreten. Diese sind einerseits durch unterschiedliche Wuchsform und Internstruktur, andererseits durch ihre Verbreitung im Riff charakterisiert.

1. Zartästige, verzweigte Formen (*Solenopora aleicornis* OTT): Die Art tritt häufig an der Basis und im unteren Teil von Riffknospen auf, außerdem in ihren randlichen Bereichen im Übergang zur Riffschuttfazies.

2. Knollige Formen, charakterisiert durch horizontbeständige Querböden und Zonarbau (*Solenopora* sp. 1 ZANKL): Auch diese Art scheint auf den zentralen Riffbereich beschränkt zu sein. Häufig bildet sie Biozöosen mit *Astraeomorpha* und anderen knolligen Stockkorallen in kleineren Riffknospen des oberen Riffhanges im Adnet-Riff-

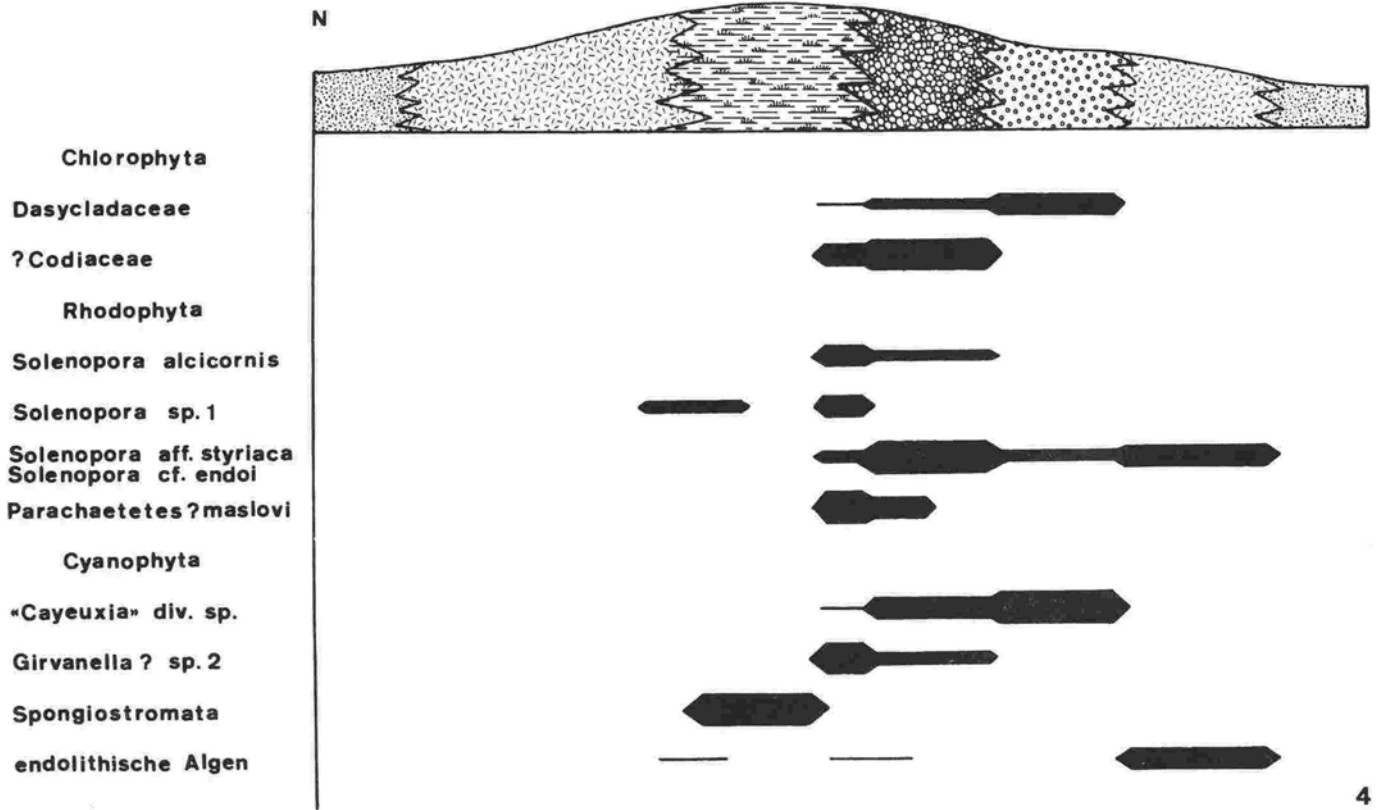


Abb. 4 Verteilung der Kalkalgen im Röteland-Riffkomplex  
Distribution of calcareous algae within the Röteland-reef complex

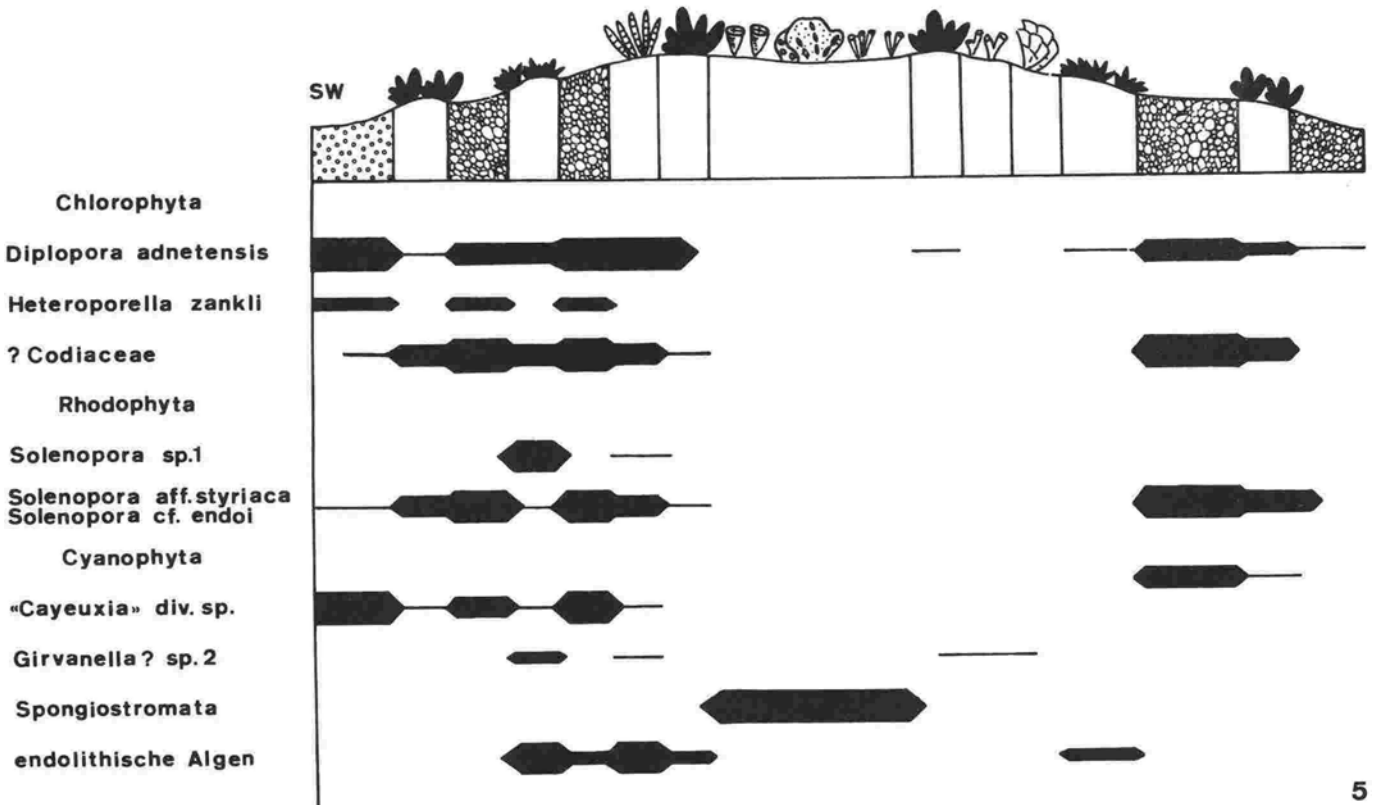


Abb. 5 Verteilung der Kalkalgen im Adnet-Riffkomplex  
Distribution of calcareous algae within the Adnet-reef complex



komplex. Inwieweit der Zonarbau der Solenoporaceen, in unterschiedlichem Grade ausgebildet und entstanden durch primär horizontalbeständig angelegte Zellböden und sekundär bedingte Wachstumsregelmäßigkeiten, artkonstante Eigenschaft oder ökologisch bedingt ist, steht zur Diskussion. Da bei *Solenopora* sp. 1 ein Zonarbau nur sehr unvollständig und unregelmäßig entwickelt ist, soll er bei dieser Form eher als ökologisch gesteuerte Wachstumsunterbrechungen sind in extremer Form auch bei *Parachaetetes?maslovi* FLÜGEL zu beobachten, wo es zu einer regelrechten Wachstums-Wechselagerung mit Problematikum A OHLEN kommt.

3. Knollige und flach-schirmförmige Arten (*Solenopora* aff. *styriaca* FLÜGEL und *Solenopora* cf. *endoi* FLÜGEL): Diese knolligen Formen kennzeichnen die onkoidische Riffschuttfazies am oberen Riffhang. Außerdem treten sie als stark umkrusteter Schutt innerhalb randlich gelegener isolierter Riffknospen auf. Mit zunehmender Entfernung von Riff werden sie von den Cayeuxien abgelöst.

4. Domartige Formen (*Parachaetetes? maslovi* FLÜGEL): Diese Art ist die typische Form des Übergangsbereiches Riffknospe/onkoidische Riffschuttfazies. Dort bevorzugt sie geschützte Höhlen und Nischen an den Knospenrändern. Gradierte Höhlensedimente und typische Organismenvergesellschaftungen (*Microtubus*, *Radiomura*, miliolide Foraminiferen) einerseits und onkoidische Schuttkalke andererseits zeigen die periphere Lage der Biotope an.

*Solenopora alaicornis* und *Parachaetetes? maslovi* wurden bisher nur im Rötelwand-Riffkomplex nachgewiesen. Ihre maximale Verbreitung haben die Solenoporaceen in den randlichen Bereichen des zentralen Riffareales und innerhalb der onkoidischen Riffschuttfazies. Im zentralen Teil großer, zonierter Riffknospen fehlen sie vollständig.

#### Cayeuxia div. sp. (porostromate Cyanophyta):

Das Maximum ihrer Verbreitung erlangen die Cayeuxien zusammen mit den Involutinen und Dasycladaceen in den Algen-Foraminiferen-Detritus-Kalken der "Riff-Vorderseite". Ihre Häufigkeit nimmt mit der weiteren Entfernung vom zentralen Riff rasch ab. Sie bilden meist kleine Knollen und pilzartige Thalli und besiedeln nur in seltenen Fällen andere Biogene (z.B. Bruchstücke von Riffbildnern im Bereich der onkoidischen Schuttkalke). Die Verteilung der Cayeuxien und Solenoporaceen scheint innerhalb der Schuttkalke gegenläufig zu sein. So ist eine Häufung der Solenoporaceen an den Riffknospenrändern und ihre Abnahme mit zunehmender Entfernung vom Riff zu beobachten, während sich die Verteilung der Cayeuxien gerade entgegengesetzt verhält.

#### Girvanella div. sp. (porostromate Cyanophyta):

Hierunter seien die echten Girvanellen und problematische, mit Vorbehalt zu den porostromaten Cyanophyta zu stellende schlauchförmige Krusten zusammengefaßt. Die inkrustierenden Formen sind auf den Rötelwand-Riffkomplex beschränkt, treten hier aber zum Teil massenhaft auf. Die Girvanellen kennzeichnen ähnlich den Codiaceen die Riffknospenränder, ihr Auftreten in der onkoidischen Schuttfazies ist jedoch auf wenige Vorkommen beschränkt. Zusammen mit *Alpinophragmium perforatum* FLÜGEL und Problematikum A OHLEN sind die porostromaten Krusten wichtigste Besiedler des primären Riffgerüsts der *Thecosmilia cyclica* / *Pinacophyllum* / *Stylophyllum* -Biozönosen. Diese Beobachtungen stimmen mit denjenigen von TSIEN & DRICOT (1977) überein, wonach die ebenfalls zu den porostromaten Cyanophyceen gestellte Gattung *Rothpletzella* ebenfalls den Riffbereich selbst charakterisiert und sogar zu den Riffgerüstbildnern zählt.

#### Spongiostromate Cyanophyta:

Als einzige Algengruppe sind die Spongiostromata auf den inneren Teil von Riffknos-

pen beschränkt. Hier bevorzugen sie die geschützten Bereiche und besiedeln vornehmlich Wände und Dach von Riffhöhlen. Vermutlich handelt es sich wie bei den echten Stromatolithen um skelettlose, fadenförmige Arten, welche durch Sedimentfang und -bindung Krusten bildeten. Die Wahl ihres Standortes zeigt, daß sie schattenreiche Areale bevorzugten wie z.B. die engen und dunklen Riffrohren, in welchen sie außerdem vor dem Abgeweidetwerden durch andere Organismen relativ geschützt waren.

Ein Vergleich mit anderen fossilen und rezenten Beispielen der Algenverteilung (WRAY, 1977; TSIEN & DRICOT 1977, ABATE et al. 1977) ist insofern schwierig, als im Falle der Oberrhät-Riffe eine Lagunen- bzw. Beckensituation vorlag und kein Einfluß durch das offene Meer gegeben war. Aus dieser Tatsache heraus ist zu verstehen, daß auch die exponierten "Riffvorderseiten" eine Flora aufweisen, die für gewöhnlich den Rückriff- und Lagunenbereich eines Riffkomplexes charakterisieren (vgl. WRAY, 1977; ZANKL, 1969; PILLER, 1976). Eine Unterscheidung in verschiedene "Riffseiten" ist aber nicht nur durch die Verteilung der Algen, sondern auch durch diejenige anderer Organismen und Sedimenttypen und durch den Aufbau der Riffknospen selbst gegeben.

So sind die riffnahen Bereiche der exponierten Riff-Vorderseiten speziell durch eine Fülle verschiedener Solenoporaceen- und Cayeuxia-Arten ausgezeichnet, welche in anderen Riffgebieten gerade das Rückriff bzw. die lagunäre Fazies charakterisieren (WRAY, 1972 und 1977; TSIEN & DRICOT, 1977; ABATE et al. 1977; ZANKL, 1969). Als autochthone Flora des zentralen Riffbereiches sind einige Solenoporaceen-Arten, Girvanellen, spongiostromate Cyanophyceen und möglicherweise Codiaceen (Problematikum A OHLEN und *Baccanella floriformis* PANTIC) anzusehen. Die geschütztere Riff-Rückseite (Detritus-Schlamm-Fazies) des Rötelwand-Riffes ist auffallend arm an Algen. In der gleichen Fazies der Riff-Vorderseite wurden häufiger Solenoporaceen-Thalli beobachtet. Da sie im Gegensatz zu den anderen Organismen mikritisiert sind, ist anzunehmen, daß es sich um

allochthone Komponenten handelt und sie ursprünglich in höher gelegenen Bereichen des Riffkomplexes angesiedelt waren. Die rifffernen Bereiche der Riff-Vorderseiten (Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies) zeigen durch ihre Sedimente bereits eine weniger exponierte, weil tiefer gelegene Position an (vgl. Kapitel 5). In diesen Bereichen sind die Dasycladaceen-Rasen anzusiedeln. Den weitesten Transport haben einerseits die Dasycladaceen, zum anderen die knolligen Solenoporaceenthalli mitgemacht. Beide wurden in für sie untypischen Sedimenten (Dasycladaceen innerhalb von Riffknospen im Adnet-Riff bzw. Solenoporaceen in der Detritus-Schlamm-Fazies des Rötelwand-Riffes) nachgewiesen.

## 6.2.2 MIKROPROBLEMATIKA

### 6.2.2.1 Systematische Beschreibung der Mikroproblematika

Aus den Karbonaten des alpinen Mesozoikums sind in der Folge detaillierter fazieller Untersuchungen eine große Fülle verschiedener, in ihrer systematischen Stellung unsicherer Mikroorganismen beschrieben worden. Bedeutung besitzen sie einerseits als Gesteinsbildner, sofern sie in Massen auftreten, zum anderen durch ihre Verwendbarkeit bei der groben Gliederung stratigraphischer Einheiten (vgl. FLÜGEL, 1972).

Aus Kalken des Adnet- und Rötelwand-Riffes konnten rund 20 verschiedene Mikroproblematika bestimmt werden. Aber nur wenige Arten spielen eine Rolle bei der Konstruktion des Riffgerüsts, indem sie als Folgeorganismen das primäre Riffgerüst besiedeln, sein Volumen vergrößern und zu seiner Verfestigung beitragen. Hierzu gehören *Microtubus*, *Radiomura*, Problematikum A OHLEN und *Bacinella*. Andere Formen wie *Cheilosporites*, *Muranella* und *Baccanella* lebten innerhalb des Riffgerüsts bevorzugt in geschützten Riffhöhlen.

*Microtubus communis* FLÜGEL, 1964 -  
Taf. 18/5

Als wichtigster Mikroorganismus der feinkörnigen, schuttarmen Kalke des zentralen Riffes umkrustet *Microtubus communis* in der Regel Riffgerüstbildner (Schwämme, Hydrozoen und Tabulozoen) oder liegt frei im Sediment. Auch innerhalb anderer Organismen wurden einzelne Individuen beobachtet. Es handelt sich um verzweigte Röhren mit einem Durchmesser von rund 120  $\mu$  und einer Breite des Innenraumes von etwa 80  $\mu$ . Die Wand besteht aus Mikrit, der Innenraum ist mit einem radial stehenden, faserartigen Zement ausgefüllt. Bei inkrustierenden Formen erfolgt die Verzweigung monopodial, bei frei wachsenden dichotom.

Der Organismus ist bislang in seiner systematischen Stellung ungeklärt. Gegen seine ursprüngliche Deutung als Wohnröhren von Polychaeten (FLÜGEL, 1964) sprechen die häufigen Verzweigungen bei *Microtubus*, welche bei den Polychaeten unbekannt sind. ZANKL (1969) vergleicht die Form mit textulariiden Foraminiferen.

*Cheilosporites tirolensis* WÄHNER, 1903  
- Taf. 12/4

Dieses Problematikum ist ein häufiger und gesteinsbildend wichtiger Organismus im Röteland-Riff. Im Adnet-Riff wurden hingegen nur an einer Stelle einige Exemplare gefunden. Eine genaue Beschreibung von *Cheilosporites* gibt A.G.FISCHER (1962). Danach ist der Organismus aus einzelnen, im Anfangsstadium tonnenförmigen, im Endstadium kelchartigen Segmenten aufgebaut. Die tonnenförmigen Segmente stehen über ambisiphonate Röhrchen miteinander in Verbindung, die jüngeren Segmente stecken gleich bodenlosen Schüsseln ineinander. Es ist also eine deutliche, ontogenetische Entwicklung der Gestalt an den einzelnen Individuen zu beobachten. Die Wand ist umkristallisiert und besteht aus einem gleichkörnigen Mikrospatit. Verzweigungen sind zahlreich und erfolgen ausschließlich in tonnenförmigen Segmenten (? ursprünglichere

Kammerform) durch dichotome Bildung zweier Tochterkammern. Abmessungen: Gesamtlänge bis 5 cm, Segmentdurchmesser 1,5 bis 3,0 mm, Wandstärke 50 bis 80  $\mu$ .

Die systematische Stellung von *Cheilosporites tirolensis* ist vielfach diskutiert worden. Es bestehen die unterschiedlichsten Auffassungen, beginnend mit einer Deutung als Algen (Corallinaceen, Solenoporaceen, Grünalgen) und Schwämme bis hin zu derjenigen als Foraminiferen (vgl. A.G.FISCHER, 1962).

*Globochaete* LOMBARD, 1945 - Taf.18/7

Die Gattung *Globochaete* ist durch die beiden Arten *Globochaete sp.* und *Globochaete tetrica* RADWANSKY, 1968 in beiden Riffkomplexen vertreten. Beide Formen werden als Algensporen gedeutet und zur Familie der Protococcaceae gestellt (LOMBARD, 1937). Die zwei Arten unterscheiden sich durch ihre Dimensionen und die Zahl und Anordnung der einzelnen Sporen zueinander. Sie treten im zentralen Riffbereich auf.

*Globochaete sp.*: Sporen- $\emptyset$  150-170  $\mu$ ,  
Zusammenballung mehrerer Sporen;  
*Globochaete tetrica*: Sporen- $\emptyset$  450-550  $\mu$ ,  
2 Sporen bilden eine Zyste.

*Baccanella floriformis* PANTIC, 1971  
Taf. 18/8

Dieser von PANTIC (1971) mit Vorbehalt zu den Codiaceen gestellte Mikroorganismus (vergleichbar mit der fraglichen Codiacee *Microcodium* (1971)) tritt häufig in den feinkörnigen Sedimenten besonders der primären Riffhöhlen des zentralen Riffareales auf. Der Durchmesser der einzelnen Rosetten beträgt 150  $\mu$ . Sie setzen sich aus mehreren kleinen, blattförmigen radial angelegten Segmenten zusammen. Die einzelnen Rosetten bilden aggregatartige Zusammenballungen.

*Muranella sphaerica* BORZA, 1975

Dieses von BORZA (1975) erstmals aus der Obertrias der Karpaten beschriebene Problematikum tritt in Massen in den gradierten

Sedimenten (Bio-Pel-Mikrospariten) der Kleinhöhlen des zentralen Riffbereiches auf. Es handelt sich um kugelige Gebilde von 150 bis 200  $\mu$  Durchmesser, aufgebaut aus einem meist mikritischen Kern und einer mehrlagigen, radialfaserigen, grobkalzitischen Umhüllung. Im Kern sind teilweise Mikrofossilien enthalten, besonders häufig solche Arten, welche die Riffhöhlen selbst besiedelten (z.B. *Galeanella*).

BORZA (1975) vergleicht die Form mit *Baccanella floriformis*, *Microcodium* GLÜCK und anderen Problematika, ohne jedoch auf die systematische Zugehörigkeit von *Muranella sphaerica* einzugehen. Fremdartiger biogener Kern, radiale Faserung und zusätzliche konzentrische Anlage der Umhüllung lassen einen Vergleich mit Ooiden/Onkoiden zu. Vermutlich kam es in den Riffhöhlen durch lokale Turbulenzen und unter Mitwirkung assimilierenden Blau-Grün-Algen zur Bildung kleiner Onkoide.

*Tubiphytes obscurus* MASLOV, 1956

*Tubiphytes obscurus* besteht aus einer zentralen, rund 30  $\mu$  dicken, mit Sparit verfüllten und meist in der Längsachse leicht verbogenen Röhre, um welche eine 150 bis 200  $\mu$  dicke, aus mehreren Lagen zusammengesetzte schwarze Mikrithülle angelagert ist. Der Gesamtdurchmesser beträgt 350 bis 400  $\mu$ .

Der Organismus wurde bis jetzt den verschiedensten systematischen Gruppen zugeordnet (vgl. FLÜGEL, 1972). So wurde bis jetzt seine Zugehörigkeit zu den Cyanophyta, den Rhodophyta, den Hydrozoen und sogar den Schwämmen diskutiert. DRAGASTAN (1975) sieht einen Zusammenhang zwischen *Tubiphytes* und den Nubeculinellen (Foraminiferen).

*Tubiphytes* sp. 1 Taf. 18/6

Abweichend von *Tubiphytes obscurus* besitzt diese Form eine differenzierte Wand. Das Zentralrohr wird von einem rund 75  $\mu$  dicken Mikritmantel umgeben, der schräg zur Wand segmentiert erscheint. Nach außen zu folgt dann grobkörniger Mikrit ohne er-

kennbare konzentrische Anwachsstruktur. Der Zentralraum weist im Längsschnitt verschiedene Formen auf, der Durchmesser ist größer als bei *Tubiphytes obscurus*. Ähnliche Formen, welche meist aus jurassischen Kalken beschrieben werden (z.B. DUFAURE, 1958), werden zu den Foraminiferen der Gattung *Nodophthalmidium* MACFADYEN (1939) gestellt.

Problematikum A OHLEN, 1959 - Taf.18/9,10

Dieser, vermutlich zur Gattung *Lithocodium* ELLIOTT, 1956 gehörende und zu den *Codiaceen* gestellte Organismus bildet Krusten um die Riffbildner des primären Riffgerüsts und um die größeren Schutt Komponenten der riffnahen Onkoid-Fazies (vgl. "Mumien-Bildung" bei ZANKL, 1969:7). Die Krusten bestehen aus einzelnen blasigen Kammern, die mit ihrer freien unteren Seite direkt den inkrustierenden Komponenten aufliegen und nach oben durch ein Dach abgeschlossen sind. Die Wände sind auffallend homogen mikrokristallin, auch die Krustenunterlage wird sekundär mikritisiert. Die Kammergröße beträgt 1 bis 3 mm an Breite und maximal 1 mm an Höhe, der Durchmesser des Daches liegt bei 0,5 mm. Von den Kammern ausgehend ziehen Kanäle durch das Dach nach außen. Sie beginnen mit einer blasenartigen Anschwellung, verzweigen sich mehrfach (4 bis 5 Ordnungen sind zu erkennen) und werden nach oben immer feiner (von 125  $\mu$  im Innern bis zu 20  $\mu$  außen); der Verzweigungsmodus ist dichotom bis monopodial. Die einzelnen Kammern können auch seitlich miteinander in Verbindung stehen.

*Bacinella irregularis* RADOICIC, 1959

- Taf. 6/4, 18/10

Dieser Organismus mit unregelmäßig mattschiger Struktur wird von RADOICIC (1959) und ELLIOTT (1963) mit *Lithocodium* in Zusammenhang gebracht, und auch die in den Oberrhät-Riffen auftretende Form Problematikum A OHLEN scheint mit ihr in Beziehung zu stehen, da *Bacinella irregularis* die gleiche Subdermalstruktur wie Problematikum A OHLEN bzw. *Lithocodium* besitzt.

Der Organismus inkrustiert Schuttkomponenten oder bildet eigenständige, aus zahlreichen lockeren Schichten aufgebaute Knollen. Den Maschen fehlt im allgemeinen eine regelmäßige Anordnung. Nach außen hin sind große Maschen immer besser erkennbar, sie bestehen aus mit lockerem Maschenwerk verfüllte Kammern von Problematikum A OHLEN. Das Dach und auch die Wände größerer Maschen werden häufig durch eine dünne, aus einzelnen Zellen aufgebaute Schicht gebildet (Höhe der Schicht:  $100\ \mu$ , Zellen- $\emptyset$ :  $30$  bis  $40\ \mu$ ), die auffallend an den Zellstrukturen von *Thaumatoporella* (RAINERI) erinnern; sie finden sich ebenfalls wieder bei *Bacinella ordinata* PANTIC, 1972.

Folgende drei Entwicklungsstadien werden bei der Inkrustierung von Komponenten durch Problematikum A OHLEN, 1959 und *Bacinella irregularis* RADOICIC, 1959 durchlaufen (Taf. 18/9, 18/10, 6/4):

1. Zunächst wird eine Komponente (meist Bruch von Thecosmilien, *Astraeomorpha* und Solenoporaceenknollen) von Problematikum A OHLEN umkrustet;
2. Problematikum A OHLEN wird durch ein unregelmäßiges Maschenwerk verfüllt;
3. über dieser ersten, bereits verfüllten, Kammerlage wird eine zweite angelegt; ein unregelmäßig maschiges Gewebe (nun als *Bacinella irregularis* beschrieben) bleibt als Kern bestehen;
4. bei der Anlage neuer Schichten von Problematikum A OHLEN vergrößert sich in gleichem Maße der Kern aus *Bacinella*.

Häufig ist eine Mikritisierung der Komponenten im Kontakt unterhalb der aufwachsenden Krusten von Problematikum A OHLEN zu beobachten. Auf Algen dürften die rund  $10$  bis  $15\ \mu$  großen, deutlichen Bohrlöcher zurückzuführen sein. Zusätzlich treten aber auch auffallend homogene, mikritische Areale unterhalb der Epidermalstruktur von Problematikum A OHLEN auf. Ihr Entstehen kann durch eine vollständige Mikritisierung der Komponenten durch endolithische Algen erklärt werden, die älter ist als die Inkrustierung durch Problematikum A OHLEN. Denkbar ist aber auch eine Wechselbeziehung

zwischen den Algenkrusten und endolithischen, heterotrophen Pilzen.

*Bacinella ordinata* PANTIC, 1972 -  
Taf. 18/11

Dieser Art ist von *Bacinella irregularis* durch die geordnete Struktur des Maschenwerkes unterschieden, Sie besteht aus einer basalen, aus polygonalen Zellen (Röhren- $\emptyset$   $10$  bis  $12\ \mu$ , Röhrenhöhe  $25\ \mu$ ) aufgebauten Platte, die ein einschichtiges Maschenwerk (Wandstärke  $5$  bis  $15\ \mu$ ) trägt. Diese Form leitet teilweise über zu denjenigen als *Thaumatoporella* (RAINERI) beschriebenen Zellplatten oder-kugeln.

*Thaumatoporella parvovesiculifera*  
(RAINERI, 1922)

Bei dieser Form handelt es sich um eine zu den Solenoporaceen (ELLIOTT, 1975) oder zu den Corallinaceen (JOHNSON, 1969) gestellten Alge, die meist in Form von Bruchstücken vorliegt (Stäbchen mit Zellen oder Bruchstücken von Zellplatten; Zellen-Durchmesser maximal  $50\ \mu$ , Stärke der Zellwand rund  $10\ \mu$ ). Die Zellröhren sind im Querschnitt polygonal, die Zellplatten besitzen eine Dicke von  $75$  bis  $100\ \mu$ .

*Lamellitubus cauticus* OTT, 1968  
- Taf. 18/2

*Lamellitubus cauticus*, bisher nur aus der alpinen Mitteltrias beschrieben, kommt auch in Schriffen aus dem zentralen Riffbereich der Oberrhät-Riffe häufiger vor. Es handelt sich um einseitig offene Röhren, deren mikrokristalline Wand aus schräg nach oben verlaufenden Lamellen aufgebaut ist. Die Wandbegrenzung erfolgt nach außen sehr scharf über eine dichte Mikritwand. Länge der Röhren bis  $5,0\ \text{mm}$ , Durchmesser der Diagonallamellen beträgt  $25$  bis  $35\ \mu$ . Charakteristisch ist eine stets auftretende Einschnürung in der Röhrenmitte. Verglichen wird der Organismus mit Röhrenwürmern und Hydroidpolyphen (KRAUS & OTT, 1968). Eine ähnlich Wandstruktur wie bei *Lamellitubus* besitzt auch *Follicatena irregularis* (Senow-

BARI-DARYAN & SCHÄFER, 1978).

*radiomura cautica* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER, 1978 - Taf.18/12

Dieser sessile, selten einkammerige, meist vielkammerige, glomerale bis catenulate Organismus ist einer der wichtigsten sekundären Riffbildner in den Oberrhät-Riffen. Die einzelnen Kammern zeigen im Querschnitt einen dickwandigen Kreis mit scharfen, glattem Innenrand, während der Außenrand durch eine unregelmäßige Buchtung und Zähnelung charakterisiert ist. Die Wand besitzt eine Mikrostruktur aus radial und leicht diagonal nach außen gerichteten Fasern. Der Durchmesser des Innenraumes schwankt zwischen 250 und 500  $\mu$ , die Wandstärke liegt je nach Schnittlage ebenfalls zwischen 250 und 500  $\mu$ . Einzelorganismen sind meist einseitig offen und besitzen eine kragenartige Erweiterung. Catenulat aneinandergereihte Kammern sind durch Öffnungen miteinander verbunden. Die glomerale und catenulate Anordnung der Kammern und die Verbindung über Zentralöffnungen (asiphonat) läßt einen Vergleich mit Schwämmen zu, doch ist eine radial/diagonal gefaserte Wand bei Schwämmen unbekannt.

*Pycnoporidium* ? YABA & TOYAMA, 1928

Die kleinen, knollig-pilzförmigen Kolonien werden aus unregelmäßig gestalteten Zelleröhren aufgebaut. Die Zelleröhren-Durchmesser liegen zwischen 75 und 125  $\mu$ , an der Basis sind sie groß und werden zur Peripherie hin kleiner. Die Röhren sind im Querschnitt polygonal. Ihre Wände sind 10 bis 15  $\mu$  stark und bestehen aus Mikrospartit. In unregelmäßigen Abständen sind in den Röhren Querböden ausgespannt. Selten sind Verzweigungen der Zelleröhren zu beobachten.

Die systematische Stellung dieser aus Filamenten zusammengesetzten Organismen ist unklar. YABA & TOYAMA (1928) stellten *Pycnoporidium* zu den Grün-Algen der Familie Siphonocladaceae SCHMITZ, 1879 und verglichen sie mit der rezenten, nicht calcifizierten Gattung *Cladophoropsis* (vgl. ELLIOTT, 1963), JOHNSON & KONISHI, 1960). Auch eine Zuge-

hörigkeit zu den Solenoporaceen und sogar zu den Bryozoen wird in Betracht gezogen (vgl. FLÜGEL, 1972). *Pycnoporidium* ? *eomesozoicum* FLÜGEL, 1975 ist von den übrigen Arten durch das Fehlen einer Doppelwand und der seltenen Querböden unterschieden.

Für die Zugehörigkeit zur Gattung *Pycnoporidium* sprechen: 1. die Größe der Zelleröhren, 2. die unregelmäßige Gestalt der Zelleröhren und 3. die seltenen, aber vorhandenen Querböden. Aufgrund der Unregelmäßigkeit und der fehlenden Differenzierung der Zellböden und -wände weist die Form aber auch Ähnlichkeiten mit den Blau-Grün-Algen (*Cayeuxia*/*Garwoodia*) auf.

Problematikum sp. 1 - Taf. 18/3

Es handelt sich um einen Organismus, welcher im Schnitt die Form eines gleichseitigen Dreiecks aufweist. Die Länge der Seiten beträgt 550  $\mu$ , die Dicke der Wände 30 bis 40  $\mu$ . Die Wand zeigt eine deutliche Zweischichtigkeit. Sie ist unterteilt in eine äußere dunkle, mikritische Schicht von rund 5 bis 10  $\mu$  Stärke und eine innere, gelbliche, prismatische Schicht (15 bis 20  $\mu$ ). Die Wände sind nach innen und außen scharf begrenzt und jeweils nach außen leicht konvex gewölbt. Stets auf einer, und zwar auf der am wenigsten gewölbten, Seite des Dreiecks ist die Wand in zwei Hälften unterteilt, wobei eine leicht in der Mitte der Seite über die andere übergreift. Im Bereich dieses Übergreifens kommt es zu einer leichten Verdickung der beiden Wandhälften durch das Umbiegen der äußeren Wandschicht an den Wandenden. An den Ecken des Dreiecks laufen die drei Wandseiten unter duplikaturähnlichem Umbiegen der Enden zusammen. Der Innenraum ist mit Calcit auszementiert oder mit Sediment gefüllt. DRAGASTAN (1975) hat von der Gestalt her ähnliche Formen zu den Calpionellen (Klasse Ciliata) gestellt. Sie sind aber durch einige wichtige Merkmale (Ausbildung der Wand, ? Kugeln im Innern des Dreiecks und seine Ungleichseitigkeit) unterschieden. Aufgrund der Mikrostruktur der Wand, ihrer Färbung und des duplikaturartigen Zusammenlaufens der Wände unter Ausbildung von Scharnieren möchte ich die vor-

liegende Form mit Ostracoden vergleichen. Möglicherweise handelt es sich um eine Gruppe von Crustaceen, die ähnlich den Balaniden in Gehäusen lebten, die aus einzelnen Kalkplatten zusammengesetzt waren. Einseitig konnten die Gehäuse durch Aufklappen zweier Wandhälften geöffnet werden, an den Dreiecksenden wurde durch die Ausbildung der scharnierartigen Duplikaturen (vgl. Ostracoden) eine Dehnung des Gehäuses ermöglicht.

#### Problematikum sp. 2 - Taf. 18/1

Die in ihrer Mikrostruktur aus gelblichen Doppelfäden aufgebauten Organismen bilden echte Zellketten, die andere Rifforganismen umkrusten. Die Kammern sind rechteckig mit Maßen zwischen 150 zu 150 bis 200 zu 125  $\mu$ . Auffallend ist die Übereinstimmung der Mikrostruktur mit *Girvanella* ? sp. 2, doch ist Problematikum sp.2 von diesem, mit Vorbehalt zu den porostromaten Blaualgen gestellten Organismus durch die kettenförmige Struktur der Fäden unterschieden. Auch eine Deutung als Foraminifere ist denkbar, in diesem Falle wäre allerdings die Mikrostruktur der Zellen durch Diagenese überprägt.

#### Problematikum sp. 3 (= Problematikum 3 FLÜGEL, 1960) - Taf.7/1

Dieser vermutlich zu den Foraminiferen der Gruppe *Alpinophragmium/Labyrinthina* zu stellende Organismus bildet unregelmäßig gekammerte, grob agglutinierende, Krusten und besiedelt in der Regel das Sediment in der onkoidischen Riffschuttfazies. Von *Alpinophragmium perforatum* FLÜGEL ist er durch seine wesentlich unregelmäßigere Kammeranordnung unterschieden.

#### Problematikum sp. 4

Es handelt sich um im Schnitt kleine, calcitische, dichtwandige Ringe, welche durch unregelmäßiges Aneinanderreihen Krusten um Rifforganismen bilden. Meist treten sie in Gemeinschaft mit *Microtubus*, Spongiostromatakrusten und *Radiomura* auf. Der Innenraum der einzelnen Kammern beträgt

50 bis 100  $\mu$ , die Wandstärke liegt bei 20 bis 50  $\mu$ . Diese Krusten werden als Foraminiferen der Familie Polymorphinidae interpretiert.

#### Problematikum sp. 5 - Taf.18/4

Eine im Schnitt kreisförmige Struktur mit einem Gesamtdurchmesser von 3 bis 4 mm. Ein mit gradiertem Sediment gefüllter Innenraum von 2 mm Durchmesser ist von einer etwa 0,5 mm dicken Wand umschlossen, die zum Hohlraum hin glatt, nach außen zu dagegen unregelmäßig begrenzt ist. Die Wand besteht aus mikritischem Sediment mit zahlreichen biogenen Einschlüssen und unterscheidet sich nur durch seine größere Dichte vom Sediment der Umgebung. Die Struktur wird als Wohnröhre, möglicherweise eines Polychaeten, gedeutet, wobei das den Wurm umgebende Sediment durch eine Schleimschicht gebunden wurde.

#### 6.2.2.2 Verteilung der Mikroproblematika innerhalb der Riffgebiete

Die relative Häufigkeitsverteilung der Mikroproblematika in den zwei Riffgebieten ist auf den beiden Abbildungen 6 und 7 dargestellt. Nahezu alle Formen sind an bestimmte Faziestypen des Schutthofes und der Riffbiozöosen gebunden, auch wenn nur etwa die Hälfte der Arten maßgeblich für den Aufbau des Riffkörpers (des Riffgerüsts und der umgebenden Schuttsedimente) von besonderer Bedeutung ist. Weiterhin geht aus den Abbildungen hervor, daß die Formenmannigfaltigkeit des Röteland-Riffes - und dies betrifft nicht nur die Mikroproblematika, sondern auch die Riffgerüstbildner und Algen - beträchtlich größer ist als diejenige des Adnet-Riffkomplexes. Diese relative Artenarmut des Adnet-Riffes wird durch eine große Individuenzahl der Arten ausgeglichen.

Die Mikroproblematika lassen sich unterscheiden:

1. in die kleine Gruppe derjenigen Arten, die in allen oder zahlreichen Faziesbereichen anzutreffen sind;
2. in diejenigen auf den oberen Riffhang

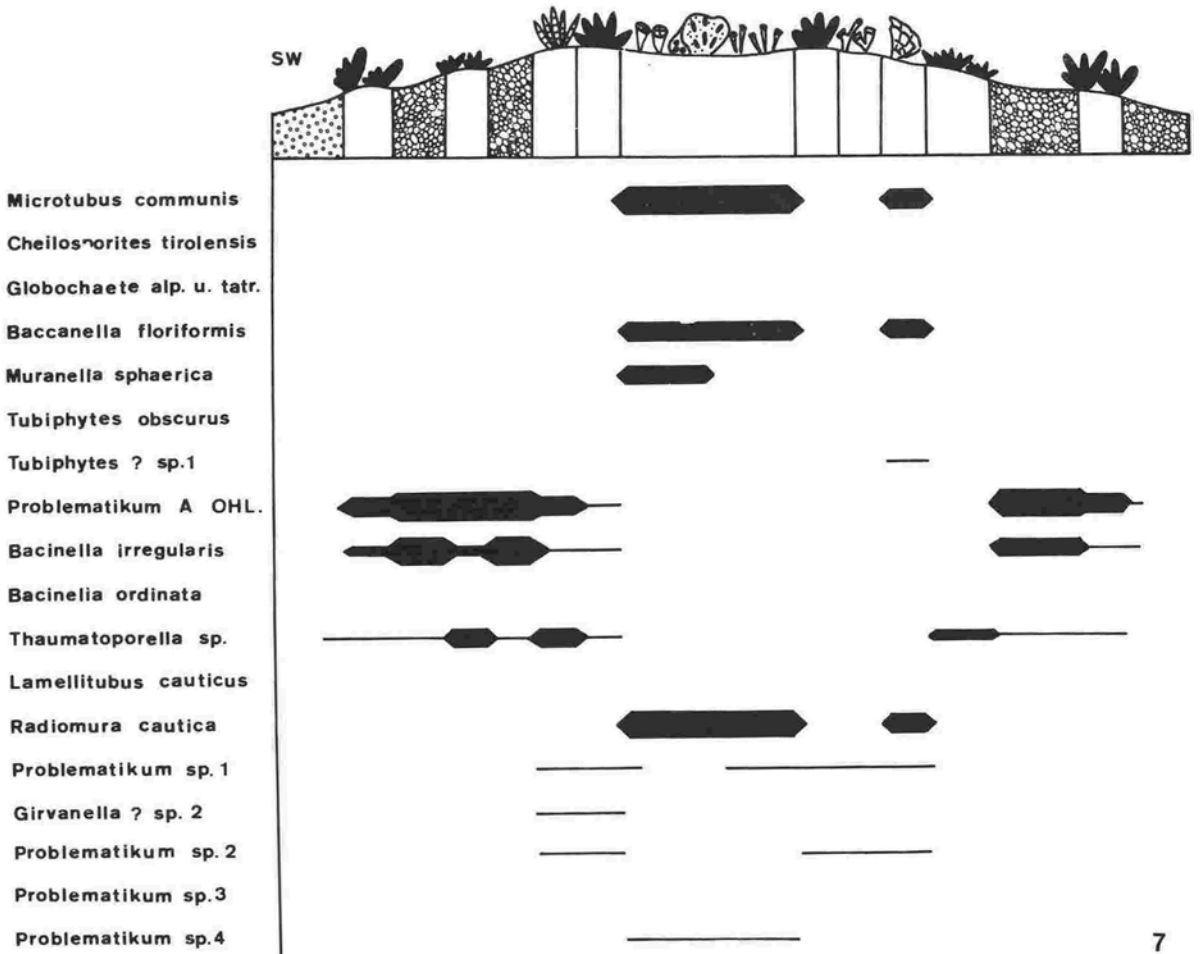
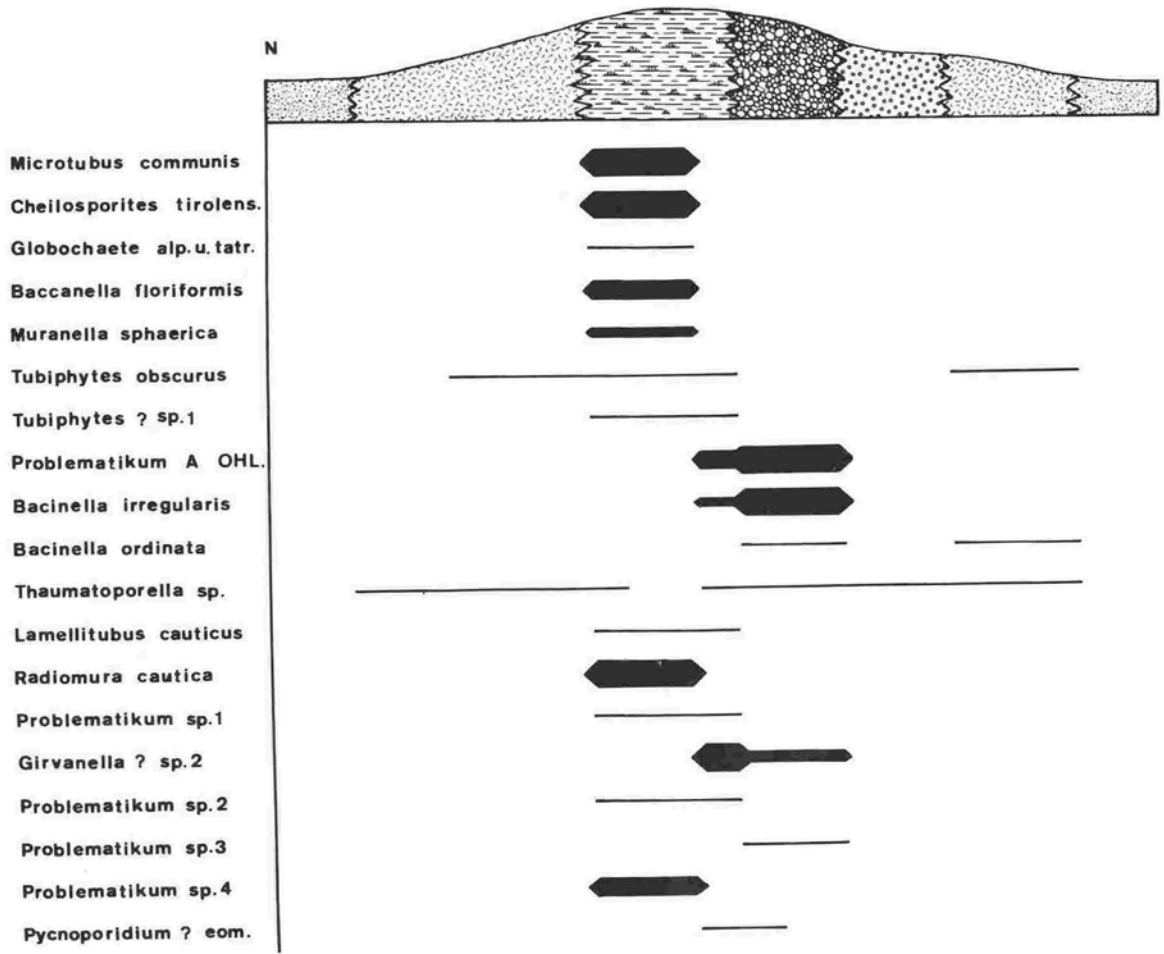


Abb. 6-7: Verteilung der Mikroproblematika in den Fazies-Einheiten der Rötelswand und von Adnet.  
 Distribution of the microproblematika.



konzentrierten Arten und

3. in diejenigen auf den zentralen Riffbereich beschränkten Formen.

1. In allen Faziesbereichen wurden lediglich die beiden Formen *Tubiphytes obscurus* und *Thaumatoporella* angetroffen, wobei *Thaumatoporella* vermutlich in Form von Bruchstücken über das gesamte Riffgebiet verdriftet wurde. Festgewachsene Individuen waren aber eindeutig auf den zentralen Riffbereich beschränkt.

2. Den obersten, strömungsexponierten Riffhang kennzeichnen die Problematika *Bacinnella irregularis* und Problematikum A OHLEN (ihre Verbreitung wurde bereits bei der Besprechung der Algen diskutiert), auch das Problematikum sp. 4 scheint auf die groben onkoidischen Schuttkalke beschränkt zu sein.

3. Innerhalb der Riffknospen des zentralen Riffbereiches lassen sich zwei, sich gegenseitig nahezu vollständig ausschließende, Gruppen erkennen.

Die randlich gelegenen Riffknospen (sie bestehen überwiegend aus unterschiedlich zusammengesetzten Korallengemeinschaften) werden von Problematikum A OHLEN, *Bacinnella irregularis* und dem Problematikum A OHLEN, *Bacinnella irregularis* und dem Problematikum *Girvanella* ? sp. 2 besiedelt, Formen, die ebenso noch in der anschließenden onkoidischen Riffschuttfazies auftreten.

Gänzlich anders ist dagegen die Besiedlung der zentralen Teile der Riffknospen, die überwiegend von Schwämmen, Hydrozoen, Bryozoen und Einzelkorallen aufgebaut werden. Hier herrschen Formen wie *Microtubus communis*, *Cheilosporites tirolensis*, *Radiomura cautica*, Problematikum sp. 5 und in Riffhöhlen vor allem *Muranella sphaerica* und *Baccanella floriformis* vor. Die sessilen Arten bilden häufig zusammen mit Spongiostromata dicke, heterogen zusammengesetzte Krusten um die primären Riffbildner.

Weniger deutlich lassen sich die selteneren Formen *Globochaete alpina* und *Globochaete tatrlica*, *Tubiphytes* sp. 1, *Lamellitubus cauteus* und auch *Problematikum* sp. 1 und sp. 3 einem bestimmten Faziestyp innerhalb der Riffknospen zuordnen, doch scheinen sie die Schwamm-Hydrozoen-Einzelkorallen-Gemeinschaften zu bevorzugen.

### 6.3 RIFFBEWOHNER

#### 6.3.1 MOLLUSCA

##### 6.3.1.1 Gastropoda - Taf.6/1,2; 20/1

Massenvorkommen von Gastropoden sind in allen geschützten Bereichen innerhalb und zwischen Riffknospen in beiden Riffen zu beobachten. Eine Bestandsaufnahme der Gastropoden im Adnet-Riff gibt ZAPFE (1967). Sowohl im Gelände als auch in Schliffen können verschiedene Gattungen festgestellt werden, die teilweise mit von SICKENBERG (1932, Feichtenstein) und ZANKL (1969, Hoher Göll) beschriebenen Gattungen (z.B. *Pleurotomaria*, *Stuorella* u.a.) übereinstimmen. ZANKL (1969:53) erwähnt das gehäufte Auftreten von Gattung *Zygopleura* innerhalb des Riffgerüsts.

Das Massenvorkommen einer trochospiralen, von *Zygopleura* aber durch die geringere Windungshöhe abweichenden Form, mit schwach geblähten Kammern und vermutlich glatter Außenwand (eine Bestimmung der Gastropoden wurde nicht durchgeführt) kann erklärt werden

- a) durch primäre Autochthonie (die Schnecken haben in geschützten Nischen innerhalb der Riffknospen in Nestern gelebt),
- b) durch sekundäre Autochthonie (die Gehäuse wurden von anderen Organismen, z.B. Krebsen bewohnt, welche bestimmt Biotope bevorzugten und dort dichte Populationen bildeten; vgl. W. SCHÄFER, 1965) oder
- c) durch primäre Allochthonie (Anspülung der toten Gehäuse in Nischen mit redu-

zierter Wasserbewegung).

Alle drei Erklärungen liegen im Bereich der Möglichkeit, da einerseits die ausgewachsenen Gastropoden innerhalb der Riffe zumeist in geschützten Arealen auftreten, zum anderen aber das häufige Auftreten von Coprolithen besonders in den Pelbiospariten (MF-Typ I/C) der Riffhöhlen auf das Vorkommen von Crustaceen hinweist.

Sessile Gastropoden (Vermetidae, Taf. 20/1) spielen eine gewisse Rolle als Epizoen bestimmter Riffbildner wie der Hydrozoen, Kalkschwämme und Tabulozoen/Bryozoen.

#### 6.3.1.2 Cephalopoden - Taf.11/1, 20/2

Ammoniten und Aulacoceraten treten in beiden Riffen als Juvenil-Formen mit einer maximalen Größe von 1 cm auf. Besonders häufig findet man sie in den hochwüchsigen Korallengemeinschaften an den Riffknospenträndern des Rötelwandriffes, wo sie vermutlich als "Ammoniten-Schulen" in jungwüchsigem Stadium zwischen den Schutz bietenden Koralliten der Korallenstöcke lebten. Eine Bestimmung wurde nicht durchgeführt, doch kommen bereits bei den Jungformen im Schliff unterschiedliche Formen festgestellt werden (lanzettförmige oder auch quadratische Windungsquerschnitte).

Des öfteren wurden junge Ammoniten in größeren Kavernen von Problematikum A OH - LEN beobachtet. Entweder lebten die Ammonitenembryonen im Schutz der Kavernen und blieben dann in ihnen gefangen, oder sie wurden in bereits totem Zustand von Problematikum A OHLEN umwachsen. Die erste Deutung ist wahrscheinlicher, da die kleinen, leeren Cephalopodengehäuse viel zu leicht transportiert wurden, als daß die sessilen Krusten die Gelegenheit gehabt hätten, sie zu umwachsen.

#### 6.3.1.3 Lamellibranchiata

Lamellibranchiata, bei Massenvorkommen

zum Teil mächtige Lumachellen bildend, besitzen im Rötelwand-Riff eine größere Bedeutung als im Adnet-Riff. Außer bei SIEBER (1937) ist eine detaillierte Bestimmung der verschiedenen Arten bei ZAPFE (1967) zu finden. SIEBER (1937:174) unterscheidet eine Riffhalden- von einer Riffkernfauna, beide durch typische Vergesellschaftungen der Muscheln gekennzeichnet. Während die Riffhalden-Fauna mit *Gervilleia* und *Modiola* die Basis, also das Substrat, für die einzelnen Riffknospen bilden soll, lebten die zur Riff-Fauna gehörenden Formen *Pecten*, *Ostrea* etc. in den Riffknospen selbst.

Nach eigenen Beobachtungen dominieren die Gattungen *Gervilleia* und *Modiola* in den gebankten Kalken der Detritus-Schlamm-Fazies und in den Kössener Schichten, also in niederenergetischen Bereichen. Die Gattungen *Pteria*, *Oxytoma*, *Pecten*, *Ostrea* und *Lima* sind dagegen für den im hochenergetischen Bereich entstandenen Teil der Riffstruktur charakteristisch (Taf. 3/4). Sie treten im oberen Abschnitt der Steilwand, in Rifftaschen zwischen weit auseinanderstehenden Riffgemeinschaften und in der rückwärtigen Verzahnung des zentralen Riffbereiches mit der Detritus-Schlamm-Fazies in unterschiedlichen Muschelplustern auf. Während es sich bei den Muschelnestern zwischen und in den Riffknospen sicherlich um eingespülte Faunen handelt, werden die mächtigen Muschelbänke als autochthone, wenig umgelagerte Bildungen gedeutet. Hierfür sprechen die Differenzierungen der Bänke durch typische, wiederkehrende Muschelvergesellschaftungen und die Tatsache, daß viele der Arten aus den umgebenden Kössener Schichten unbekannt sind.

Typisch für die onkoidische Riffdetritus-Fazies sind die großen Bruchstücke von Megalodontiden. Ihr Auftreten in dieser Fazies stimmt mit demjenigen in den Rückriff-Sedimenten des Hohen Gölls (ZANKL 1969:78) überein.

Innerhalb der Riffknospen ist die bohrende Tätigkeit von Muscheln sowohl an den Rifforganismen selbst als auch am bereits

verfestigten Riffgestein zu beobachten (Taf. 12/5, 20/6).

### 6.3.2 BRACHIOPODA

Während die Rhynchonelliden häufiger im Riff selbst auftreten, sind die Terebratuliden besonders typisch für die dünnbankigen, fossilarmen Kössener Schichten. Brachiopodenreiche Bänke wurden vor allem im Hangenden der Kössener Biostrome beobachtet; es handelt sich um eine autochthone, schlamm-bewohnende Fauna.

Neben den Rhynchonelliden, die in Nestern zusammengespült wurden, treten die Brachiopoden im zentralen Riffbereich vor allem mit sessilen Formen (möglicherweise der Gruppe der Thecidea) auf. Die im Schnitt aus einer lamellaren, in Einzelfällen punktaten Schale bestehenden Brachiopoden sitzen als Epizoen auf Rifforganismen, vor allem Kalkschwämmen, Hydrozoen und Tabulozoen auf (Taf. 20/7).

### 6.3.3 ECHINODERMATA - Abb. 8

Die Echinodermata sind in beiden Riffen durch die Gruppe der Echinoidea, der Crinoidea, der Ophiuroidea und der Holothuroidea vertreten, wobei den beiden ersten Gruppen die größte Bedeutung zukommt.

Die Echinoidea (Seeigel) lebten bevorzugt im Bereich der Riffknospen selbst, ihr Vorkommen dort ist möglicherweise vergleichbar mit demjenigen der Seeigel in rezenten Riffen, die in Batterien neben- und übereinander einzelne Riffhöhlen besiedeln. An Hand verschiedener Stacheltypen lassen sich mehrere Formen unterscheiden.

Die Crinoiden (Crinoiden-Stielglieder) sind im Riff selbst seltener als die Seeigel und erreichen ihre maximale Häufigkeit in der Detritus-Schlamm-Fazies. Im Bereich der unteren Steilwand (Tieferwasser-Stadium der Röteland-Riffstruktur) bildeten sie Crinoidenbänke, welche das Substrat für klei-

nerer Riffknospen darstellten. Für die Autochthonie der Crinoiden in der rückriffseitigen und riff-fernen Detritus-Schlamm-Fazies spricht, daß die Crinoiden festes Substrat benötigen und dieses eher in denjenigen dem Riff benachbarten (und von ihm beeinflussten) Schuttarealen als in den schlammigen Beckensedimenten zu finden ist. Die Crinoiden wurden so auch innerhalb der Kössener Schichten sehr viel seltener beobachtet. Die Onkoid-Fazies schied als Lebensraum wegen der zu hohen Wasserturbulenz ebenfalls aus.

Skelett-Teile von Ophiuroideen und Holothurien-Sklerite wurden seltener in Dünnschliffen als in Säurerückständen von in Monochloressigsäure aufgelösten Proben gefunden. Die Holothurien überwiegen in mikritischen Kalken des zentralen Riffareales und dominieren hier deutlich 1. in primären Riffhöhlen innerhalb der Thecosmilienstöcke (z.B. Spaltenwand, Tropfbruch) und 2. in den roten Biomikriten (MF-Typ I/D). Das ungleichmäßige Auftreten der Sklerite zeigt, daß die Holothurien und Ophiuren bestimmte, anscheinend geschützte Bereiche innerhalb der Riffknospen bevorzugten und die Sklerite außerdem nicht sehr weit verfrachtet wurden. Es überwiegen Sklerite der Gattung *Theelia* mit verschiedenen Formtypen, hinzu kommen *Biacumina inconstans* MOSTLER, *Calclammella rariperforata* ZANKL und verschiedene Skelettelemente von Ophiuren (Abb. 8).

Die gesamte Assoziation kann bei einem Vergleich mit den für die Trias aufgestellten Assemblage-Zonen (MOSTLER, 1972, vergl. auch ZANKL, 1966) in die oberste Trias (Ober-Nor) gestellt werden.

### 6.3.4 CRUSTACEA

Massenvorkommen von Coprolithen vom *Favreina*-Typ als sedimentärer Bestandteil in den Pelbiospariten (MF-Typ I/C) der Riffhöhlen legen Zeugnis ab über die rege Lebens-tätigkeit der Crustaceen im zentralen Riffareal. Eine Bestimmung der zum Teil über einen mm großen Coprolithen war nicht möglich, da sie keine Poren zeigen.

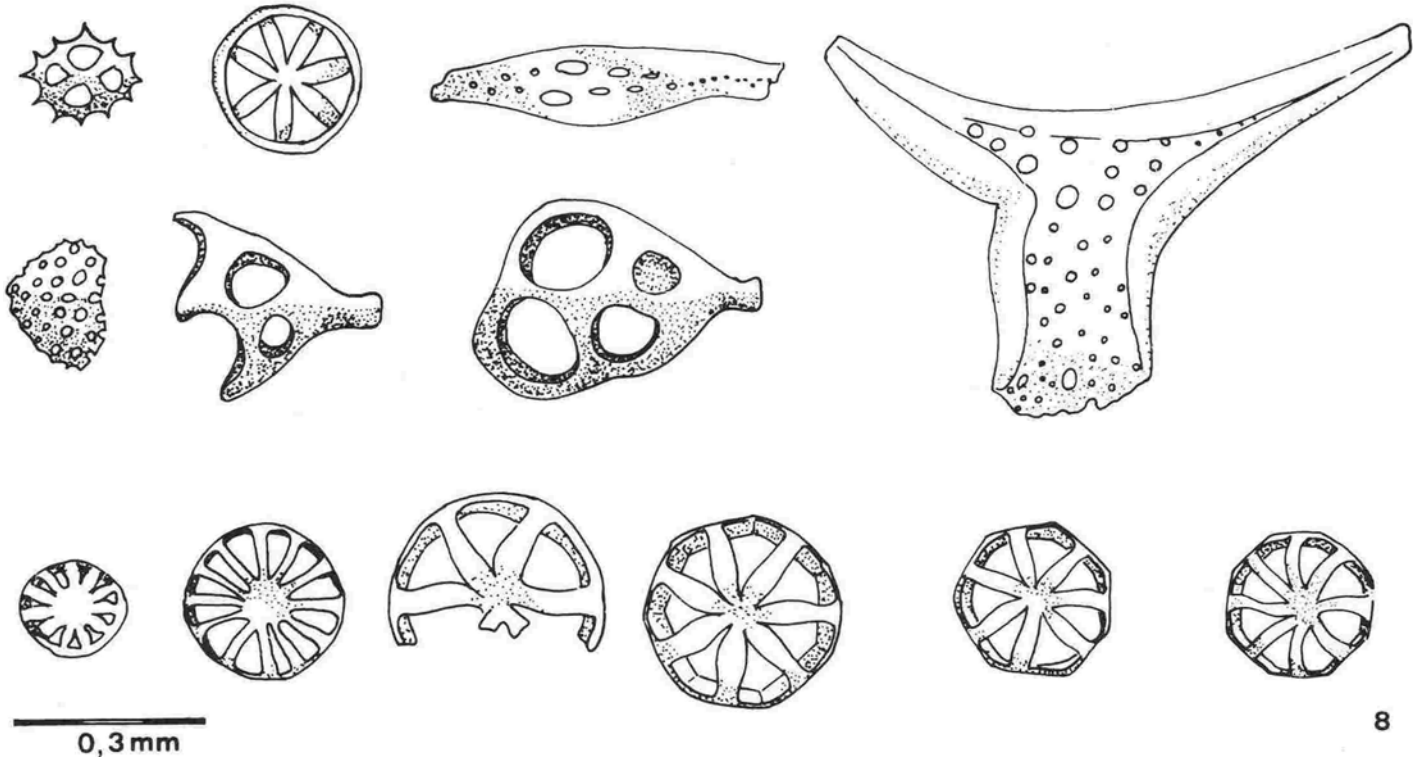


Abb. 8: Skelettelemente von Echinodermen (Holothurien) aus Lösungsproben der Riffkalke von Adnet. Der überwiegende Teil stammt aus den bunten Mikriten des zentralen Riffbereiches (MF-Typ I/D). *Theelia* div. sp., *Calclamnella* sp., *Calclamnella rariperforata* ZANKL, *Biacumina inconstans* MOSTLER u.a.

Skeletal elements of echinoderms (holothurians) within solution residues of the reef limestones of Adnet. The greater part of the samples belong to the colored micrites of the central reef area (mf-type I/D). *Theelia* div. sp., *Calclamnella* sp., *Calclamnella rariperforata* ZANKL, *Biacumina inconstans* MOSTLER and others.

#### 6.3.5 SERPULIDEN

Die anneliden Würmer sind durch kalkige Wohnröhren überliefert. In den beiden Oberhät-Riffen konnten im zentralen Riffbereich zwei Formtypen als Epizoen des primären Riffgerüsts unterschieden werden.

##### *Serpula* sp. 1

Diese seltene Form besteht aus einer im Schnitt halbkreisförmig aufgewölbten Wand, welche mit ihrer ebenen Seite auf der Wuchserunterlage aufsitzt und eine kreisrunde Röhre in ihrem Inneren umschließt. Das Innenlumen mißt um 2 mm, die Außenwand zwischen 0,5 und 0,8 mm im Durchmesser. Die Wand baut sich aus zahlreichen, zur Außenbegrenzung parallel verlaufenden Lamellen auf. Teilweise verlaufen parallel zur großen Hauptröhre kleinere Röhren, welche häufig mit der großen in Verbindung stehen. Typische Epizoe auf Tabulozoen.

##### *Serpula* sp. 2 - Taf. 15/3

Sehr häufig treten in Kalkschwamm-Gemeinschaften, aber auch in allen anderen mikritischen Sedimenten innerhalb des Riffgerüsts, röhrenförmige, leicht gekrümmte und in unregelmäßigen Abständen eingeschnürte Strukturen auf. Auffällig ist ihre ringartige Wandstruktur, die im Schnitt dornenartig erscheint. Die Länge der einzelnen Röhren beträgt bis 2 mm, ihr Innendurchmesser 0,2 mm und der Durchmesser der Wand max. 0,5 mm. Die Strukturen werden wegen ihrer Wandstruktur mit einigem Vorbehalt zu den Serpuliden gestellt, möglicherweise handelt es sich um eine Form der Gattung *Spirorbis* (vergl. MAJEWSKE, 1969:Tafel 15). Meist liegen die Röhren in aufgedrehten Schnüren ohne erkennbare Anheftung im Sediment, sehr häufig füllen sie aber auch kleinere Höhlungen in anderen Rifforganismen auf (z.B. den Zentralkanal von Kalkschwämmen oder durch Muscheln erzeugte Bohrlöcher). Selten sitzen sie

direkt anderen Rifforganismen auf.

### 6.3.6 BOHRUNGEN

Bohrungen in einzelnen Rifforganismen und im bereits verfestigten Riffgestein treten in den beiden Riffkomplexen in vielfältigen Erscheinungsformen auf.

1. Bohrungen durch lithophage Lamellibranchiata treten an nahezu allen Riffgerüstbildnern im zentralen Riffbereich auf und werden vereinzelt auch an solchen der Kössener Biostrome beobachtet. Bevorzugt werden massive Kolonien angebohrt, gar keine Bohrlöcher findet man dagegen in phaceloiden und dendroiden Stockkorallen. Die Bohrlöcher besitzen unterschiedliche Größen (max. 1 cm x 0,5 cm) und eine im Schnitt runde oder ovale und dann nach innen keulenförmig erweiterte Gestalt. Meist stecken mehrere Muschelgenerationen ineinander noch in dem von ihnen angefertigten Bohrloch, leere Höhlungen sind häufig mit Serpeln und Ostracoden ausgefüllt. Im bereits verfestigten Riffgestein sind die Muschelbohrungen auf die mikritischen Sedimente (MF-Typ I/B) der Biolithit-Fazies konzentriert. Sie sind wesentlich weniger häufig als diejenigen in den Rifforganismen selbst. Dies kann seinen Grund darin haben, daß die Muscheln als Kommensalen am Nahrungsumsatz der Rifforganismen teilhatten.

2. Bohrungen von endolithischen Algen (Taf. 17/5) finden speziell als Tiefenanzeiger in der mikrofaziellen Analyse Verwendung (BATHURST, 1967 b). Sie kennzeichnen in der Regel Flachwasserbereiche in der Nähe der Gezeitenlinie, wenn auch in Einzelfällen Algenbohrungen aus größeren Wassertiefen beschrieben worden sind. "Micritic envelopes", durch endolithische Algen verursachte Mikritsäume um einzelne Sedimentpartikel, sind zu finden:

- a) an Rifforganismen in den roten Biomikriten (MF-Typ I/D) der Biolithit-Fazies,
- b) an Schuttkomponenten der Onkoid-Fazies,

meist in Zusammenhang stehend mit onkoidischen Krusten, und

c) an einzelnen Komponenten innerhalb der Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies und der dem Riff vorgelagerten Detritus-Schlamm-Fazies (Röteland), in welchen die Rindenkörner aber nur als Einschwemmungen auftreten.

3. Die Bohrung vermutlich eines Polychaeten (Taf. 14/1, 15/1) wurde an einem einzelnen Hydrozoenstock beobachtet. Sie ist durch die Länge des Bohrloches und den geringen Durchmesser charakterisiert. Offensichtlich hatte die Anbohrung keinen letalen Einfluß auf das Wachstum der Kolonie, da diese die Störung durch ein randliches, wulstartiges Weiterwachsen ausgeglichen hat.
4. Kleinere Bohrungen verschiedenen Typs (Taf. 17/7) treten gehäuft an Schalen von Brachiopoden und Muscheln in der Detritus-Schlamm-Fazies auf. Neben im Schnitt ovalen bis runden Löchern, die vermutlich von Bohrmuscheln stammen, sind aber auch verschiedene andere, meist wurmartig gestaltete Bohrungen zu beobachten. Möglicherweise entstanden auch sie durch die Tätigkeit von Polychaeten. Eine Besonderheit stellt eine U-förmiger Bohrgang in einem Echinodermenfragment (Taf. 17/8) dar, eine sehr ungewöhnliche Bohrform für Organismen, welche in festem Substrat bohren.
5. Ein sehr auffälliger Bohrtyp, der keiner Organismengruppe zugeordnet werden konnte, zeigt eine knollige Gestalt (Taf. 17/6). Das Bohrloch beginnt sehr breit, biegt sich unter der Substratoberfläche rechtwinklig ab und verbreitert sich zusätzlich noch etwas. Der Bohrtyp tritt speziell bei Rifforganismen mit massiver Stockform auf.

## 7 AUFBAU DER RIFFKNOSPEN DES RÖTELWAND-RIFFES - ECOLOGIC CONSTRUCTION OF THE RÖTELWAND REEF PATCHES

The vertical development of the reef patches ("Riffknospen") within the Röteland reef structure took place during three distinct steps (fig. 9). The formation of a hardground by the accumulation of pelecypodal/oolithic banks established the condition for the development of a patch reef. At first one or more highly diverse reef communities colonize the hardground. The mature reef stage is characterized by a less diverse reef community of corals.

A section along the road at the top of the steep wall of the Röteland as well as the facies map of the reef area show the horizontal distribution of the reef framebuilders of the Röteland reef area, which depends on special subs. The frame-building organisms of the reef occur in 8 different biotopes, which characterize 6 typical reef communities (tab. 10).

1. The larger patches in the upper reef stage of the Röteland structure (areas of relatively dense colonization by frame builders) are separated by areas with reef-detrital sediments and coquinas (the reef patch in the northern runlet, the large one above the steep wall of the Röteland and some smaller patches in the south of it).
2. Within these reef patches the detrital areas are very subordinated. The central reef area is composed of single patches, which are found in close connection.
3. A clear vertical succession of reef communities in the sense of SIEBER (1937) seems to be dubious. We only can recognize a succession made by coquinas/crinoidal banks (hardgrounds), followed by a highly diverse community of dendroid, massive and solitary corals, hydrozoans and calcisponges. Finally this stage changes into a less diverse community of dendroid/phaceloid coral colonies (reef patch in the northern runlet, fig. 11).
4. The distinct groups of organisms are related to specific ecological conditions and therefore occur within specific areas of the reef. The most important ecofactor is the water energy. It causes the distribution of the sediment and of the organisms constructing the reef framework. The degree of lateral zonation is correlated directly

with the degree of water agitation.

5. The zonation distribution of the frame builders can be studied within 4 different parts of the framework. It is always based on the same principle (fig. 12).

Always the southern parts of the patches are occupied by large, bushlike coral colonies. Pre-supposing an area of stronger water agitation in the S and SW of the reef structure because of the predominance of coarse, sparitic, reef-detrital sediments (oncolitic facies), the fine dendroid colonies of *Thecosmilia clathrata* form B and furthermore the communities of calcisponges, hydrozoans, tabulozoans and solitary corals lived in the more protected areas with fine grained sediments in the N behind the large coral colonies.

The reef patches of the Adnet reef structure principally shows the same zonation of the zonation of the reef communities; the same is true for the distribution of foraminifera in both reefs.

Am Aufbau der Röteland-Riffstruktur sind zwei verschiedenartige Rifftypen beteiligt.

1. Kleine, aus einer Riffknospe bestehende "Riffchen" mit geringer Diversität der Riff-Fauna ermöglichen im unteren Entwicklungsabschnitt der Riffstruktur die Anhäufung von Karbonatschlamm und somit die Bildung eines Schlammhügels (vgl. Kap. 4).

Die einzelnen, locker über den unteren Teil der Steilwand verteilten Riffknospen besitzen Durchmesser und Höhen von rund 5 m. Am Wandfuß sind sie der Beobachtung gut zugänglich, außerdem wurde in einem Profil durch den zentralen Teil der Steilwand eine kleine Knospe angeschnitten. Als Substrat dienen den Rifforganismen Muschelbänke; von Muschelschillen und mikritischen Detrituskalken werden sie überlagert.

Die am Aufbau der Riffknospen beteiligten Organismen sind nicht in der Lage, ein fe-

stes, wellenresistentes Riffgerüst zu konstruieren. Die Riffbildner stecken vielmehr in lockerem Verband und häufig umgestürzt in einem mikritischen, detritusreichen Sediment. Eine Probenentnahme ist wegen der glatten, festen Felswände gerade im Bereich dieser Riffknospen sehr schwierig. Bei Untersuchungen im Gelände (unterstützt durch einige Anschliffe und Dünnschliffe) konnten folgende riffbildende Organismen bestimmt werden: *Thecosmilia clathrata* EMMRICH Form A und B als dendroide bzw. phaceloide Stockkorallen, sehr häufig massive Stockkorallen wie *Thamnasteria* LESAUVAGE, *Astraeomorpha* REUSS, *Isastraea* M.EDW.-H., *Phyllocoenia* M.EDW.-H., *Stephanocoenia* WINKLER und andere, seltener dagegen Einzelkorallen, Hydrozoen, Kalkschwämme und Solenoporaceen-Knollen (Taf. 3/3). Die biogene Anlagerung durch Riffbildner untereinander ist gering. Als inkrustierende Mikroorganismen treten alle diejenigen Formen auf, die auch in den Riffknospen des oberen Riff-Stadiums vorkommen.

Eine vertikale und horizontale Zonierung der Riffknospen durch Riffbildner oder bestimmte Sedimenttypen, welche Riffstrukturen eines höheren ökologischen Entwicklungsstandes kennzeichnet, wurde nicht beobachtet. Mikrofaziell sind diese "Riffchen" von wenigen Kubikmetern Größe eher als wackestones denn als framestones zu bezeichnen.

2. Im Gegensatz zu den soeben beschriebenen kleinen, ungegliederten Riffknospen im unteren Entwicklungsabschnitt der Riffstruktur zeigt der Riffkomplex, welcher sich im Hangenden des mächtigen Lumachellenhorizontes im oberen Riff-Stadium entwickeln konnte, einen äußerst vielgestaltigen Aufbau. Die vertikale und horizontale Zonierung der Riffknospen wird in den Abschnitten 7.1 und 7.2 besprochen.

Die wichtigsten Ergebnisse SIEBER's (1937) bezüglich der Untersuchung des Röteland-Riffes sind in zwei Punkten zusammenzufassen:

1. die Gliederung des gesamten zentralen Riffgebietes erfolgt in zahlreiche, von-

einander isolierte Riffknospen;

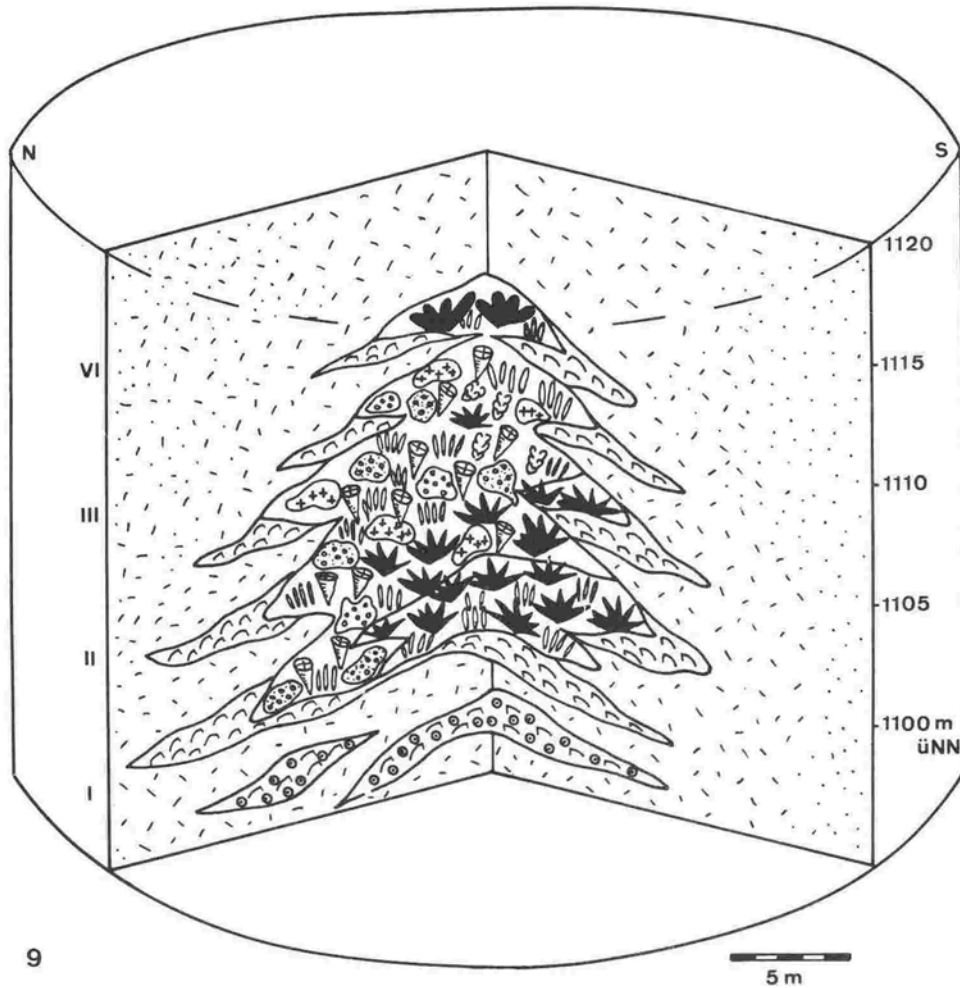
2. die einzelnen Riffknospen setzen sich aus sich wiederholenden Sukzessionen von Riffgemeinschaften zusammen.

Nach SIEBER durchläuft also der Röteland-Riffkomplex als Gesamtheit ebenso wie in seinen einzelnen Riffknospen charakteristische Entwicklungsstadien. Diese sind in ihren wesentlichen Punkten mit den von ALBERSTADT & WALKER (1976) beschriebenen Stadien identisch.

Die einzige Riffknospe im Röteland-Riff, durch welche ein vertikaler Profilschnitt gelegt werden kann, liegt im N der Steilwand (linker Bachgraben bei SIEBER, 1937) und damit etwas abseits des eigentlichen zentralen Riffbereiches (Abb. 9). Bedingt durch das hangparallele Einfallen der Schichten verwechselte SIEBER (1937) jedoch in allen Profilen die horizontale mit einer vertikalen Zonierung der Riffknospen in einzelne Organismen-Assoziationen. Eine horizontale Zonierung der Riffknospen kann nicht in Zweifel gezogen werden und ist Gegenstand der folgenden Betrachtung. Dagegen ist ihre vertikale Entwicklung auf Grund der Aufschlußverhältnisse nur in beschränktem Maße der Untersuchung zugänglich. Für sie gibt allein die Riffknospe im Bachgraben nördlich der Steilwand ein gutes Beispiel.

## 7.1 VERTIKALE ENTWICKLUNG VON RIFFKNOSPEN

Eine allseitig von feinkörnigen Detrituskalken umgebene Riffknospe ist nördlich des zentralen Riffgebietes gelegen und wird durch den Bachgraben nördlich der Steilwand angeschnitten. Die massigen, hell bis schwach rosa gefärbten Kalke des Zentralteiles der Riffknospe verzahnen sich seitlich mit den gebankten, dunkler gefärbten Lumachellen und Detrituskalken. In die basalen, feinkörnigen mikritischen Detrituskalke, die zudem den unteren Teil der Steilwand aufbauen, schalten sich nach oben hin immer häufiger mächtige Lagen von Muschelschillen ein. Zusätzlich sind Bänke mit einem großen Reichtum an



9

5 m

Abb. 9: Vertikale Entwicklung der Riffknospe (Rötelwand-Riff), dargestellt in der Form eines Zylindersegmentes. Das Wachstum der Riffknospe erfolgt in 4 Entwicklungsstadien:

- I. Ausbildung von Muschellumachellen und Crinoidenbänken (Bildung eines Hartgrundes);
- II. Ausbildung von zwei Riffgemeinschaften (*Thecosmilia clathrata* Form B/*Paradeningeria alpina*-Gemeinschaft und Hydrozoen/Tabulozoen/Kalkschwamm/ Einzelkorallen-Gemeinschaft mit einzelnen Kolonien von *Thecosmilia clathrata* Form B), welche sich lateral miteinander verzahnen;
- III. Ausbildung einer sehr heterogenen Riffgemeinschaft, bestehend aus Hydrozoen, Tabulozoen, Kalkschwämmen, *Cheilosporites*, *Montlivaltia* und massiven Stockkorallen;
- IV. Ausbildung einer formenarmen Riffgemeinschaft, bestehend aus *Thecosmilia clathrata* Form A und *Paradeningeria*-Kolonien.

Seitliche Verzahnung der Riffknospe mit Lumachellen und feinkörnigen Detrituskalken (Detritus-Schlamm-Fazies).

Fig. 9: Vertical development of the reef patches of the northern runlet (Rötelwand-reef), represented as a cylindrical segment. The growth of the reef patch appears in 4 developmental stages:

- I. Formation of pelecypodal and crinoidal banks (formation of a hardground);
- II. Formation of 2 reef communities (*Thecosmilia clathrata* Form B/*Paradeningeria alpina*-community and hydrozoans/tabulozoans/calcsponges/solitary corals-community with some colonies of *Thecosmilia clathrata* Form B), which interfinger laterally with each other.
- III. Formation of a very heterogenous reef community, consisting of hydrozoans, tabulozoans, calcsponges, *Cheilosporites*, *Montlivaltia* and massive coral colonies.
- IV. Formation of a rather homogenous community, consisting of *Thecosmilia clathrata* Form A and colonies of *Paradeningeria*.

Lateral interfingering of the reef patch with coquinas and fine grained detrital limestones (Detrital-Mud-Facies).



Echinodermenresten (Crinoiden) ausgebildet. Diese Muschel- und Crinoidenanreicherungen dienen als Substrat für die sich auf ihnen entwickelnde Riffknospe (Abb. 9).

Das Wachstum der eigentlichen Riffknospe beginnt bei 1100 m ü. NN. Bereits in ihrem unteren Teil sind verschiedene Lebensgemeinschaften der Riffgerüstbildner zu erkennen. Typisch für den basalen Teil der Riffknospe sind Nester aus Kolonien von *Solenopora alci-cornis* OTT, welche intensiv von Problematikum A OHLEN und *Bacinella irregularis* RADOI-CIC besiedelt sind. Da auch in anderen Riffknospen diese Gemeinschaft an ihren Rändern auftritt, wird angenommen, daß sie die Funktion der riffoiden Pioniergemeinschaft (Stadium 1 und 2 bei ALBERSTADT & WALKER, 1976) innehatten.

Während im Bachgraben selbst an der Basis der Riffknospe (1100 m ü. NN) unmittelbar auf dem Lumachellen-Hartgrund dichte Bestände von *Thecosmilia clathrata* Form B überwiegen, zwischen welchen in geschützten Zwickeln Paradeningerien-Kolonien siedelten, entwickelte sich nördlich des Bachgrabens in einer Entfernung von 5 bis 10 m eine sehr komplexe Riffgemeinschaft. Diese besteht aus Einzelkorallen, Paradeningerien, Hydrozoen und großen Tabulozoen-Kolonien, während die kleinkelchigen *Thecosmilia clathrata*-Kolonien nur eine untergeordnete Rolle spielen.

Im Bachgraben machen die reinen *Thecosmilia/Paradeningeria* Bestände ab etwa 1105 m einer wesentlich heterogeneren Riffgemeinschaft Platz. Sie setzt sich aus *Thecosmilia clathrata* Form B, Einzelkorallen, *Thamnasteria*-Kolonien, Hydrozoen und Tabulozoen, Paradeningerien und großwüchsigen Colospongien zusammen.

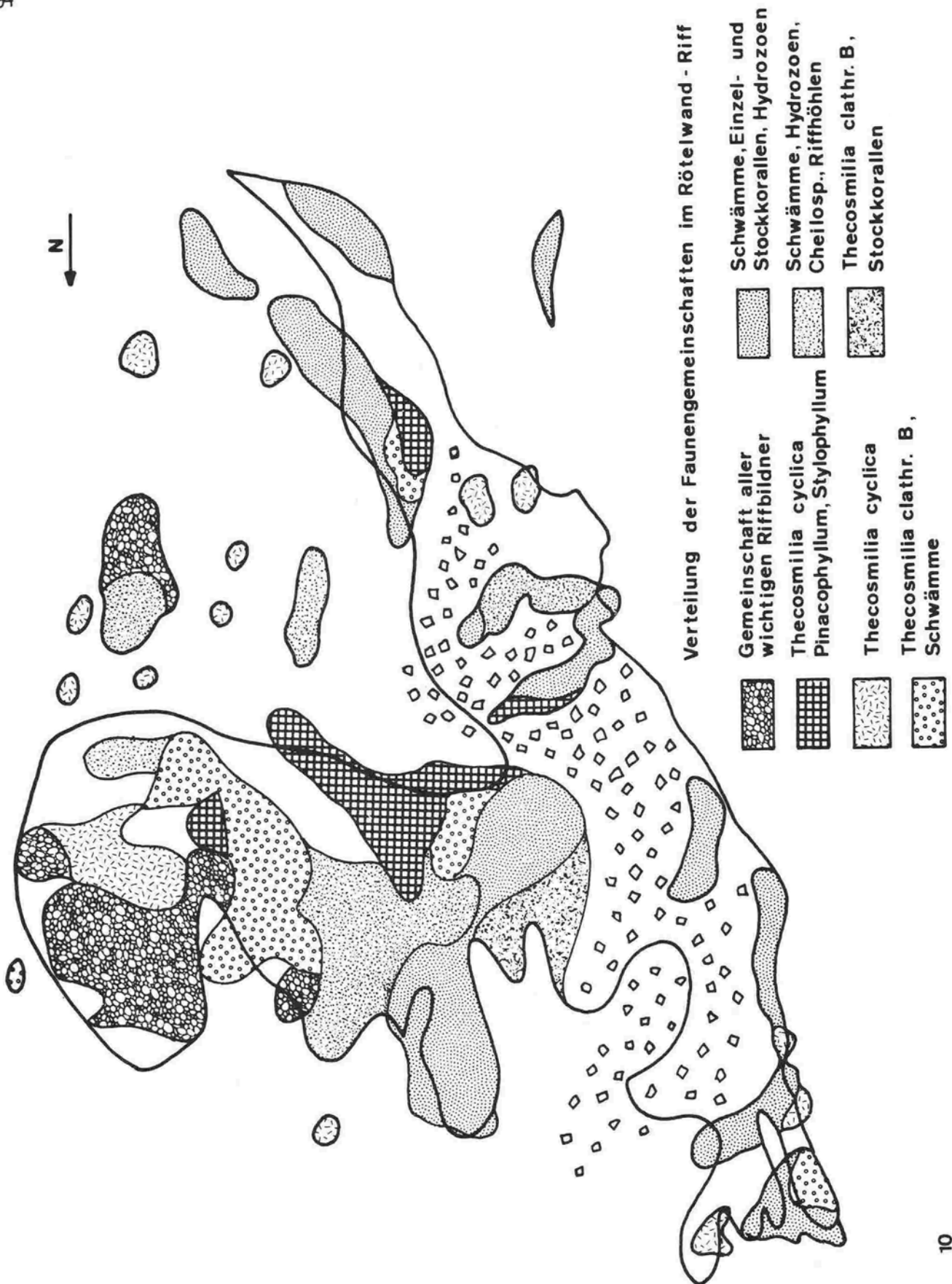
Die letzten kleinen Thecosmilien-Stöcke sind in einer Höhe von rund 1100 m anzutreffen. Hier beginnt nun ein massenhaftes Auftreten von *Cheilosporites tirolensis* WÄHNER neben den weiterhin vorkommenden Paradeningerien, Hydrozoen, Tabulozoen und Einzelkorallen. Häufige Riffbewohner dieser Gemeinschaft sind Gastropoden. Zahlreich sind

außerdem große, mit Spongiostromata-Krusten und Zementtapeten ausgekleidete Hohlräume im Riffgerüst.

Vom übrigen Teil der Riffknospe durch Feinschuttkalke und Lumachellen getrennt, ist in rund 1115 bis 1120 m Höhe im Bachgraben noch einmal eine Riffgemeinschaft angeschnitten, welche sich aus großwüchsigen *Thecosmilia clathrata* Form A - und Paradeningerien-Kolonien zusammensetzt.

Hierüber folgt ab 1120 m ü. NN feinkörniger Detrituskalk, dem Lumachellen zwischengelagert sind. Nur vereinzelt sind Bänke mit Rifforganismen eingeschaltet. Die gesamte Schichtfolge im Hangenden der Riffknospe innerhalb des Bachgrabens gehört zur rückwärtigen Riffseite der großen Riffknospe oberhalb der Steilwand (angeschnitten an der Straßenböschung MS) und liegt eingebettet in die Sedimente der Detritus-Schlamm-Fazies.

Als wichtigste Riffgerüstbildner sind unter den Korallen *Thecosmilia clathrata* Form B, *Montlivaltia norica* und *Thamnasteria*-Kolonien, unter den Kalkschwämmen *Paradeningeria* und *Colospongia* sp. 1, unter den Hydrozoen *Disjectopora*, zudem Tabulozoen und Bryozoen und unter den Kalkalgen die Solenoporaceen zu nennen. Das nahezu vollständige Fehlen der großwüchsigen, buschförmigen Korallenarten (*Thecosmilia clathrata* Form A, *Pinacophyllum* sp. und *Stylophyllum polyacanthum*), welche der großen Riffknospe oberhalb der Steilwand ihr charakteristisches Gepräge geben, ist durch die geschützte Lage der Riffknospe zu erklären. Sie liegt stratigraphisch nämlich etwas tiefer als die große Riffknospe in einem Bereich, in welchem der basale Lumachellenhorizont im oberen Teil der Steilwand bereits auskeilt, und befindet sich damit im Strömungsschatten des gewölbten Schillrückens und der diesem aufsitzen den großen Riffknospe. Für die geschützte Position spricht weiterhin, daß eine für die Luvseite des gesamten Röteland-Riffkomplexes charakteristische onkoidische Riffdetritus-Fazies nicht entwickelt ist. Vielmehr wird die Riffknospe auf allen Seiten von Lumachellen und feinkörnigen Sedimenten der Detritus-Schlamm-Fazies eingehüllt.



Distribution of the reef communities in the upper reef stage of the Rötelwand-reef structure. Zonation of the communities depending on the prevailing water energy.

7.2 HORIZONTALE GLIEDERUNG VON RIFFKNOSPEN

Im Bereich der mittleren und oberen Straße oberhalb der Steilwand (MS und OS) ist über ein Gebiet von 350 x 150 m eine große, in sich untergliederte Riffknope aufgeschlossen. Da das Einfallen der Schichten in diesem Bereich annähernd mit demjenigen des Berghanges übereinstimmt, sind die Schichten nahezu eines stratigraphischen Niveaus freigelegt.

Diese Riffknope baut beinahe das gesamte zentrale Riffareal des Röteland-Riffkomplexes auf. Sie setzt sich aus mehreren kleineren, locker miteinander verbundenen oder durch Areale mit Riffdetritus voneinander getrennten patches zusammen, welche durch ein festes, aus dem Zusammenwachsen von Organismen entstandenes Riffgerüst charakterisiert sind. Einige kleinere Riffknospen, so zum Beispiel diejenige im nördlichen Bachgraben, entwickelten sich an der Peripherie des zentralen Riffgebietes.

Im Gelände wurden im Bereich der großen Riffknope einzelne Vergesellschaftungen makroskopisch unterscheidbarer Riffgerüstbildner auskartiert (Abb. 10). Einzelne, klar voneinander getrennte Riffknospen mit einer zonal aufgebauten Internstruktur, wie diese für die Riffknospen des Adneter Riffes so bezeichnend sind (vergl. Kap. 8), wurden nicht beobachtet. Das gesamte zentrale Riffareal wird vielmehr von locker verteilten Riffbildnern besiedelt, ohne daß randlich klar begrenzte, durch ein massives Riffgerüst gebildete Riffknospen zu erkennen sind. Nur im obersten Abschnitt der Riffstruktur (oberhalb der oberen Straße) kommt es zur Ausbildung eines, das vertikale Wachstum betonenden Riffgerüsts.

Die Anordnung der Rifforganismen in bestimmten, wiederkehrenden Vergesellschaftungen läßt eine überwiegend laterale Zonierung des gesamten zentralen Riffgebietes erkennen. Diese biofazielle Zonierung stimmt mit der Internzonierung kleinerer, in sich geschlossener Riffknospen des Adneter Riffkomplexes überein.

7.2.1 PROFILBESCHREIBUNGEN

An der Straßenböschung der mittleren Straße ist, beginnend am nördlichen Bachgraben, in nahezu einem stratigraphischen Horizont die laterale biofazielle Entwicklung innerhalb des zentralen Riffareales der Beobachtung zugänglich. Von Norden nach Süden sind folgende Sediment-Einheiten und Organismengemeinschaften unterscheidbar.

- 50 m : Mittelgrauer Feindetrituskalk (Biomikrit bzw. wackestone) mit vereinzelt Schalen- und Echinodermen-Anreicherungen; geringer Gehalt an feinkörnigem Schutt von Rifforganismen.
- 30 m : Lumachellenkalke, mehrere m mächtig; eingeschaltete Horizonte mit Rifforganismen (Korallen, Hydrozoen). Muschelpflaster mit spezifischer Muschelfauna.
- 120 m : Riffknope mit charakteristischer Abfolge von Riffbildner-Gemeinschaften.
  - 55 m : grau-beiger Riffdetrituskalk mit *Thecosmilia clathrata* Form B, massiven Stockkorallen (*Thamnasteria*, *Astraeomorpha*), vereinzelt Nestern mit *Paradeningerien*, Hydrozoen und Tabulozoen. Im Hangenden zu Beginn noch überlagert von Muschelbänken.
  - 20 m : beige-rosafarbiger, riffdetritusarmer Kalk mit einer reichhaltigen Riff-Fauna: Kalkschwämme (*Paradeningeria*, *Wetheria*, *Salzburgia* u.a.), Hydrozoen, Tabulozoen, *Thamnasteria* und seltener *Montlivaltia*, *Cheilosporites* in Riffhöhlen.
  - 40 m : beige-brauner Kalk, reich an umkrustetem Riffdetritus. Große, buschartige Korallenstöcke (aufrecht und als Schutt): *Thecosmilia cyclica*, *Pinacophyllum*, *Stylophyllum*.
- 10 m : beige-brauner, onkoidischer Riffdetrituskalk mit hohem Anteil an Korallenbruch von *Thecosmilia cyclica*, *Pinacophyllum* und *Stylophyllum*. Solenoporaceen-Knollen.
- 40 m : nicht aufgeschlossen.
- 80 m : Riffknope mit charakteristischer Abfolge von Riffbildner-Gemeinschaften.
  - 30 m : beige-rosafarbiger, detritusarmer Kalk mit Rifforganismen: *Paradeningeria*, Hydrozoen und Tabulozoen, Riffhöhlen mit

*Cheilosporites*, massive Stockkorallen (*Thamnasteria*).

- 10 m : beige-rosafarbiger, detritusarmer Kalk mit Rifforganismen: *Thecosmilia clathrata* Form B, *Paradeningeria*, Hydrozoen und Tabulozoen, *Thamnasteria*, Gastropoden.
- 25 m : beige-grauer Kalk, z.T. reich an Riffdetritus mit Rifforganismen: *Thecosmilia cyclica*, *Pinacophyllum*, *Stylophyllum polyacanthum*. Hohlräume mit mechanischer Internsedimentation im mm-Rhythmus.
- 15 m : grauer Riffdetrituskalk mit erhöhtem Anteil an Rifforganismen (überwiegend als Schutt vorliegend): *Thecosmilia cyclica*, *Pinacophyllum*, *Stylophyllum polyacanthum* und *paradoxum*, massive Stockkorallen, Hydrozoen, vereinzelt solitäre Korallen, *Colospongia* sp. 1. Zahlreiche, mit Rotpelit gefüllte Hohlräume.
- 55 m : Riffknospe mit sehr heterogener Faunen-Gemeinschaft. Beiger bis hellgrauer Kalk mit unterschiedlichem Gehalt an Riffdetritus. *Paradeningeria*, Hydrozoen und Tabulozoen, Riffhöhlen mit rotpelitischem Sediment, Gastropoden und *Cheilosporites*. Massive Stockkorallen (*Thamnasteria*, auch *Astraeomorpha*), stellenweise dichte Bestände von Einzelkorallen (*Montlivaltia norica*), vereinzelt kleinere Stöcke von *Thecosmilia* sp..
- 100 m : überwiegend grauer, auch beiger Detrituskalk mit onkoidisch umkrustetem Riffschutt (meist Korallenbruch). Meist schlechte Sortierung der ruditisch-arenitischen Komponenten. Vereinzelt kleine Riffknospen von wenigen m Durchmesser angeschnitten. Diese enthalten eine reduzierte Fauna mit *Thecosmilia cyclica*, *Thamnasteria* und, auf eine Knospe beschränkt, auch *Paradeningeria*, Hydrozoen und Tabulozoen. Die Schuttalke sind reich an Lumachellen (*Ostrea*, *Oxytoma*, auch Megalodonten) und Hohlräume mit rotpelitischen Einschwemmungen und stellenweiser Anreicherung von Gastropoden.

Das Profil entlang der oberen Straße zeigt von Süden nach Norden folgende laterale, biofazielle Entwicklung der Riffknospe:

- 110 m : hellgrauer, onkoidischer Riffdetrituskalk, vereinzelt mit Bruch von *Thecosmilia cyclica*, *Thamnasteria*, *Astraeomorpha* und Solenoporaceen-Knollen.
- 60 m : hellgrau-beiger, onkoidischer Riffdetrituskalk mit Zunahme von Riffbildnern in Lebendstellung (*Thecosmilia cyclica*, *Thecosmilia clathrata* Form B, *Thamnasteria*, weniger häufig *Paradeningeria*). Gastro-

poden-Anreicherungen.

- 60 m : beige-rosafarbiger, detritusarmer Kalk mit reichhaltiger Riff-Fauna: *Paradeningeria*, *Peronidella fischeri*, Hydrozoen und Tabulozoen, *Montlivaltia norica*, vereinzelt *Thamnasteria* und *Thecosmilia clathrata* Form B und sehr selten *Thecosmilia cyclica*. Massenvorkommen von *Cheilosporites* in Verbindung mit Riffhöhlen.
- 10 m : beige-grauer Feindetrituskalk mit wenig Schutt von Riffbildnern, aber erhöhtem Anteil an Lumachellen.

Eine zusätzliche flächenhafte Beprobung des gesamten zentralen Riffareales zwischen der Steilwand und den hangenden Jura-Kalken bzw. dem nördlichen und dem südlichen Bachgraben ergab die Untergliederung in mehrere, wiederholt auftretende und in Abb. 10 dargestellte Riffgemeinschaften und Faunenbe-reiche:

1. Ein Bereich mit großen, buschartigen Korallenstöcken (*Thecosmilia cyclica*, *Pinacophyllum* sp., *Stylophyllum polyacanthum*) in überwiegend grobkörnigem, sparitischem Sediment mit hohem Gehalt an Riffdetritus (MF-Typ I/A). Die Besiedlung der Korallen erfolgt durch *Alpinophragmium*, Problematikum A OHLEN, *Girvanella* ? sp.2. Die Foraminiferen-Fauna zeigt Beziehung zu derjenigen der onkoidischen Riffdetritus-Fazies.
2. Mehrere Bereiche mit kleinen, dendroiden Kolonien von *Thecosmilia clathrata* Form B und kleinen Sphinctozoen (*Paradeningeria weyli* und *P. alpina*). Das Sediment innerhalb dieser Gemeinschaften ist ein Pelbiosparit (MF-Typ I/C). Dicht stehende Kolonien verhindern die Sedimentation vollständig. Biogene Anlagerung erfolgt häufiger durch *Follicatena irregularis*. Die Foraminiferen-Fauna beschränkt sich überwiegend auf miliolidschalige Formen (*Ophthalmidium*, *Galeanella*).
3. Mehrere Bereiche mit Kalkschwämmen unterschiedlicher systematischer Zugehörigkeit; Hydrozoen, Tabulozoen, Einzelkorallen und massive Stockkorallen in wechselnder Zusammensetzung. Das Sediment zwischen den Riffbildnern ist ein biogenführender Mikrit (MF-Typ I/B) oder ein Pelbiosparit (MF-Typ I/C). Extrem

starke biogene Anlagerung ist kennzeichnendes Element dieser Riff-Assoziationen. Sie ist bedingt einerseits durch das gegenseitige Überwachsen durch die Riffbildner, zum anderen durch ihre sekundäre Besiedlung durch Mikroorganismen wie *Microtubus*, Spongiostromata-Krusten, *Follicatena*, kleinwüchsige Kalkschwämme, *Radiomura*, Serpeln und sessile Mollusken (Taf. 20/5-7). Auffallend ist der Bewuchs durch sessile Foraminiferen. Im Sediment überwiegen miliolidschalige Formen wie *Ophthalmidium*, *Galeanella* und "*Sigmoilina*". Typisch ist das gemeinsame Auftreten von pelitisch gefüllten Riffhöhlen, *Cheilosporites* und Massenvorkommen von Gastropoden.

4. Zwei Bereiche mit dichtem, sehr heterogenem Formenbestand, in welchem durch die Fülle der Kleinbiotope nahezu alle Organismengruppen auftreten. Hochwüchsige, phaceloide Stockkorallen sind ebenso zu finden wie niedrigwüchsige, dendroide Korallen-Kolonien und Kalkschwämme, Hydrozoen und Tabulozoen mit der sie charakterisierenden Begleitfauna und -flora.
5. Ein sich im S anschließendes Areal mit onkoidisch umkrustetem Riffdetritus, in welchem kleine, isolierte Korallenstöcke oder auch Riffknospen (überwiegend *Thecosmilia cyclica*, vereinzelt auch massive Stockkorallen) stecken.

#### 7.2.2 GESETZMÄSSIGKEITEN IM AUFBAU DER RIFFKNOSPEN DES RÖTELWAND-RIFFES

Aus dem Gebiet der zentral gelegenen, heterogenen Riffknospe des Rötelswand-Riffes wurden insgesamt 82 Probenpunkte in eine Karte eingetragen. Als Aufschlußpunkte boten sich in erster Linie die Straßenböschungen an (Profilbeschreibungen, Kap. 7.2.1), hinzu kam aber noch eine beträchtliche Anzahl von Aufschlüssen, die während des Unwetters zum Jahreswechsel 1975/76 durch die Entwurzelung isoliert stehender Fichten entstanden waren.

Der Beobachtung im Gelände sind infolge

der Aufschlußverhältnisse deutliche Grenzen gesetzt. So erhebt die angeführte Fossiliste für jeden Probenpunkt keinen Anspruch auf Vollständigkeit; lediglich die dominierenden Organismen und die allgemeine Ausbildung des sie umgebenden Sedimentes konnten erfaßt werden. Auch eine quantitative Analyse der Riffbildner-Gemeinschaften, wie sie im Tropfbruch von Adnet mit dem Zählnetz an einigen Riff-Biozönosen vorgenommen werden konnte (vergl. Kap. 8.1), erschien im Rötelswand-Riffgebiet wegen der überaus hohen Fehlerquote als sinnlos.

In Tabelle 10 wurden die 83 Probenpunkte (Horizontalreihe) zunächst ohne Rücksicht auf ihre Lage im Riffgebiet und ihre räumliche Beziehung zueinander nach typischen, sich wiederholenden Organismenkombinationen geordnet. Hierbei kristallisierten sich, Lumachellen und Riffdetrituskalke eingerechnet, insgesamt 6 Organismengruppen heraus (Vertikalreihe), die entweder als homogene Bestände oder aber in Gemeinschaft mit anderen Gruppen bestimmte Biotope in verschiedenen Teilen des zentralen Riffgebietes besiedelten (vergl. Kap. 8.3.1: heterotypische Organismen-Gemeinschaft, bestehend aus einer oder mehreren Assoziationen).

##### Assoziation A:

Reine, aus großwüchsigen, phaceloiden Stöcken gebildete Korallen-Gemeinschaft (*Thecosmilia cyclica*, *Pinacophyllum* sp., *Stylophyllum polyacanthum*).

##### Assoziation B:

Feinästige, dendroide Korallenstöcke (*Thecosmilia clathrata* Form B).

##### Assoziation C:

Zylindrische, kleinwüchsige Sphinctozoen (*Paradeningeria*), meist in Verbindung mit großen Riffhöhlen, *Cheilosporites* und Massenvorkommen von Gastropoden.

##### Assoziation D:

Knollige Stöcke von Hydrozoen und Tabulozoen, Einzelkorallen, Sphinctozoen unterschiedlicher Genera und foliate Korallen (*Seriastraea multiphylla*).

##### Assoziation E:

Massive Stockkorallen, flach inkrustierte Sphinctozoen (*Colospongia*, *Lamellata wäneri*

		Gruppe I							Gruppe II					Gruppe III							Gruppe IV											
		I4	23	24	25	26	30	33	34	I6	I6	I5	29	32	I9	I	46	49	50	55	56	58	60	65	69	2	3	I7	22	44	63	82
A	Stylophyllum																														S	
	Pinacophyllum																														S	
	Thec. cyclica																														S	
	Astraeomorpha																										S				S	
B	Thec. clathr.B																															
C	Gastropoden																										X				X	
	Hohlräume																															
	Paradeningeria																										S					
	Cheilosporites																															
D	Hydrozoen																															
	Tabulozoen																											X		X		
	Montlivaltia																														S	
	div. Sphinct. Seriastrea																															
E	Thamnasteria																										X	X	X	X		
	gr. Colospongia																															
	mass. Korallen																															
	Algen-Knollen Lamellata wahn.																															
F	Schalen										X	X	X	X	X	X																
	Lumachellen	X	X	X	X	X	X	X	X	X																						
	Feindetritus										X	X	X	X	X	X												X	X			
	Grobdetritus															X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	

Tab. 10a

		Gruppe V										Gruppe VI																						
		4I	48	5I	5	68	7	8I	85	4	36	27	3I	84	47	42	38	59	9	6	37	79	76	62	64	40	74	75	72	35	45	78	77	
A	Stylophyllum				X	X	X	X	X	X												X								X	X	X	o	o
	Pinacophyllum				X	X	X	X	X	X																			X	o	X	X	X	X
	Thec. cyclica	X	X	X	o	X	X	X	X	X													X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	Astraeomorpha	X	o	X	X		X			X					o	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	o
B	Thec. clathr.B										X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
C	Gastropoden					X				X												X	X					X						
	Hohlräume									X	X											X	X	X					o					
	Paradeningeria										X	X										X	o				X	X	X	X	X	X		
	Cheilosporites																																	X
D	Hydrozoen										X												X								X			
	Tabulozoen																						X	X						o	X			
	Montlivaltia									X														X							X			
	div. Sphinct. Seriastrea																							X										
E	Thamnasteria																																	
	gr. Colospongia																																	
	mass. Korallen																												X					
	Algen-Knollen Lamellata wahn.	X													X									X										
F	Schalen																																	X
	Lumachellen										X	X																						
	Feindetritus										X																							
	Grobdetritus	X	X	X	X	X	X	X	X	X													X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X

Tab. 10b

		Gruppe VII								Gruppe VIII										
		I3	2I	I9	8	6I	39	IO	43	66	67	57	70	80	83	I8	54	I2	II	20
A	Stylophyllum					X	X													
	Pinacophyllum							X												
	Thec. cyclica					o	o													
	Astraeomorpha	X	X	X	X			X	X											
B	Thec. clathr.B																			
C	Gastropoden							X	X											
	Hohlräume					X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	Paradeningeria		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	Cheilosporites	X	X		X				X					X	X	X	X	X	X	X
D	Hydrozoen	o	o			o	X	o				X	X	X						
	Tabulozoen	X	X		X	X	X	X	X				X	X						
	Montlivaltia	X		X			X	X					X						X	X
	div. Sphinct.							X		X			X			X	X			
	Seriastraea							X				X								
E	Thamasteria	X	X			X							X	X						
	gr. Colospongia		X		X	X		X												
	mass. Korallen	X	X																	
	Algen-Knollen	X																		
	Lamellata wähn.					X														
F	Schalen							X	X											
	Lumachellen			X				X												
	Feindetritus							X												
	Grobdetritus	X						X	X	X										X

Tab. 10c

Tab. 10 a,b,c: Assoziationen (A-F) der Riffbildner im Röteland-Riff. Die horizontale Zahlenreihe (14 ...82) entspricht den Probenpunkten. Es können 8 Biofazies-Bereiche (I-VIII) unterschieden werden, die durch die Dominanz einer oder mehrerer Gruppen und durch eine charakteristische Vergesellschaftung gekennzeichnet sind.

8 biofacies types (I-VIII) can be differentiated according to the predominance of one or several organism groups and the significant associations.

und Algenknollen verschiedener Taxa in Abhängigkeit vom Standort im Riff.

#### Assoziation F:

In dieser Assoziation sind reine Lumachellen, Feindetrituskalke mit zum Teil erhöhtem Schalengehalt, Riffdetrituskalke im Bereich des Riffgerüsts und überwiegend umkrustete grobdetritische Sedimente ausgeschieden.

Durch das Vorherrschen einer oder mehrerer Organismengruppen in typischer Kombination ergeben sich insgesamt 8 Biofazies-Bereiche im engeren Riffgebiet. Am Aufbau des eigentlichen Riffgerüsts sind 5 verschiedene Riffbildner-Biozönosen beteiligt. Da einzelne Aufschlußpunkte bis zu 10 m<sup>2</sup> umfassen können, sind gerade bei sehr dichten Faunenbeständen nebeneinander liegende

Kleinbiotope mit sehr verschiedenen Organismen-Gemeinschaften in einem sehr kleinen Areal freigelegt. Hieraus ergibt sich, im Gegensatz zu den Messungen in Adnet und den Dünnschliffuntersuchungen, die relativ schlechte Gruppierung, wie sie in Tabelle 10 zum Ausdruck kommt.

Im folgenden seien die differenzierbaren Biofazies-Bereiche des zentralen Riffgebietes und die sie unmittelbar umgebenden, verschiedenartigen Sedimente kurz typisiert. Randlich gelegene, kleinere Riffknospen zeigen eine vergleichbare Gliederung in unterschiedliche Riffgemeinschaften.

Bereich I: Ausschließlich reine Lumachellenkalke, die sich im N lateral mit der großen Riffknospe verzahnen und diese in

ihrem Hangenden überdecken.

Bereich II: Mikritische, feindetritische Kalke mit einem hohen Gehalt an Schalenresten; typische Sedimente des leeseitigen, riffnahen Riffhanges im N der großen Riffknospe.

Bereich III: Überwiegend onkoidisch (Problematikum A OHLEN und *Bacinella irregularis*) umkrustete Riffdetrituskalke, im Dünnschliff mit hohem Anteil an Solenoporaecen-Knollen. Der grobe Detritus stammt überwiegend von aufgearbeiteten Korallen (phaceloide Stockkorallen, *Astraeomorpha* und auch *Thamnasteria*).

Bereich IV: Ebenfalls überwiegend onkoidische Riffdetrituskalke, jedoch deutliche Zunahme der massiven Stockkorallen (*Thamnasteria*). Zudem in Arealen mit Feindetritus Nester von Paradeningerien und Gastropoden.

Die folgenden 4 Bereiche enthalten diejenigen Organismen-Gemeinschaften, die das eigentliche Riffgerüst aufbauen. Die Assoziation der Riffbildner jedes Bereiches ist durch eine oder wenige ökologische Leitformen charakterisiert.

Bereich V: *Thecosmilia cyclica* - Gemeinschaft.

Das nahezu alleinige Vorkommen von großwüchsigen phaceloiden Stockkorallen (Assoziation A) kennzeichnet in unterschiedlicher Zusammensetzung und Vollständigkeit diese Gemeinschaften. Das ausschließliche Auftreten von *Thecosmilia cyclica* ist auf kleine, monomikale Riffknospen beschränkt, die der großen im S vorgelagert sind. In dichten Korallenbeständen mit hoher Diversität kommt es in kleinen Riffaschen zur Anreicherung von Gastropoden. Das Sediment in dieser Gemeinschaft ist stets ein Grobdetritus, der auch zwischen und in die einzelnen Kolonien eindringen konnte.

Bereich VI: *Thecosmilia clathrata* Form B - Gemeinschaft.

Kennzeichnende Form dieses Biofazies-Bereiches ist die niedrigwüchsige, zartästige und dendroide Stockkoralle *Thecosmilia clathrata* Form B, die an allen Aufschlußpunkten

auftritt und in unterschiedlicher Weise mit Organismen der Assoziationen A und C vergesellschaftet ist. Mit dem Auftreten großer, buschartiger Stockkorallen (Gemeinschaft des Bereiches V) ist gleichzeitig die Entstehung von Kleinbiotopen verbunden, welche den Lebensraum für Paradeningerien, Hydrozoen, Tabulozoen und andere Rifforganismen bilden, die geschütztere Areale bevorzugen. Auch in diesen Gemeinschaften dominieren noch grobdetritische Sedimente, innerhalb der Organismenbestände aber nicht mehr als onkoidischer, transportierter Schutt, sondern als autochthoner Bruch von Riffgerüstbildnern. Die Assoziation von *Thecosmilia clathrata* Form B und Paradeningerien ist auf die Riffknospen des Röteland-Riffes beschränkt. Sie wurde im Adneter Riff an keiner Stelle beobachtet.

Bereich VII: *Paradeningeria* - Korallen - Gemeinschaft.

Die Gemeinschaften dieses Bereiches sind durch das Auftreten von zylindrischen Sphinctozoen (*Paradeningeria weyli* und *Paradeningeria alpina*), im Gegensatz zu der vorhergehenden Gemeinschaft aber auch durch das Fehlen von *Thecosmilia clathrata* Form B charakterisiert. Auffallend ist die große Diversität der Formen in den Gemeinschaften dieses Bereiches. So sind neben den Schwämmen, Hydrozoen und Tabulozoen in unterschiedlicher Verteilung auch Korallen (hochwüchsige phaceloide Formen, massive Stockkorallen, zylindrische Einzelkorallen und foliate Stockkorallen) in diesen Gemeinschaften zu finden. Das Sediment ist nur innerhalb der Bereiche mit hochwüchsigen Korallen und Algen-Knollen grobdetritisch, im überwiegenden Teil ist es als homogener, feiner Kalkschlamm ausgebildet.

Bereich VIII: *Paradeningeria* - Gemeinschaft.

Kennzeichnend sind die Dominanz der Paradeningerien und das vollständige Fehlen sowohl der zartwüchsigen *Thecosmilia clathrata* Form B als auch der hochwüchsigen phaceloiden Stockkorallen. Als einzige Korallen kommen seltener *Thamnasteria*, *Montlivaltia* und an einem Fundpunkt auch *Seriastraea* vor. *Paradeningeria*-Gemeinschaften, in Verbindung mit Riffhöhlen, mit *Cheilosporites ti-*



*rolensis*, mit Hydrozoen und Tabulozoen und zahlreichen Sphinctozoen anderer Taxa bestimmen diese Gemeinschaften. Das Sediment dieser Riffareale ist ein überwiegend feinkörniger, homogener Kalkschlamm ohne nennenswerten Anteil an Riffdetritus.

Es lassen sich folgende Gesetzmäßigkeiten im Aufbau des Riffgerüsts des Röteland-Riffkomplexes und in seiner Zonierung durch typische Gemeinschaften von Riffgerüstbildnern erkennen:

1. Die einzelnen großen Riffknospen sind durch Schuttareale und Lumachellen voneinander getrennt: die Riffknospe im nördlichen Bachgraben, die große Knospe im Hangenden des mächtigen Lumachellen-Horizontes und mehrere kleine Knospen, welche der großen, zentral gelegenen im S vorgelagert sind.
2. Innerhalb dieser Riffknospen nehmen die reinen Schuttareale nur einen untergeordneten Raum ein. Dies bedeutet, daß ein zentrales Riffareal aus sehr dicht stehenden Einzelknospen besteht, die sich gegenseitig in ihrem Aufbau beeinflussen.
3. Eine vertikale Sukzession der Riffbildner-Gemeinschaften im Sinne von SIEBER (1937:174) ist nur unklar entwickelt. Nur die Knospe im nördlichen Bachgraben (Kap. 7.1) zeigt 2 bis 3 deutlich vertikale Zonen mit unterschiedlichen Organismen-Gemeinschaften.
4. Die einzelnen Organismengruppen sind ökologischen Gegebenheiten angepaßt und treten in bestimmten Riffarealen auf. Als

wichtigster Ökofaktor nimmt die Wasserenergie Einfluß auf die Verteilung der Sedimente und derjenigen Organismen, welche das Riffgerüst aufbauen. Aus diesem Grunde ist eine horizontale Gruppierung in einzelne Fazies- und Faunen-Bereiche durchführbar. Die laterale Zonierung ist um so ausgeprägter, je stärker die Wasserbewegung auf den Lebensraum Riff einwirkt.

5. So ist an 4 verschiedenen Teilbereichen des Riffgerüsts eine zonare Anordnung der Riffgerüstbildner zu beobachten, die jeweils nach dem gleichen Grundmuster erfolgt (Abb. 10). Am S-Rand der Knospen ist stets ein Areal mit großwüchsigen, buschartigen Korallenbeständen zu finden. Nehmen wir einen Bereich mit stärkerer Wasserbewegung im S bis SW des Riffkörpers auf Grund der überwiegend sparitischen, grobkörnigen Schuttkalke (onkoidische Riffdetritus-Fazies) an, so wird deutlich, daß sich die feinästigen, dendroiden *Thecosmilia clathrata* Form B - Gemeinschaften und im Anschluß an sie die Gemeinschaften der Kalkschwämme, Hydrozoen, Tabulozoen und Einzelkorallen in ihrem Strömungsschatten in weit feinkörnigerem Sediment ansiedelten. An Riffknospen im Riffgebiet von Adnet konnten vergleichbare Zonierungen festgestellt werden (vergl. Kap. 8), außerdem läßt sich auch innerhalb der Foraminiferen-Verteilung eine entsprechende Zonierung aufzeigen (vergl. Kap. 10).

## 8 AUFBAU DER RIFFKNOSPEN DES ADNET-RIFFES - ECOLOGIC CONSTRUCTION OF THE ADNET REEF

## PATCHES

Quantitative field studies at the polished walls and floors of the "Tropfbruch" quarry near Adnet have shown, that altogether 15 different associations of reef building organisms took part in the construction of the framework of the Adnet reef structure.

The central reef area of Adnet is composed of a great number of smaller reef patches (of up to 10 x 5 m), which are completely isolated by furrows filled with oncolitic reeferredritus. The reef patches are characterized

1. by their external shape, which seems to depend on their position within the reef area;
  2. by the content of reef building organisms (kind of frame builders and their degree of diversity);
  3. by the distributional patterns of the frame builders.
- A. In most cases patches with a circular external shape possess a concentric horizontal internal zonation of the reef communities. Their vertical zonation is less developed. Heterotypic communities with the highest diversity are dominating within these polymict reef patches. The patches are concentrated in the center of the reef area (floor A, wall F).
- B. Patches with a lenslike external shape normally show a linear horizontal internal zonation. The reef communities form rows parallel to each other as well as to the margin of the reef patches. The vertical zonation is very distinct, often a transgressive interfingering with reef-detrital sediments can be seen. The diversity of frame builders is rather low. Homotypic communities prevail over heterotypic communities within these patches. They are found mostly in the outer part of the reef center (floor B, floor D, wall E and G).

The internal zonation of the reef patches gives information about the ecology of the different reef organisms. The large bushlike coral colonies prefer the zones of highest water agitation, whereas the more protected areas of the patches are occupied by the highly diverse fauna of calcisponges, hydrozoans

and solitary corals (compare chapter 7).

The distributional pattern of the different reef patches of Adnet is the base for the interpretation of the central reef area (figs. 22 and 23).

Im Adnetter Riffkomplex ist im Gegensatz zur Riffstruktur der Rötelswand nur der obere Entwicklungsabschnitt der Beobachtung zugänglich. Die einzelnen, in der Regel komplex strukturierten und zum Zentrum der Riffentwicklung hin sich verdichtenden Riffknospen liegen in einem sie allseitig umhüllenden Schuttareal.

Im Tropfbruch bei Adnet sind der Kern eines größeren, heterogen aufgebauten Fleckenriffes (patch reef) und seine Übergänge in eine arenitische Riffschuttfazies freigelegt und, verursacht durch die intensiven Steinbrucharbeiten in den letzten Jahrhunderten (vergl. KIESLINGER, 1964), zu einem Großteil schon abgetragen.

Die Zusammensetzung der Faunen-Gemeinschaften und ihre räumliche Anordnung weisen in verschiedenen Arealen spezifische Unterschiede auf. Dies legt die Vermutung nahe, daß im Tropfbruch verschiedene Zonen des zentralen Riffbereiches, d.h. einzelne, voneinander differierende Riffknospen abgeschlossen sind. Es werden im folgenden zeitlich gleiche und verschieden alte Abschnitte der Riffstruktur miteinander verglichen.

Als Kriterien für die Erkennung einer Riffknospe im Gelände gelten:

1. die relative Besiedlungsdichte der Riffbildner im Vergleich zur Umgebung mit einem größeren Anteil an Riffschutt;
2. der zonare Aufbau innerhalb der Riffknospe (dieser ist nur bei größeren Riffknospen gegeben);
3. die biogene Anlagerung der Riffbildner

untereinander und durch Sekundärsiedler.

## 8.1 QUANTITATIVE ANALYSE VERSCHIEDENER ASSOZIATIONEN VON RIFFGERÜSTBILDNERN IM GELÄNDE

Im Tropfbruch bei Adnet wurde eine Anzahl von charakteristischen, bereits im Gelände erkennbaren Organismen-Gruppierungen quantitativ im Detail untersucht. Zur quantitativen Analyse diente ein Zählnetz von 40 x 40 cm mit insgesamt 289 Zählpunkten. Diese Auszählungen betrafen sowohl die Tropfwand (TW) als auch die im nordöstlichen Teil des Tropfbruches aufgeschlossene Spaltenwand (SpW), benannt nach einer breiten, mit Lias-Sedimenten gefüllten Spalte im Riffkalk (Taf. 1/2-3).

Das Verhältnis von Organismen zur Matrix einschließlich der Hohlräume ist abhängig von der Lage des ausgezählten Areales im Riffkörper:

	Matrix	Hohlräume	Organismen
1. Bereich des organisch gewachsenen Riffes	35 %	7 %	58 %
2. Bereich des Riffschutttes	62 %	0,5 %	37,5 %

Tabelle 11 zeigt die im Gelände erkennbare, qualitative Zusammensetzung und quantitative Verteilung der am Riffbau beteiligten Organismen in den einzelnen Assoziationen. Insgesamt wurden 29 räumlich voneinander getrennte Gemeinschaften ausgezählt und auf Grund ähnlicher Organismenzusammensetzungen in 14 bzw. 15 Assoziationen zusammengeschlossen. Ausgenommen die Assoziation VII liegen alle ausgezählten Gemeinschaften im Bereich des organisch gewachsenen Riffgerüstes.

### Assoziation I

Homotypische *Thecosmilia clathrata* Form A - Gemeinschaft; mehrere Kolonien wachsen übereinander und bilden größere Riffknospen. An-

dere Riffbildner fehlen. Der Anteil der Thecosmilien beträgt über 50 %, Hohlräume sind wegen des stark buschigen Wachstums der Kolonien und der dicht stehenden Koralliten, die ein Eindringen des Sedimentes verhindern, sehr häufig. (SpW).

### Assoziation II

Homotypische *Thecosmilia clathrata* Form A - Gemeinschaft; lockere Thecosmilien-Bestände, keine größeren Riffknospen bildend. Der Anteil der Thecosmilien ist unter 50 % gesunken. Hohlräume sind infolge des größeren Abstandes der Koralliten seltener. (TW).

### Assoziation III

Umgestürzte *Thecosmilia clathrata* Form A - Kolonien in arenitischem Riffdetrituskalk. Hohlräume fehlen auch innerhalb der Kolonien, die Matrix erreicht 62 %. (TW).

### Assoziation IV

Homotypische *Thecosmilia clathrata* Form B - Gemeinschaft; die Kolonien erstellen durch intensives Vertikal- und Flächenwachstum einechtes Korallendickicht. Typisch ist für diese Gemeinschaft das Auftreten von zahlreichen kleinen Brachiopoden zwischen den Koralliten. Der Anteil der Korallen liegt unter 50 %, derjenige der Hohlräume ist, bedingt durch die starke Verzweigung der Koralliten, mit 5 % relativ hoch. (TW).

### Assoziation V

*Thecosmilia clathrata* Form B - *Thamnasteria rectilamellosa* - Gemeinschaft. Zu dieser Gemeinschaft kann in unterschiedlicher Häufigkeit *Thecosmilia clathrata* Form A hinzutreten. Das Erscheinen dieser Art ist stets mit dem Vorkommen zahlreicher, mit gelbem Internsediment und Kalzitcement gefüllter Hohlräume verbunden (bis zu 24 % können die Hohlräume einnehmen). (TW).

### Assoziation VI

*Thecosmilia clathrata* Form B - *Astraeomorpha confusa* - Gemeinschaft. In Ausnahmen kann *Thecosmilia clathrata* Form A hinzutreten. Ein hoher Anteil an Matrix und Hohlräumen kennzeichnen diese Gemeinschaften. Das Sediment ist wie in den Assoziationen IV und V stets ein roter bis grüner, mikrofossilreicher Kalkschlamm (MF-Typ I/D). (TW).

	I		II		III		IV		V		VI		VII		VIII		IX		X		XI		XII		XIII		XIV		XV											
	2	3	4	4	4	4	4	4	5	6	6	6	7	7	7	7	8	9	9	9	10	11	11	12	13	13	14	14	15											
Matrix	41	32	44	44	57	56	63	54	56	62	57	44	60	64	76	73	69	50	73	69	57	35	39	51	31	59	31	19												
Hohlräume	6	9	6	6	2	3	7	5	3	7	24	8	1	1	x	2	2	x	x	x	5	9	7	17	4	2														
Thecosmilia-Bruch														18	20	7	6	2	24	3										4										
Thec. clathr. Typ A	53	59	50	50	41	41	37				45	x			5	1						3	12	9	6	1	1	21												
Thec. clathr. Typ B							42	38	35	31	14	19				2						20	3			14														
Thec. clathr. Typ C																																								
Thamnasteria										5	2						11	4	2	30	x			1																
Montlivaltia norica																																								
Montl. aff. norica																																								
Korallen div. sp.																																								
Colospongia sp. I																																								
Paradeningeria																																								
Hydrozoen																																								
Tabulozoen/Bryozoen																																								
Matrix m. Desyclad.																																								
Solenop. u. Astraeom.																																								
Schalen (Brach.+Lam.)																																								
Gastropoden																																								
Megalodonten																																								
Algenkrusten																																								

Tab. 11: Riffbildner-Assoziationen im Adnet-Riff. Prozentwerte, ermittelt durch Punktzählverfahren. Associations (I-XV) of reef-building organisms in the Adnet reef, %, point-counter data.

Assoziation VII

Onkoidischer Riffschuttkalk: Der Anteil der Matrix, zu welcher die arenitische Fraktion des Riffdetritus hinzugerechnet wird, beträgt weit über 60%. Ruditischer (d.h. erkennbarer) Riffschutt besteht überwiegend aus Bruch von *Thecosmilia clathrata* Form A. Von Bedeutung sind ferner Bruch von *Astraeomorpha* und Solenoporaceen-Knollen (im Gelände schwer zu unterscheiden), vereinzelt Megalodontiden und die nur in dieser Fazies auftretende kleinwüchsige Form *Thecosmilia clathrata* Form C. (TW).

Assoziation VIII

Riffgemeinschaft an der Basis der *Thecosmilia clathrata* Form A-Kolonien (Tropfwand, Taf.1/2, Abb.15). Die Kolonien siedeln auf kalkarenitischem Substrat (vgl. Assoziation VII). In geschützten Riffhöhlen seitlich unterhalb der Korallenstöcke wachsen Hydrozoen-Kolonien (*Spongiomorpha aeyclia*), an der Spaltenwand auch Sphinctozoen-Kolonien (z.B. *Cryptocoelia?* sp. 1, Taf.21/1-2), (TW).

Assoziation IX

Riffaschenfüllungen zwischen *Thecosmilia clathrata* Form A - Kolonien (Tropfwand). Diese Gemeinschaft ist durch einen großen Formenreichtum ausgezeichnet, wobei es sich aller Wahrscheinlichkeit nach nicht um autochthone Assoziationen, sondern aller Wahrscheinlichkeit nach um eingeschwemmte Organismen handelt, die in Riffkanälen ("grooves") zusammengespült worden waren. Hoch ist der Anteil an Matrix und an rosa "Mikritwolken" mit massenhaft auftretenden Dasycladaceen. (TW).

Assoziation X

*Thamnasteria rectilamellosa*-Gemeinschaft. Diese Gemeinschaft ähnelt derjenigen von Gruppe IX, jedoch dominieren die Thamnasterien und die begleitenden Organismengruppen sind mit geringerem Volumenanteil beteiligt. (TW).

Assoziation XI

Kleinbiotope, bestehend aus Korallenstücken (*Thecosmilia clathrata* Form A und Form

B), Feinschuttkalken und Riffhöhlen (vgl. Taf.21/1-2). Es sind zwei Matrix-Typen vertreten, ein aus aufgearbeitetem Riffmaterial bestehender Feinschuttkalk und ein feinstkörniger, homogener und auf die Riffhöhlen beschränkter Kalkschlamm (Verhältnis der beiden zueinander wie 3:1). (SpW).

Assoziation XII

*Montlivaltia norica*-Gemeinschaft. Charakteristisch sind großwüchsige, in Gruppen stehende Montlivaltinen, in der Regel von Tabulozoen umwachsen. Begleitende Formen sind Hydrozoen (*Disjectopora*) und Paradeningerien. Der prozentuale Anteil an Hohlräumen variiert zwischen 7 und 17% (SpW).

Assoziation XIII

*Colospongia* sp. 1 - Gemeinschaft. Die Matrix läßt zwei Typen erkennen (Feinschutt und homogenen Kalkschlamm), wobei die Colospongien mit starker biogenen Anlagerung meist in feinem Kalkschlamm, diejenigen mit fehlender Inkrustierung dagegen bevorzugt in arenitischen Riffdetrituskalken auftreten. (SpW).

Assoziation XIV

*Paradeningeria-Disjectopora* - Gemeinschaft. Der Anteil der stets feinkörnigen Matrix ist mit 31% gering, ebenso derjenige der Hohlräume. Dominierende Formen sind Kalkschwämme (*Paradeningeria*) und Hydrozoen (*Disjectopora*), hinzu treten Tabulozoen. (SpW).

Assoziation XV

Riffaschen-Gemeinschaft mit *Peronidella* sp. und Massenreicherungen von Dasycladaceen (*Diplopora adnetensis* FLÜGEL) zwischen großwüchsigen Kolonien von *Thecosmilia clathrata* Form A (Assoziation I). Starke Inkrustierung durch Problematikum A OHLEN. (SpW).

Die in Tabelle 11 dargestellten, durch Auszählung ermittelten Werte über die quantitative Zusammensetzung der Organismen in den Riffknospen des Adnet-Riffes stimmen grundsätzlich mit den Ergebnissen über die qualitative Analyse der Riffgemeinschaften

im Rötelwand-Riff überein. Es sei aber vorausgeschickt (vgl. Kap. 12), daß die Riff-Fauna des Adnet-Riffes formenärmer ist und das Riffgerüst zu einem wesentlichen Teil durch *Thecosmilia clathrata* Form A getragen wird, - eine Art, die im Rötelwand-Riff nahezu vollständig fehlt und nur bedingt durch die ebenfalls phaceloide Stockkoralle *Thecosmilia cyclica* in ihrer Eigenschaft als Gerüstbildner ersetzt wird.

Ein Vergleich der Assoziationen I, II, III und VII zeigt, daß sich innerhalb gleichartig zusammengesetzter Riffgemeinschaften (in diesem Fall der *Thecosmilia clathrata* Form A - Gemeinschaften) das Verhältnis von ihrer Lage im Riffkörper ändert. Mit der Volumenzunahme des Sediments (der "Matrix") ist eine gleichzeitige Abnahme der Organismendichte und der primären Riffhöhlräume korreliert. Dichte, durch intensives Vertikalwachstum ausgezeichnete Knospen (im Beispiel die Assoziation I) zeigen dicht stehende Koralliten mit viel zementierten Hohlräumen und wenig Sediment zwischen ihnen, während peripher gelegene Kolonien (Assoziation III und IV) weiter stehende Koralliten besitzen, so daß der Volumenanteil des Sedimentes zwischen ihnen zunimmt und Hohlräume vollständig fehlen.

Die quantitative Analyse zeigt ferner, daß phaceloide Stockformen (z.B. *Thecosmilia clathrata* Form A, Assoziation I) ein dichteres Riffgerüst zu bauen befähigt sind als vergleichsweise feinästige, stark dendroide Kolonietypen (*Thecosmilia clathrata* Form B, Assoziation IV). Damit besitzen die phaceloiden, großwüchsigen Korallenstöcke eine größere Wellenresistenz als die dendroiden, kleinwüchsigen Formen.

Eine auffallende Erscheinung ist in allen Riffknospen der hohe prozentuale Volumenanteil der Matrix. Er unterschreitet auch in dichtest besiedelten Biotopen nicht 30% und liegt innerhalb der Riffknospen meist zwischen 40 und 60%. In den Schuttkalken zwischen den Knospen (Assoziation VII) steigt der Matrix-Anteil sogar auf über 60% an, wobei im Rahmen der Geländeaufnahme

unter dem Begriff "Matrix" alles Sediment mit Korngrößen des Detritus kleiner als rund 1 cm verstanden wurde (ab dieser Größe waren die Komponenten an den Steinbruchwänden identifizierbar).

Auf den hohen Gehalt an Riffschutt in obertriadischen Riffen weisen bereits FLÜGEL & FLÜGEL-KAHLER (1963:94) hin, die den Zentralteil des Sauwand-Riffes als einen "riesigen Schutthaufen" beschreiben, in welchem aber "die große Zahl der Konzentrationen von Riffbildnern in ihrer Gesamtheit die Schaffung eines echten Riffes - eine "wave-resistant structure" im Sinne von LOWENSTAM (1950) - bewirkte". Nach ZANKL (1969:67) nimmt der Riffschutt sogar einen Volumenanteil von 90% im zentralen Riffareal des Hohen Gölls ein. Die Schuttkalke umhüllen nicht nur die einzelnen Riffknospen und ertränken diese unter dem von ihnen selbst produzierten Detritus, sondern sie gelangen auch als "Matrix" zwischen und innerhalb der Kolonien zur Ablagerung. In den Riffknospen des Hohen Gölls (ZANKL, 1969:58-59) liegt der Anteil der "Matrix" zwischen 30 und 55% (Mittelwert bei 43,4%) und somit etwas niedriger als in den Riffknospen des Adnet-Riffes (Mittelwert 50%). Diese Differenz mag durch die größere Exposition der Dachsteinriffe erklärbar sein und wird durch Fehler bei Auszählung verstärkt.

Korallen-Gemeinschaften besitzen eine weitaus geringere Diversität als Kalkschwamm- und Hydrozoen-Gemeinschaften. Wie später gezeigt werden soll (vgl. Kap. 9), sind die Kalkschwamm- und Hydrozoen-Gemeinschaften zusätzlich zu der Vielzahl der auftretenden Riffgerüstbildner durch eine verstärkte Sekundärsiedlung gekennzeichnet. Hierdurch wird der wahre Volumenanteil der Matrix in den Assoziationen XI bis XV sicherlich noch etwa unterhalb des angegebenen Wertes liegen.

Tropfwand und Spaltenwand zeigen eine gänzlich qualitativ und quantitativ unterschiedene Organismenzusammensetzung in den Riffknospen und Teilbiotopen (vgl. Abb.15

und Abb 16). Die Spaltenwand als Kern des zentralen Riffareals läßt erkennen:

1. reine *Thecosmilia clathrata* Form A - Bestände mit überaus dichtem Vertikalwachstum der einzelnen Kolonien, und
2. eine Fülle verschiedener Organismengemeinschaften in den Teilbiotopen, die jeweils durch eine oder auch zwei dominierende Formen charakterisiert sind.

Die Tropfwand ist an der Peripherie des zentralen Riffbereiches gelegen. Sie ist durch monotone, aus wenigen Korallenarten aufgebauten Riffknospen charakterisiert, in welchen es zu keiner Differenzierung in Kleinbiotope kommt. Die Assoziation II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX und X bilden die Bestände randlich gelegener Riffknospen, während die Assoziationen I (als tragendes Element der Riffstruktur) und die Gruppen XI, XII, XIII, XIV und XV den zentral gelegenen Riffknospen angehören.

## 8.2 DARSTELLUNG DER EINZELNEN STEINBRUCHSOHLEN UND -WÄNDE DES TROPFBROCHES BEI ADNET


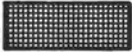


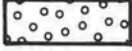




Bei der Betrachtung eines rezenten Rifffes haben wir es - geologisch gesehen - stets mit einer Momentaufnahme, also einem zeitlich sehr eng begrenzten Ausschnitt einer Riffentwicklung zu tun. Eine vergleichbare Situation liegt im Tropfbruch vor, in welchem einzelne Riffknospen durch Steinbruchsohlen freigelegt und in einer Zeitebene angeschnitten werden (Abb. 11 bis 15). Die Steinbruchwände hingegen geben zusätzlich Aufschluß über die Entwicklung der Knospen in der Zeit (Abb. 15 bis 20). Da die Steinbruchsohlen des Tropfbruches in einem sehr viel schlechteren Erhaltungszustand waren als die senkrechten Wände, und der Versuch einer quantitativen Analyse einzelner Riffareale hier zu extrem hohen Fehlerquoten führte, wurde nur eine qualitative Bestandsaufnahme der Riff-Fauna auf einigen ausgewählten

Steinbruchsohlen vorgenommen. Es wurden dabei nicht nur die gleichen Riffgemeinschaften wiedergefunden, die in Tab. 11 quantitativ ausgewertet worden waren, sondern es zeigte sich zudem eine Gesetzmäßigkeit sowohl in der Anordnung der Riffknospen im zentralen Riffareal als auch in ihrer horizontalen Zonierung in einzelne Riffgemeinschaften. Diese Gemeinschaften sollen den in Tab. 11 aufgeführten Assoziationen zugeordnet werden.

### 8.2.1 STEINBRUCHSOHLEN A (untere nördliche Sohle, Abb. 12)

Charakteristisch für diese Knospe ist der zonare, halbkreisförmige Aufbau, in welchem sich folgende Gesetzmäßigkeiten erkennen lassen:

1. Große, grobkelchige, phaceloide Kolonien von *Thecosmilia clathrata* Form A bilden einen Wall am Außenrand der Riffknospe, welcher dem herrschenden Wasserdruck standhalten konnte. Das Wachstum der Kolonien erfolgte radial nach außen (Abb. 24, linkes Diagramm). Assoziationen II bis I.
2. Außerhalb der Riffknospe sind im Vorfeld der großen Korallenstöcke überwiegend umkrustete, grobkörnige Riffdetrituskalke anzutreffen. Assoziation VII.
3. Hinter dem Wall aus großen *Thecosmilia*-Kolonien befindet sich ein geschützter Lebensraum, in welchem zunächst größere, zusammengesetzte Kolonien von *Thecosmilia clathrata* Form B (Assoziation IV) und hinter ihnen in absolut geschützten Arealen eine Faunen-Gemeinschaft aus kleinen Sphinctozoen (*Paradeningeria*), Hydrozoen (*Disjectopora*) und Tabulozoen gedeihen konnte (Assoziation XIV). Die feinästigen, stark verzweigten Stöcke von *Thecosmilia clathrata* Form B bildeten vermutlich ein flaches, aber dichtes Gestrüpp, dessen bevorzugt radial-divergierende Wuchsrichtung auf zirkulierende Strömungen im Bereich hinter dem Wall der hochwüchsigen, buschartigen Korallenkolonien am Knospenrand schließen läßt.
4. Auffälligerweise treten die großen Hohl-

-  **Thecosmilia clathrata, Form A, große Kolonien**
-  **Thecosmilia clathrata, Form A, Reihen**
-  **Thecosmilia clathrata, Form B**
-  **Gemeinschaft aus Thecosmilia clathrata, Form A und B**
-  **Einzelkorallen - Gemeinschaft zwischen Thecosmilia - Reihen**
-  **Seriastraea multiphylla - Gemeinschaft**
-  **Kalkschwamm - Astreaomorpha - Einzelkorallen - Hydrozoen - Gemeinschaft mit Riffschutt**
-  **Paradeningeria - Disjectopora - Tabulozoen - Gemeinschaft**
-  **Riffschuttkalk zwischen Riffknospen**

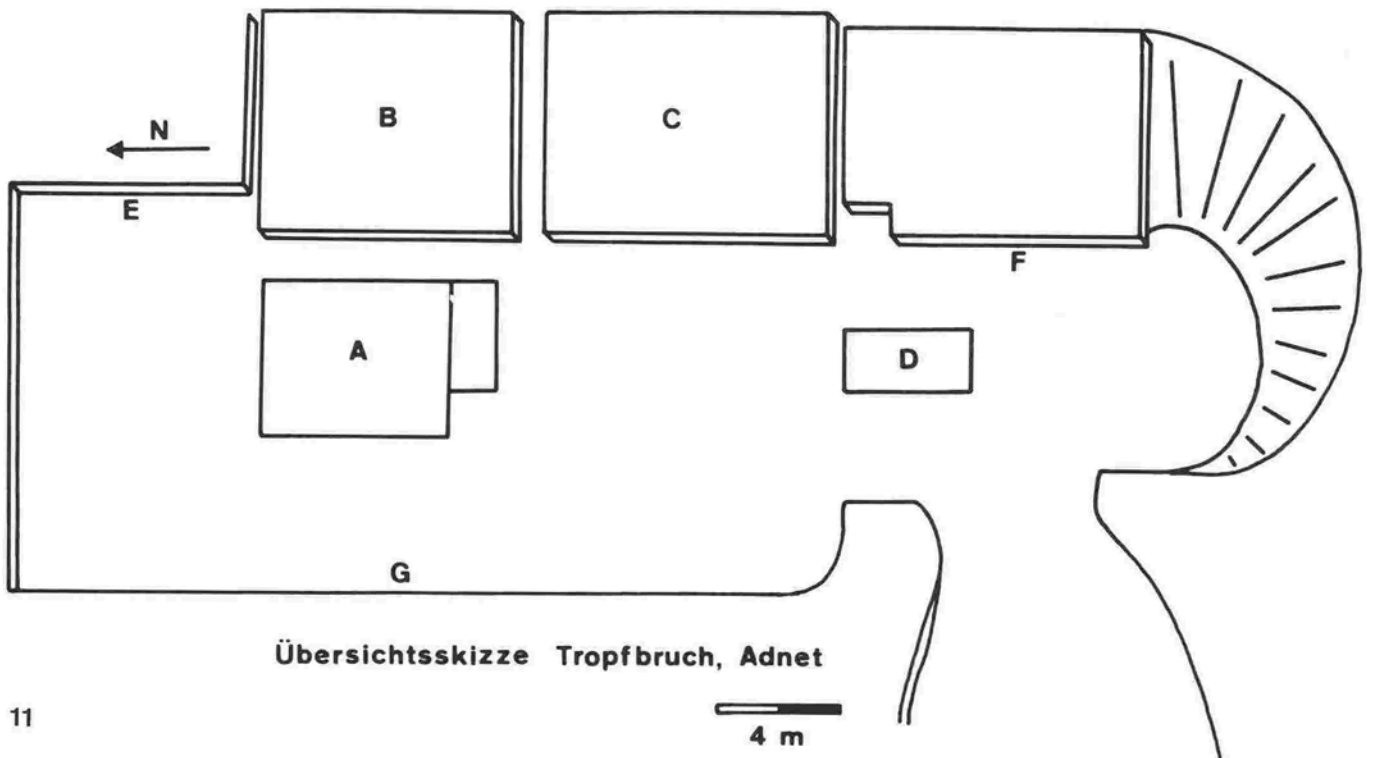
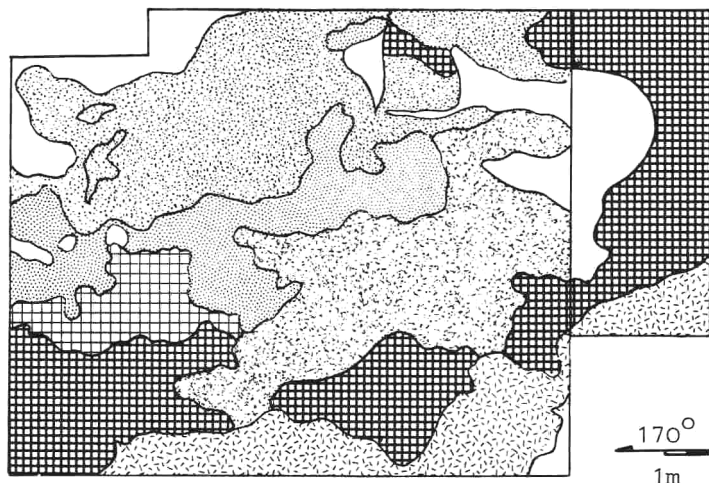


Abb. 11: Übersicht über die Lage der beschriebenen Steinbruchsohlen und -wände im Tropfbruch Adnet. Signaturerklärung für die Abb. 12-15.

Outline map of the described quarries (floors and walls of the "Tropfbruch" Adnet). Explanation of the signature of fig. 12-15.

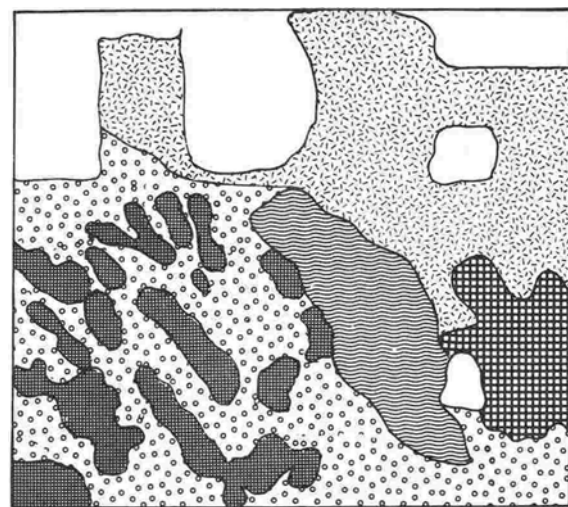




12 Sohle A

Abb. 12: Steinbruchsohle A, Tropfbruch, Adnet. Anlage der einzelnen Riffbildner-Gemeinschaften in einem Halbkreis. Die hochwüchsigen Korallen-Gemeinschaften besiedelten den Riffknospenrand, während die Hydrozoen/Kalkschwamm-Gemeinschaften im inneren Teil der Knospe dominieren.

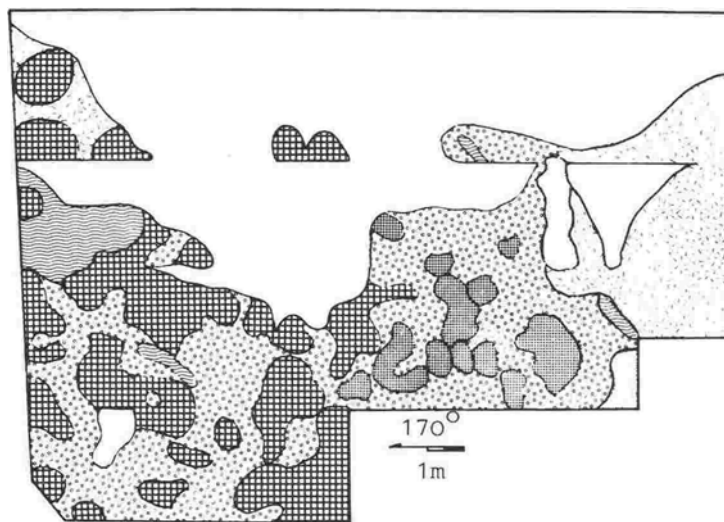
Quarry floor A, "Tropfbruch" Adnet. Distribution of the distinct reef-communities within a semicircular pattern. The large coral communities occupied the margin of the reef patch, while the hydrozoans/clacisponges-communities dominate within the inner part of the patch.



13 Sohle B

Abb. 13: Steinbruchsohle B, Tropfbruch, Adnet. Anlage der Riffbildner-Gemeinschaften in untereinander und zur Riffknospenkante parallelen Reihen.

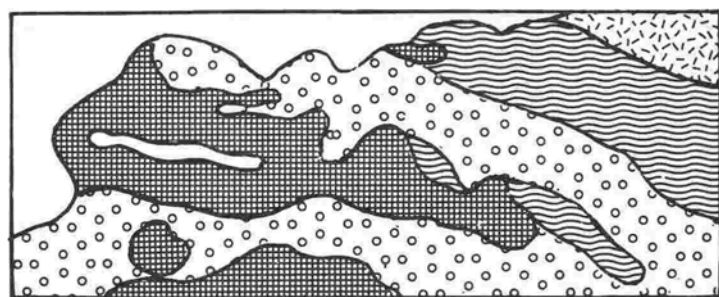
Quarry floor B, "Tropfbruch" Adnet. The reef communities occur in parallel rows and parallel to the margin of the lenselike reef patches.



14 Sohle C

Abb. 14: Steinbruchsohle C, Tropfbruch, Adnet. Anordnung der einzelnen Riffbildner-Gemeinschaften ohne erkennbare Symmetrie. Verzahnung der Riffknospe mit Riffschuttkalken im SE. Teil der Steinbruchsohle.

Quarry floor C, "Tropfbruch" Adnet. Distribution of the reef communities without any recognizable symmetry. Interfingering of the reef patch with reefdetrital sediments in the southeastern part of the quarry floor.



15 Sohle D

Abb. 15: Steinbruchsohle D, Tropfbruch, Adnet. Wie auf Steinbruchsohle B Anordnung der Gemeinschaften in parallelen Reihen, wobei die Orientierung der beiden Riffknospen übereinstimmt.

Quarry floor D, "Tropfbruch" Adnet. The communities are arranged in parallel rows similar to floor B (fig.12). Both reef patches show the same orientation.

räume mit Zementsäumen und sedimentärer Füllung (es handelt sich um ein primäres, durch Lösung erweitertes Grotten-system) besonders gehäuft in denjenigen am stärksten geschützten Bereichen innerhalb der Riffknospe auf, die den Biotop für Kalkschwämme, Hydrozoen und Tabulozoen darstellen. Offensichtlich kann ein Grotten-system nur dort entstehen, wo intensivste biogene Anlagerung ein massives Riffgerüst produziert, in dem alle Riffbildner in nahezu vollständigem Kontakt zueinander stehen. Diese Situation ist mit derjenigen rezenter Korallenriffe vergleichbar, in welchen bevorzugt die Riffkante durch stärkstes Korallenwachstum und gleichzeitige Destruktion und damit durch die Ausbildung ausgedehnter Grotten-systeme gekennzeichnet ist. Diese extreme biogene Anlagerung durch die Rifforganismen selbst und durch ihren Sekundärbewuchs ist in den Oberröhren-Riffen aber gerade in den Kalkschwamm-Hydrozoen-Tabulozoen- und Einzelkorallen-Gemeinschaften gegeben, nicht aber in den randlich gelegenen und durch Schuttkanäle voneinander getrennten Knospenbuschiger Korallenstöcke. Auch im Röteland-Riff sind die Riffhöhlen auf die Schwamm-Hydrozoen-Gemeinschaften konzentriert.

#### 8.2.2 STEINBRUCHSOHLE B (obere nördliche Sohle, Abb. 13)

Während die auch äußerlich runde Riffknospe A einen halbkreisförmigen inneren Aufbau zeigt, ist diese Riffknospe durch eine gestreckte äußere Gestalt und eine mit ihr verbundene interne Parallel-Zonierung charakterisiert.

1. Die Anordnung relativ kleinwüchsiger Kolonien von *Thecosmilia clathrata* Form A erfolgt in parallel zueinander verlaufenden Reihen. Die Kolonien stehen in seitlichem Zusammenhang und streichen mit 10 bis 30 Grad NNE/SSW, ihre Wuchsrichtung weist nach ESE (Abb. 24, rechtes Diagramm). Assoziation II.

2. Hierdurch kommt es zur Ausbildung schmaler Wannen zwischen diesen Stockreihen, welche den Lebensraum für Einzelkorallen (meist sind es die kleinwüchsigen, einfach gegabelten und umgestürzten Kelche von *Montlivaltia cf. reussi*) und große, flach auf dem Sediment kriechende Kalkschwämme (*Colospongia* sp. 2) bilden. Auffallend sind die häufigen Gastropodenansammlungen in diesen geschützten Rinnen (Taf.6/1-2).
3. Die Anordnung aller weiteren Riffbildner (*Seriastraea multiphylla*, *Paradeningerien* und vereinzelt daran anschließend auch Kolonien von *Thecosmilia clathrata* Form B, äußerst selten auch *Pinacophyllum* sp, 1) im Vorfeld im ESE der Thecosmilien-Reihen erfolgt parallel zu diesem mit dem gleichen Streichen von 10 bis 30 Grad.
4. Die einheitliche Anordnung der Riffbildner in dieser Riffknospe läßt eine riffparallele, SSW-ENE streichende Riffströmung in diesem Bereich vermuten.
5. Gleichzeitig scheint der Zustrom von Frischwasser (möglicherweise Welleneinwirkung) aber auch von E bis SE her erfolgt zu sein, da die Wuchsrichtung von *Thecosmilia* und *Seriastraea* in diese Richtung weist, in der sich auch die onkoidische Riffschuttfazies anschließt (Taf.2/1-2).

#### 8.2.3 STEINBRUCHSOHLE C (obere südliche Sohle, Abb. 14)

Im Gegensatz zu den beiden soeben beschriebenen Steinbruchsohlen zeigt der auf dieser Sohle der Beobachtung zugängliche Bereich keine deutliche, gesetzmäßige Anordnung oder gar Zonierung der Riffbildner.

Einzelne, unterschiedlich große Kolonien von *Thecosmilia clathrata* Form A sind regellos angeordnet. Das Wachstum isoliert liegender Stöcke erfolgt radial-divergierend von Stockzentrum aus nach außen (Abb. 25). Die etwas tiefer liegenden Bereiche zwischen diesen buschartigen Kolonien werden in der Hauptsache von Einzelkorallen (meist *Montlivaltia cf. reussi*, seltener *Montlivaltia*

*norica*) und flach inkrustierte Sphinctozoen (*Colospongia* sp.2) besiedelt. In Riff-taschen sind Anreicherungen von Gastropoden und seltener auch Lamellibranchiaten zu beobachten. Seltener treten *Astraeomorpha*-Kolonien, kleine Kolonien von *Thecosmilia clathrata* Form B und *Seriastraea multiphylla* auf; ihr Vorkommen ist auf den SE-Teil der aufgeschlossenen Steinbruchsohle konzentriert. Weiter im SE schließt wiederum wie auf Sohle B die Riffschuttfazies an.

Bedingt durch einen Gesteinsschnitt senkrecht zur Steinbruchsohle C ist auf ihrer N-Seite ein Einblick in das vertikale Wachstum der Riffknospe gegeben (Abb. 18). Die Basis bildet eine massive Riffknospe, welche sich aus zahlreichen, aufeinander wachsenden Kolonien von *Thecosmilia clathrata* Form A aufbaut (Assoziation I); die Wuchsrichtung der einzelnen Kolonien zeigt eine Tendenz nach W. Zwischen den Thecosmilien-Stöcken lebte in geschützten Kleinhöhlen *Montlivaltia norica* mit der für diese Koralle typischen Begleitfauna (Assoziation XII). Über einer scharfen Linie (?Lösungsfläche) folgen im Hangenden hellrosa gefärbte Kalke mit *Montlivaltia* cf. *reussi*, zahlreichen Gastropoden und im Dünnschliff erkennbaren *Diplopore adnetensis* in wolkenartigen Anreicherungen. Hierüber liegt ein Horizont mit kleineren Korallen der dendroiden Form *Thecosmilia clathrata* Form B und der massiv-dendroiden Form *Astraeomorpha confusa* (Assoziation V und VI). Angeschnitten an einer Lösungsfläche (vgl. Tropfwand Abb. 16 und Taf.5/2) liegt der Riffknospe transgressiv in Hangenden grober, onkoidischer Riffdetrituskalk auf.

#### 8.2.4 STEINBRUCHSOHLE D (untere südliche Sohle, Abb. 15)

1. Wie bei Sohle B beschrieben, sind in dieser Riffknospe ebenfalls die kleinen, in ihrer Längsachse gestreckten und zusammenhängenden Kolonien von *Thecosmilia clathrata* Form A in mit 10 bis 30 Grad streichenden Reihen angeordnet.

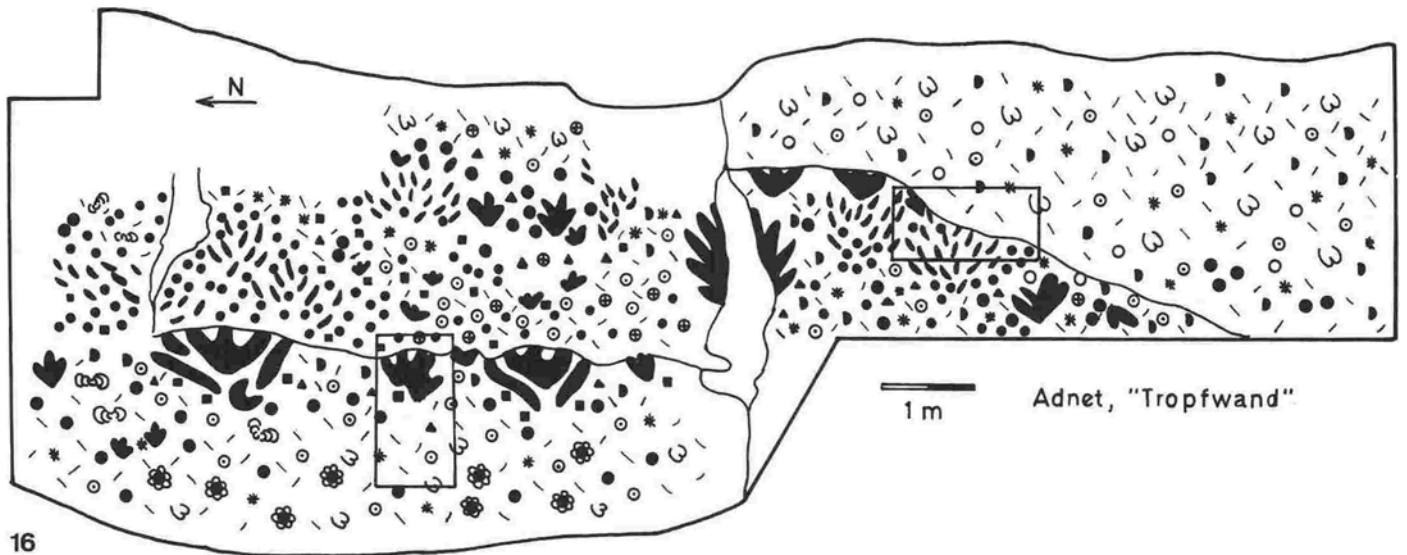
2. Ihre Hauptwuchsrichtung weist ebenfalls nach E bis ESE und die wannenartigen Vertiefungen zwischen den Reihen wurden von Einzelkorallen (*Montlivaltia* cf. *reussi*, selten *Montlivaltianorica*) besiedelt.
3. In gleicher Weise folgt auf die letzte *Thecosmilia*-Reihe eine Serie mit parallel zum Rand der Riffknospe angeordneten *Seriastraea multiphylla* und kleinen Sphinctozoen (*Paradenigeria*) in rötlichen Sedimenten.
4. Im E schließt sodann ein grauer, grober Riffschuttkalk an, wie er auch noch im unteren Teil der darüber folgenden Tropfwand anzutreffen ist.
5. Die beiden Riffknospen der Steinbruchsohlen B und D entsprechen sich nahezu vollständig in ihrem zonaren Aufbau, obwohl sie etwa 20 bis 25 m auseinander liegen und zwischen beiden Knospen eine Zeitspanne liegt, die einem Riffwachstum von rund 10 m entspricht.

Im Gegensatz zu den Steinbruchsohlen, die jeweils ein Entwicklungsstadium einer Riffknospe anschneiden, kann an den Steinbruchwänden ihre Entwicklung in einem Zeitabschnitt studiert werden. Hierfür waren die Spaltenwand und die Tropfwand besonders geeignet, außerdem standen zwei weitere kleine, im NW-Teil des Tropfbruches und im Weißen Bruch gelegene Riffknospen zur Verfügung.

#### 8.2.5 TROPFWAND / TROPFBRUCH (Riffknospe E, Abb. 16)

Die Tropfwand läßt sich in vier vertikal übereinander folgende Biofazies-Bereiche untergliedern:

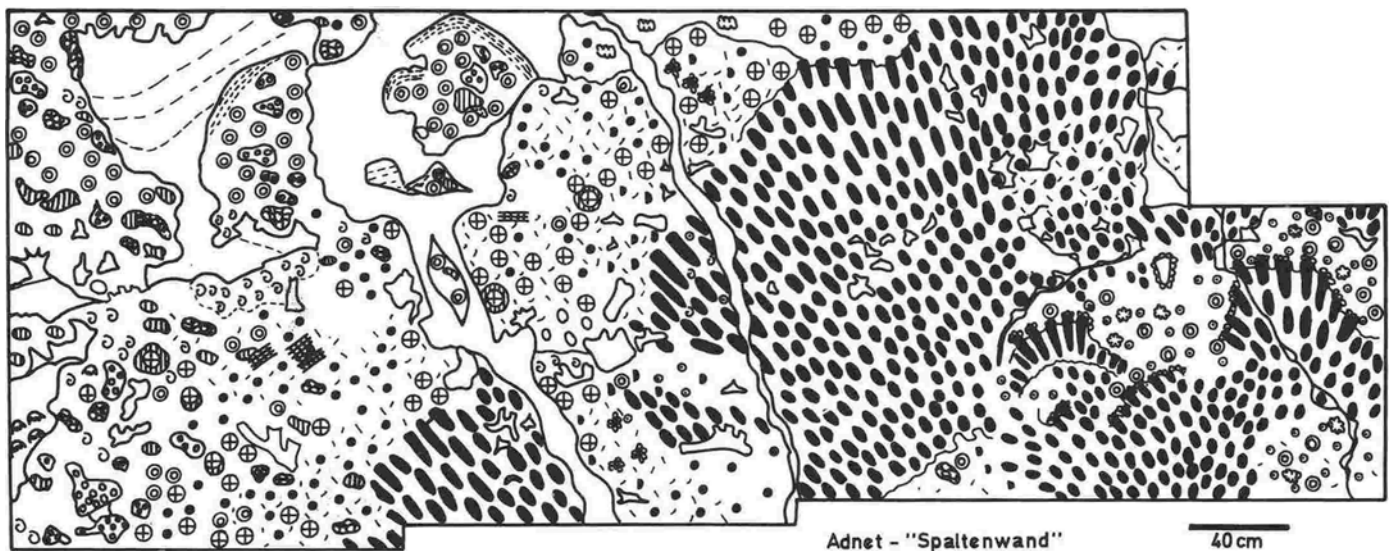
1. Der basale Teil ist als stark onkoidischer Riffdetrituskalk ausgebildet, welcher an die Riffschuttkalke der Sohle D anschließt.
2. Diese groben Detrituskalke bilden den Siedlungsgrund für einzelne, isoliert stehende Kolonien von *Thecosmilia clathrata* Form A (Assoziation II), zum Teil vergesellschaftet mit knolligen Hydrozoen (*Spongiomorpha acyclica*) und flach inkrustierten *Colospongia* sp. 1 (Assoziation VIII). In Wannsen zwischen diesen Kolonien wurden



16

Abb. 16: Riffknospe E, Tropfwand, Adnet. Vertikaler Schnitt durch den randlichen Bereich des zentralen Riffareales. Verzahnung der Riffknospe mit onkoidischem Riffdetritus.

Reef patch E, "Tropfwand", Adnet. Vertical section through the marginal part of the central reef area. Interfingering of the reef patch with oncolitic reef-detritus.



17

Abb. 17: Riffknospe F, Spaltenwand, Adnet. Vertikaler Schnitt durch den zentralen Teil einer großen Riffknospe. Große Kolonien von *Thecosmilia clathrata* Form A schließen einen geschützten Bereich mit einer vielfältigen Lebensgemeinschaft zwischen sich ein. Im Zentrum durchsetzt eine große Lias-Spalte die Wand.

Reef patch F, "Spaltenwand", Adnet. Vertical section through the central part of the great reef patch. Large colonies of *Thecosmilia clathrata* form A enclose a protected area occupied by a very high diverse community. A large fissure of Liassic age cuts through the center of the quarry wall.

verschiedenartige Faunen- und Florenelemente anderer Riffknospenbereiche zusammengeschwemmt (Assoziation IX).

3. Über einer Lösungsfläche (Taf. 4/3-4) entwickelt sich eine sehr dichte Gemeinschaft stark verzweigter Kolonien von *Thecosmilia clathrata* Form B (Assoziation IV), horizontal vergesellschaftet mit *Thecosmilia clathrata* Form A und *Astraeomorpha*-Kolonien (Assoziation V und VI). Das dichte Gestrüpp der *Thecosmilia*-Kolonien erinnert stark an die rezenten *Acropora cervicornis*-Gemeinschaften karibischer Korallenriffe (vgl. GOUREAU, 1959).
4. Wiederum an einer Lösungsfläche endet das Riffwachstum, und das Riff wird von groben Riffschuttkalken mit einzelnen, isoliert stehenden *Thecosmilia*-Kolonien, *Thamnasterien*, *Solenoporaceen*-Knollen und *Megalodonten* überlagert (Taf. 5/2).

Die beiden scharfen Lösungsflächen zwischen den Biofazies-Zonen 2 und 3 bzw. 3 und 4 in Zusammenhang mit dem spontanen Wechsel in der Faunenzusammensetzung werden als Unterbrechung des Riffwachstums - also als zeitlicher Hiatus - interpretiert.

#### 8.2.6 SPALTENWAND / TROPFBRUCH (Riffknospe F, Abb. 17)

Dieser Ausschnitt einer großen, heterogenen Riffknospe im NNE-Teil des Tropfbruches zeigt folgende Vergesellschaftungen von Riffgerüstbildnern:

1. Im südlichen Teil überwiegen große, in mehrere Generationen übereinander wachsende Kolonien von *Thecosmilia clathrata* Form A (Assoziation A). Die Rifftaschen enthalten Einschwemmungen von *Peronidella* sp. und *Dasycladaceen* in rosafarbigem Mikrit (Assoziation XV). Auffallend ist die starke Inkrustierung der Biogene durch Problematikum A OHLEN. Im Dünnschliff sind zahlreiche *Holothurien*-Sklerite zu erkennen. Offensichtlich bewohnten die *Holothurien* diese Riffhöhlen.
2. Auch im linken, nördlichen Wandteil tre-

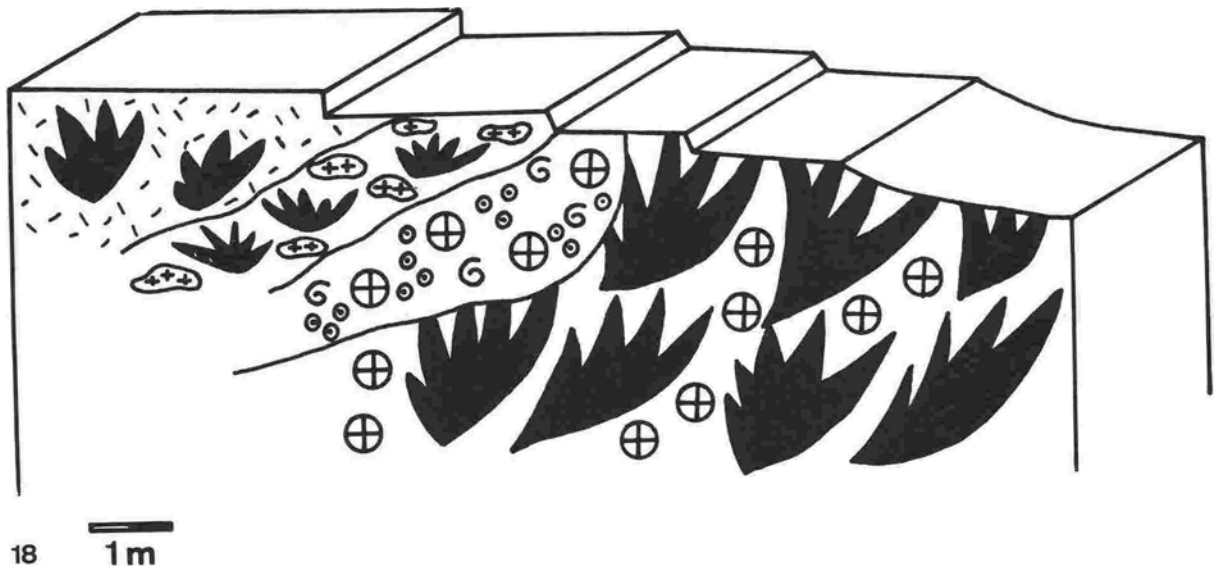
ten große Stöcke von *Thecosmilia clathrata* Form A auf (unvollständig aufgeschlossen; vermutlich Begrenzung der Riffknospe an ihrer N-Seite, da im N außerhalb des Bruches wieder Riffschuttkalke anstehen). Hierdurch entsteht zwischen diesen beiden hochwüchsigen Knospenschnitten ein sehr geschützter, weiterer Biotop.

3. Der Zentralteil der Wand ist durch eine sehr vielgestaltige Organismen-Gemeinschaft charakterisiert. Man findet in unterschiedlicher Zusammensetzung Gemeinschaften, die durch das Vorherrschen von Sphinctozoen (*Paradeningerien* Assoziation XIV; *Colospongia* sp. 1, Assoziation XIII), vor großwüchsigen Einzelkorallen (*Montlivaltia norica*, Assoziation XII), von Hydrozoen und Tabulozoen (*Disjectopora*, Assoziation XIV) und durch Einschwemmungen von Brachiopoden und Massenvorkommen von Gastropoden (Taf. 6/2) gekennzeichnet sind.

#### 8.2.7 ISOLIERTE RIFFKNOSPE (G) an der Westseite des Tropfbruches (Abb. 19)

Die rund 5 m breite und 2 bis 3 m hohe Riffknospe ist allseitig von groben Riffschuttkalken eingehüllt und hat bereits eine randlich gelegene Position in Bezug auf das zentrale Riffareal inne. Der Feinschlamm innerhalb der Knospe ist bunt gefärbt (MF-Typ I/D).

1. Das Wachstums der Riffknospe beginnt mit knolligen Kolonien von *Astraeomorpha confusa* und *Thamnasteria rectilamellosa* (Stadium I, Assoziation V und VI).
2. Hierüber folgen im linken Teil mehrere kleinwüchsige Kolonien von *Thecosmilia clathrata* Form B (Stadium II, Assoziation IV).
3. Beide Gemeinschaften werden von einer Riffgemeinschaft überwachsen, die sich im rechten (nördlichen) Abschnitt der Knospe aus nahezu reinen *Thecosmilia clathrata* Form A-Kolonien, nach links (südlich) zunehmend auch aus *Astraeomorpha*-Knollen und einigen kleinen Stöcken von *Thecosmilia clathrata* Form B zusammensetzt (Stadium III).

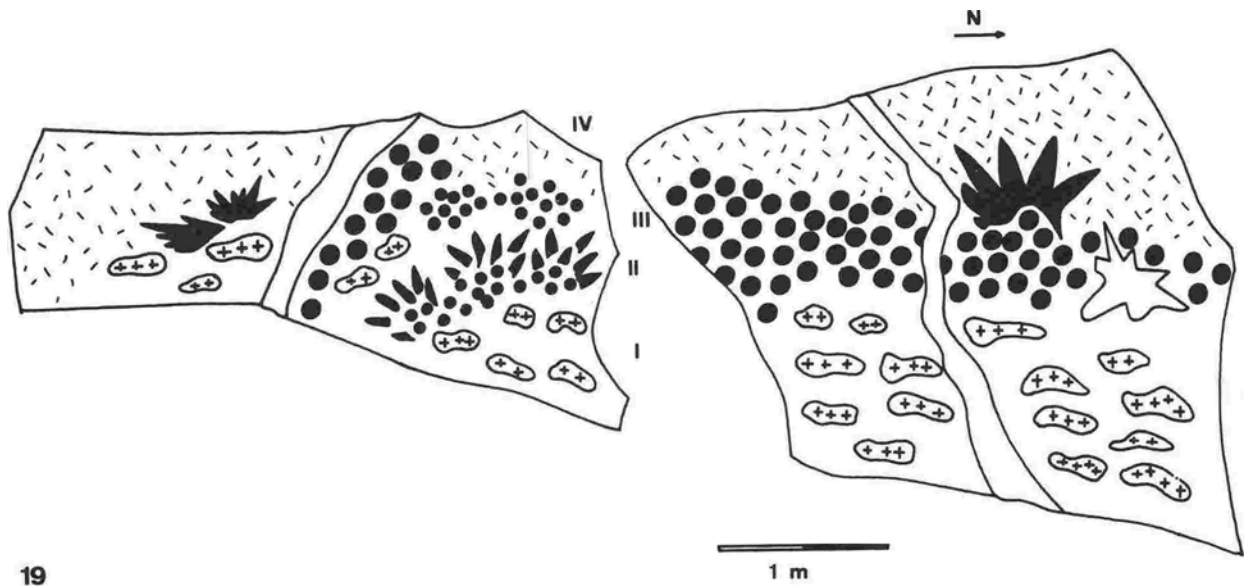


18

1 m

Abb. 18: Nördliche Seitenansicht von Steinbruchsohle C, Tropfbruch, Adnet. Transgressive Überlagerung von mehreren Riffbildner-Gemeinschaften.

Northern profile through the Quarry floor C, "Tropfbruch", Adnet. Transgression of several reef communities.



19

1 m

Abb. 19: Riffknospe G auf der W-Seite des Tropfbruches, Adnet. Die Riffknospe ist allseitig von Riffdetrituskalken umgeben. Entwicklung in 4 aufeinanderfolgenden Stadien: I. *Thamnasteria/Astraeomorpha*-Gemeinschaft; II. *Thecosmilia clathrata* Form B-Gemeinschaft; III. *Thecosmilia clathrata* Form B/*Astraeomorpha*-Gemeinschaft; IV. onkoidischer Riffdetritus.

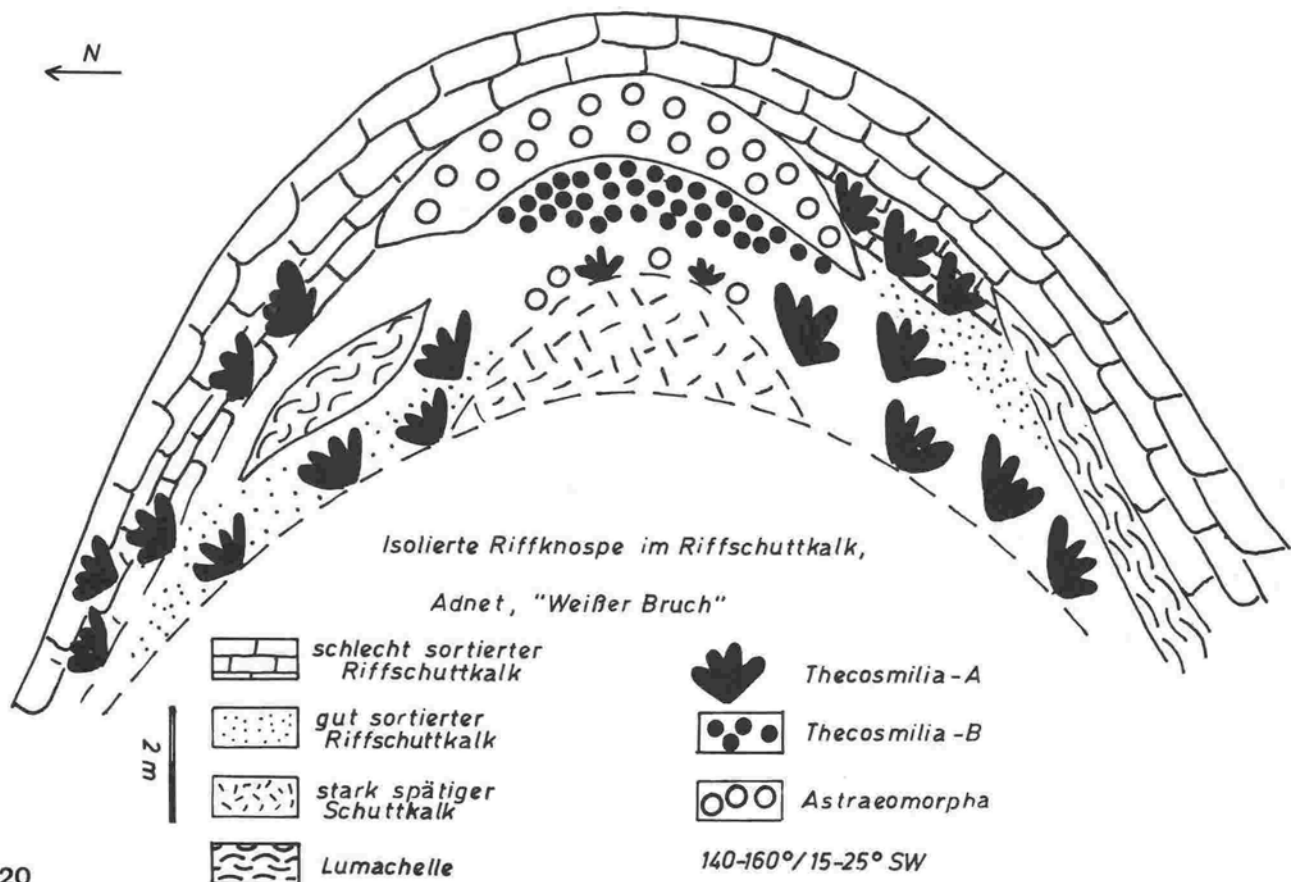
Reef patch G of the western part of the "Tropfbruch", Adnet. The reef patch is completely surrounded by reef detrital sediments. Development in 4 successive stages: I. *Thamnasteria/Astraeomorpha*-community; II. *Thecosmilia clathrata* form B-community; III. *Thecosmilia clathrata* form A/*Thecosmilia clathrata* form B/*Astraeomorpha*-community; IV. oncolitic reef detritus.

4. Die Riffknospe geht in ihrem Hangenden und seitlich kontinuierlich in die Riffschuttfazies über. Zwei größere Juraspalten durchsetzen die Riffknospe, zusätzlich füllt jurassisches Sediment größere Hohlräume innerhalb des Riffgerüsts.

#### 8.2.8 ISOLIERTE RIFFKNOSPE (H) im Weißen Bruch (Abb. 20)

Abb. 20 zeigt den Schnitt durch eine weitere kleine, isoliert im Riffschutt steckende Riffknospe, welche von Kern des Haupt-Riffwachstums etwa 50 m entfernt liegt.

1. Den Siedlungsgrund bildet ein auffallend gut sortierter, arenitischer Biosparit (grainstone) der Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies. Alle Biogene zeigen Mikritrinden.
2. Auf diesem Substrat entwickelt sich die Riffknospe. An ihrer Basis besteht sie im Zentrum aus einer Gemeinschaft von *Thecosmilia clathrata* Form B und *Astraeomorpha confusa*-Kolonien, welche im Hangenden in ein reines Dickicht von *Thecosmilia clathrata* Form B übergeht. Die Riff-Flanken werden beidseitig von locker stehenden Kolonien von *Thecosmilia clathrata* Form A besiedelt.
3. Während die Flanken sehr bald von Lumachellenkalken und darüber von schlecht



20

Abb. 20: Isolierte Riffknospe H im Weißen Bruch, Adnet. Als Substrat dienen grobspätige Algen-Foraminiferen-Detritus-Kalke. Die verschiedenen differenzierten Riff-Gemeinschaften des Zentrums verzahnen sich lateral mit reinen *Thecosmilia clathrata* Form A-Beständen. Überdeckt wird die gesamte Riffknospe durch schlecht sortierte, onkoidische Riffdetrituskalke.

Isolated reef patch H in the "Weißer Bruch", Adnet. Coarse algal-foraminiferal-detrital sediment acting as the substrate for the development of the reef patch. The different communities of the center laterally interfinger with homotypic *Thecosmilia clathrata* form A. The reef patch is covered by poorly sorted, oncoidic, reefdetrital limestones.



sortierten, zum Teil onkoidischen Riff-detrituskalken mit sporadischem Wachstum von *Thecosmilia clathrata* Form A überdeckt werden, wird im Zentrum der Riffknospe das Thecosmilien-Dickicht durch eine *Astraeomorpha/Thamnasteria*-Gemeinschaft abgelöst. Häufiger sind zudem massive Stockkorallen anderer Taxa, außerdem knollige Solenoporaceen und möglicherweise auch die im Gelände schwer von *Astraeomorpha* unterscheidbare Hydrozoe *Spongiomorpha ramosa* zu finden.

4. Die zentral gelegenen Assoziationen zeigen ein buntes, biomikritisches Sediment (MF-Typ I/D) zwischen den Riffbildnern. Die sie überlagernden Detrituskalke und das Sediment zwischen den grobkelchigen Thecosmilien-Stöcken hebt sich dagegen deutlich durch seine graue Färbung und den größeren Detritusgehalt ab.

### 8.3 GESETZMÄSSIGKEITEN IM AUFBAU UND IN DER ZONIERUNG DER RIFFKNOSPEN DES ADNET-RIFFES

#### 8.3.1 FORMENSCHATZ

Riffknospen werden in dieser Arbeit als ein durch Organismen konstruiertes, autochthones, zusammenhängendes und wellenresistentes Gerüst definiert, welches allseitig von Schuttsedimenten begrenzt und damit räumlich von Konstruktionen gleicher Art getrennt wird. Die einzelnen Riffknospen schließen sich im Zentrum des Riffkomplexes zu einer größeren Riffstruktur zusammen. Die beiden Obertrias-Riffe müssen dabei auf Grund der paläogeographischen Großsituation als Fleckenriffe (patch reefs, vgl. Kap.1.4) in lagunärer Becken- bzw. randlicher Flachwasser-Position angesehen werden (vgl. Kap. 12).

Die Typisierung von Riffknospen im allgemeinen soll 1. ihren Organismeninhalt und 2. ihren räumlichen Aufbau berücksichtigen. Folgende Einteilung der Riffknospen wurde vorgenommen, wobei die Bezeichnung der öko-

logischen Kategorien nach SCHWERTFEGER(1963) und ALTENKIRCH (1977) erfolgte (Abb. 21):

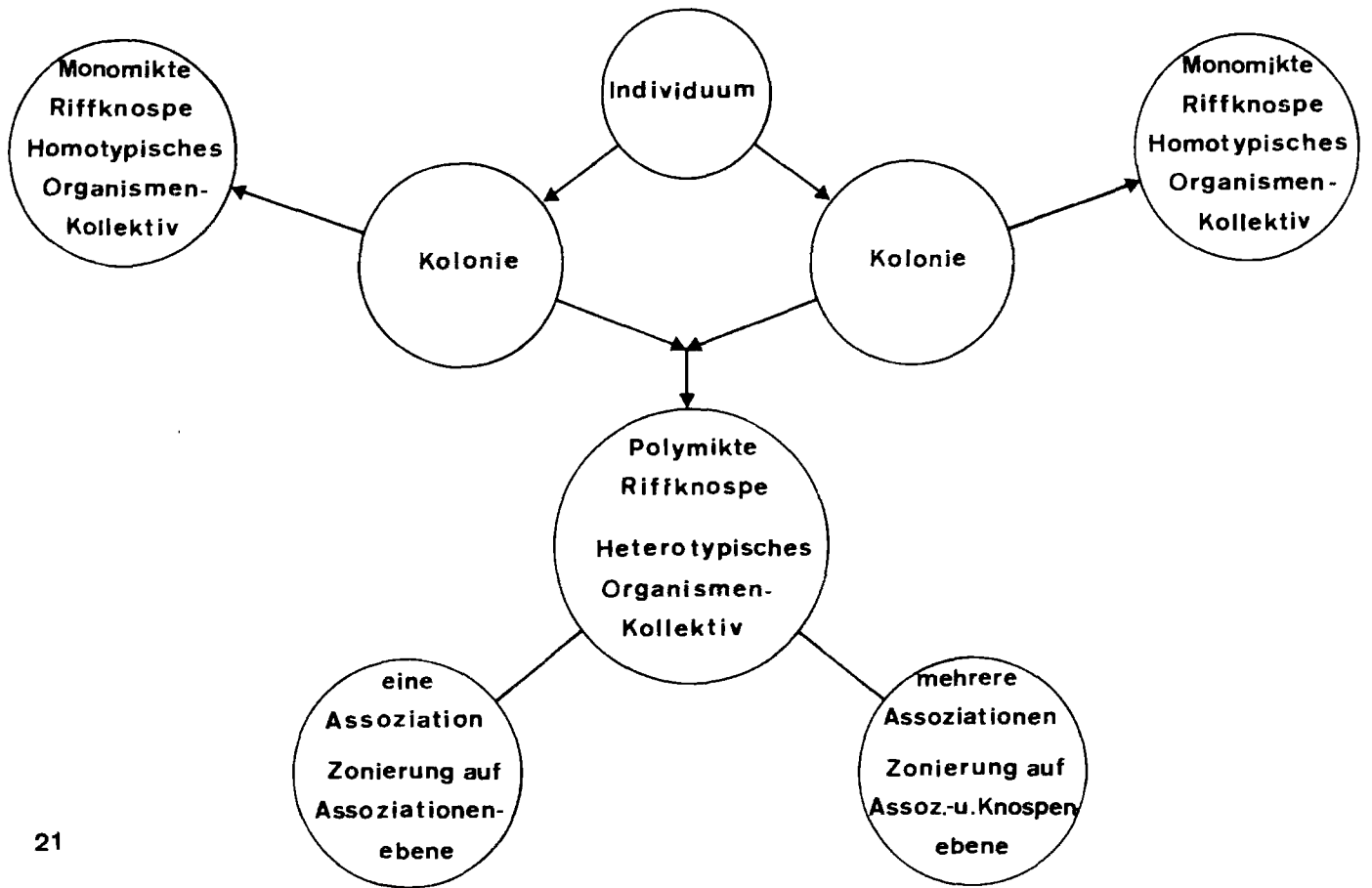
1. monomikte Riffknospen (die eine an ihrem Aufbau beteiligte Art bildet ein homotypisches Organismen-Kollektiv);
  - 1.1 konstruiert aus einer Kolonie - identisch mit Kolonie;
  - 1.2 konstruiert aus mehr als einer Kolonie - homotypische Vergesellschaftung koloniebildender Organismen (Sozietät).
2. polymikte Riffknospen (mehrere an ihrem Aufbau beteiligte Arten bilden ein heterotypisches Organismen-Kollektiv);
  - 2.1 konstruiert aus einer Assoziation (Gemeinschaft), Zonierung nur auf Assoziations-Ebene möglich;
  - 2.2 konstruiert aus mehreren Assoziationen (Gemeinschaften), Zonierung möglich auf den Ebenen der Assoziation und der gesamten Riffknospe. Die einzelnen Assoziationen können sowohl homotypische als auch heterotypische Organismen-Kollektive darstellen.

Diese Einteilung bezieht sich nur auf die riffgerüstbildenden Organismen, obwohl eine Riffstruktur infolge der günstigen ökologischen Bedingungen meist einer Vielzahl begleitender Organismen Lebensraum bietet. Die Ausdrücke mono - und polymikt seien auf die "phänotypische" Erscheinungsform der Riffknospen als "geologische Struktur" bezogen, die Ausdrücke homotypisch und heterotypisch werden dagegen auf die Art der Organismen-Vergesellschaftungen als ökologisch definierte Einheiten verstanden. Ein Assoziationsmodell für Riffgerüstbildner der beiden obertriadischen Riffe ist in Abb. 21 dargestellt.

Die äußere Gestalt von Riffknospen kann in der Aufsicht langgestreckt, rund oder auch rundgebuchtet, im Vertikalschnitt biostromal (bankartig) oder biohermal (linsenförmig mit deutlichem Höhenwachstum) ausgebildet sein.

- 1.1 Monomikte, nur aus einer einzigen Kolonie bestehende Riffknospen werden in





21

Abb. 21: Assoziationsmodell für riffgerüstbildende Organismen. Hierarchischer Aufbau der Riffassoziationen über Koloniebildung, den Zusammenschluß gleichartiger Kolonien zu homotypischen Gemeinschaften in monomikten Riffknospen bis zur Ausbildung polymikter Riffknospen mit einer oder mehreren heterotypischen Gemeinschaften. Die Pfeile zeigen die Entwicklung in Richtung höher organisierter Assoziationsräume.

Association model for the framebuilding organisms. Hierarchic construction of the reef associations: construction of colonies, formation of homotypic colonies, formation of polymict reef patches with one or more than one heterotypic community. The arrow points to the direction of the development from simple to more complex organized association units.

den beiden untersuchten Riffen nur durch die phaceloid-buschförmigen Stöcke von *Thecosmilia clathrata* Form A und *Thecosmilia cyclica* gebildet. Sie besitzen auch als isolierte Kolonien das notwendige Maß an Wellenresistenz, um aufrecht im Sediment stehen zu können. Dieses liegt stets als grobkörniger, onkoidischer Riffdetrituskalk vor.

1.2 Meist setzen sich monomikte Riffknospen aber aus mehreren Kolonien zusammen, die zunächst in lockeren Abständen nebenein-

ander siedeln, in fortgeschrittenem Stadium aber auch in dichten Generationen übereinander wachsen können. Monomikte, aus mehreren Kolonien bestehende Riffknospen werden in den beiden Riffen nur durch *Thecosmilia clathrata* Form A und *Thecosmilia cyclica* gebildet, in den Kössener Biostromen treten zudem reine *Thecosmilia clathrata* Form B - Rasen auf.

2. Starkes, vertikales Wachstum monomikter Riffknospen führt aber sehr bald zur

Differenzierung des Großbiotopes in zahlreiche Kleinbiotope und leitet so zu den polymikten Riffknospen über.

Die Mehrzahl der Riffknospen, welche das zentrale Riffareal sowohl des Adnet- als auch des Rötelwand-Riffes aufbauen, setzen sich aus heterotypischen Organismen-Kollektiven zusammen. Polymikte Riffknospen zeigen, sowohl was ihre äußere Gestalt als auch was ihren Internaufbau betrifft, einen sehr vielgestaltigen Formenschatz. Im besonderen ist in ihnen ein ausgeprägtes Höhenwachstum zu beobachten.

An dieser Stelle sei der Unterschied zwischen einer monomikten Riffknospe und einer homotypischen Organismen-Gemeinschaft innerhalb einer polymikten Riffknospe ausdrücklich hervorgehoben!

2.1 Einfach gebaute, polymikte Riffknospen sind aus einer einzigen Organismen-Gemeinschaft zusammengesetzt. Im Adnet-Riff bestehen sie zumeist aus *Thecosmilia clathrata* Form B, *Astraeomorpha confusa*, Thamnasterien, seltener sind auch solche aus *Thecosmilia clathrata* Form A und Paradeningerien zu beobachten. Diese Riffknospen liegen an der Peripherie des zentralen Riffareales und sind allseitig von onkoidischen Riffdetrituskalken umgeben.

2.2 In der Regel entsteht aber in diesen polymikten Riffknospen durch die Komplexität der Lebensräume ein Nebeneinander verschiedenartiger, homotypischer und heterotypischer Riffgemeinschaften. Ihre regelmäßige, bestimmten Gesetzmäßigkeiten gehorchende Anordnung führt zur biofazialen vertikalen und horizontalen Zonierung der Riffknospen.

1. Locker verteilte, isoliert in den onkoidischen Riffdetrituskalken liegende, rundlich-kuppenförmige oder linsenförmige Riffknospen setzen sich aus einer, zwei oder maximal drei verschiedenen homo- und heterotypischen Gemeinschaften von Riffbildnern zusammen. Zu diesem Typ gehören die Riffknospe an der W-Seite des Tropfbruches (G) und diejenige im Weißen Bruch

(H).

2. In der Aufsicht langgestreckte Riffknospen mit einer Zonierung in parallel zueinander angelegten Biotopen und Faunen-Gemeinschaften (diese sind homo- und heterotypisch in ihrer Zusammensetzung) sind auf den Steinbruchsohlen B und D angeschnitten. Im Vertikalschnitt ist ihre Entstehung durch ein transgressives Übereinandergreifen verschiedener Faunen-Gemeinschaften (Faunen-Sukzession) erklärbar (Tropfwand, Abb. 16 und Querwand zwischen Sohle B und C, Abb. 18).

3. Unregelmäßig gestaltete Riffareale ohne eine erkennbare zonare Anordnung der Riffgemeinschaften. Die Kolonien von *Thecosmilia clathrata* Form A stehen unregelmäßig verteilt und wachsen allseitig in Richtung der maximalen Wasserströmung. Zwischen ihnen kommt es in geschützten Bereichen zur Ausbildung heterotypischer Riffgemeinschaften (z.B. Steinbruchsohle C).

4. In der Aufsicht in einem Halbkreis (oder in einem Kreis?) angelegte Knospen, die außen von einem Schutthof umgeben sind und im Innern durch eine konzentrische Zonierung nach dem Gesetz der abnehmenden Wasserenergie charakterisiert sind (Steinbruchsohle A). Im Vertikalschnitt könnte eine Riffstruktur vergleichbar mit derjenigen an der Spaltenwand entstehen. Sie ist durch zwei Bereiche mit stark betontem Vertikalwachstum homotypischer Korallen-Gemeinschaften gekennzeichnet, die einen Biotop mit einer Vielzahl heterotypischer Riffbildner-Gemeinschaften zwischen sich einschließen (Abb. 12 und Abb. 17).

In diesen Beispielen wird deutlich, daß der Hauptgerüstbildner, im Adnet-Riff sind es die hochwüchsigen Korallen, meist homotypische Gemeinschaften bildet, welche einen hohen Grad an Autonomie besitzen und allein ein Riffgerüst zu bauen befähigt sind. Alle anderen Riffgerüstbildner treten erst mit zunehmender Komplexität der Lebensräume auf. Ihr Erscheinen wird durch die den Biotop gestaltenden Hauptgerüstbildner gesteuert.

### 8.3.3 DIE LAGE DER RIFFKNOSPEN IM

#### RIFFKÖRPER

Die am Aufbau des zentralen Riffareals von Adnet beteiligten Riffknospen sind nach äußerer Gestalt und innerem Aufbau charakterisiert. Zusätzlich besteht eine deutliche, gesetzmäßige Beziehung zwischen den verschiedenen Riffknospen-Typen und ihrer Lage im Riffgebiet (Abb. 22 und Abb. 23).

1. Die auf Steinbruchsohlen A an der Spaltenwand (F) angeschnittenen Riffknospen gehören zweifellos dem Kern des zentralen Riffgebietes an. Intensives Vertikalwachstum und starke Differenzierung in einzelne Biotope mit unterschiedlichen Riffbildner-Gemeinschaften sprechen für einen hohen Grad an Wasserbewegung und die damit in Zusammenhang stehenden optimalen Bedingungen für das Riffwachstum.

2. Die oberen Steinbruchsohlen B und C, die Tropfwand (E) und die untere Sohle D zeigen zu verschiedenen Zeiten die seitliche Verzahnung des Riffes mit der Riffschutt-fazies. Die Riffknospen wurden mindestens zweimal von Riffschutt-Sedimenten überlagert, auf welchen sich eine neue Riffbildner-Generation ansiedeln und ein Riffgerüst aufbauen konnte. Die Riffknospen in dieser randlichen Position sind 1. durch ihre gestreckte äußere Gestalt, 2. durch ihre parallel zum Riffknospenrand verlaufende

innere Zonierung, 3. durch die geringe Diversität der sie aufbauenden Rifforganismen und 4. durch das häufige Auftreten homotypischer Riffgemeinschaften gekennzeichnet. Als Hinweis auf weniger günstige ökologische Bedingungen für das Riffwachstum und für abnehmende Wasserenergie kann einerseits die geringere Diversität in diesen Riffknospen (häufige Dominanz einer Art, als spezielle Anpassung deutbar), andererseits das Vorherrschen zartästiger *Thecosmilia clathrata* Form B angesehen werden. Vermutlich entstand dieser Riffknospen-Typ bereits in etwas tieferem Wasser.

3. Noch artenärmer ist die Riffbildnerfauna der an der äußersten Peripherie des zentralen Riffgebietes gelegenen Riffknospen. Hierzu werden die beiden Knospen G und H gerechnet. Sie setzen sich aus insgesamt 3 bis 4 Arten zusammen, wobei diese häufig in homotypischen Beständen auftreten.

4. Monomikte, aber auch polymikte, nur aus einer heterotypischen Organismen-Gemeinschaft aufgebaute Riffknospen werden bereits in den Bildungsbereich der onkoidischen Riffdetritus-Fazies (Onkoid-Fazies) gestellt, der topographisch geringfügig unterhalb desjenigen des zentralen Riffgebietes (Biolithit-Fazies) gelegen war.

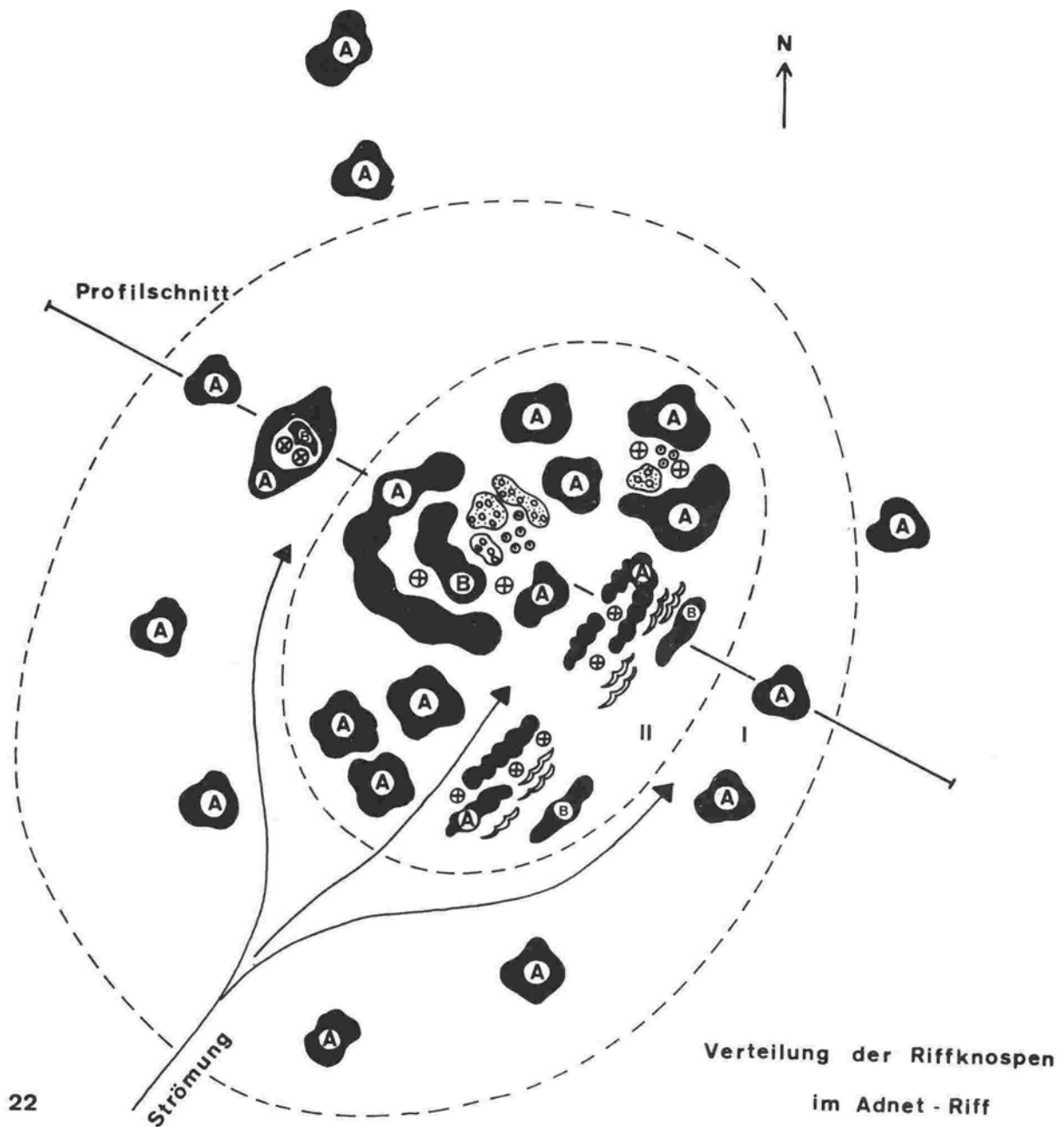
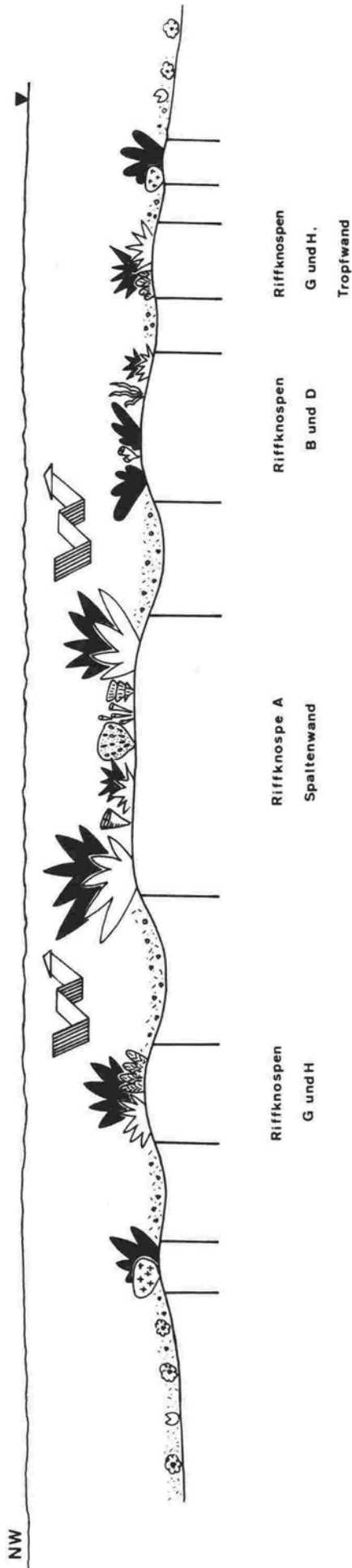


Abb. 22: Verteilung der Riffknospen im zentralen Teil des Adnetter Riffgebietes. Die Abb. zeigt eine Idee davon, wie das zentrale Riffareal zu einem beliebigen Zeitpunkt im oberen Abschnitt seiner Entwicklung ausgesehen haben mag. Die verschiedenen, im Tropfbruch und im Weißen Bruch aufgeschlossenen Riffknospen sind in eine Ebene projiziert dargestellt. Der Pfeil kennzeichnet den Verlauf der Wasserströmung, welcher aus der Verteilung der Sedimenttypen, der Anlage der Riffknospen und der bevorzugten Wuchsrichtung der Rifforganismen rekonstruiert wird.

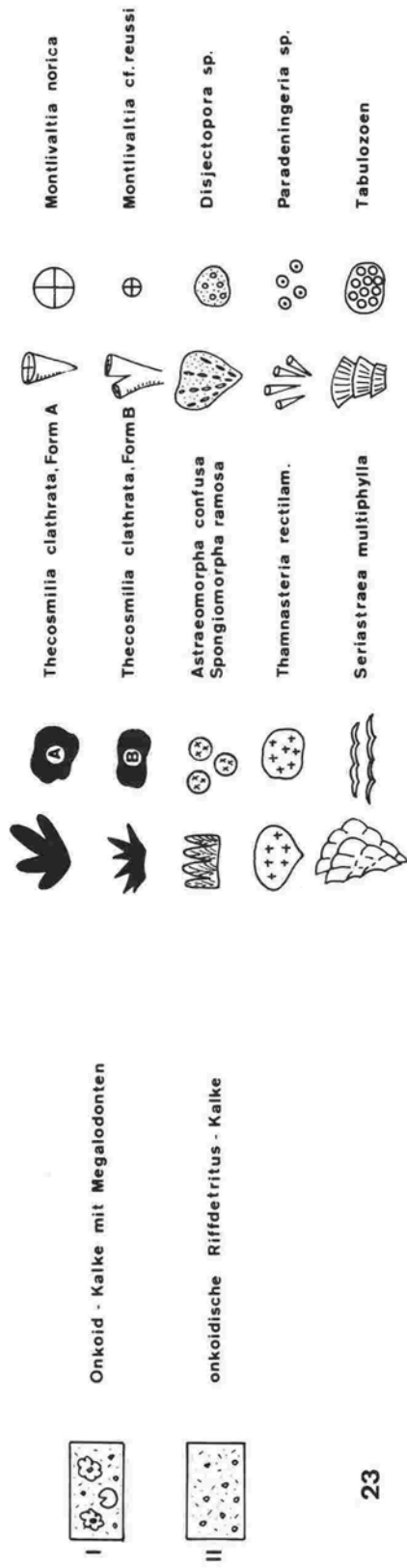
Distribution of the reef patches within the center of the Adnet reef area. The picture gives an idea of the construction of the central reef area during the construction of the upper part of the reef structure. The different reef patches, occurring in the "Tropfbruch" and the "Weißen Bruch" have been projected in one stratigraphic level. The arrow characterizes the direction of the water current. It has been reconstructed by the distribution of the sedimentary types, by the distribution of the reef patches and by the preferred growth direction of the reef organisms.

Abb. 23: Profilschnitt durch den schematisch dargestellten Zentralteil des Adnetter Riffgebietes von Abb. 22. Die einzelnen, im Tropfbruch angeschnittenen Riffknospen sind durch schmale Areale mit onkoidischen Riffdetrituskalken voneinander getrennt. Die Zeichenerklärung für die wichtigsten Riffbildner erfolgte in Seitenansicht und in Aufsicht.

Cross section through the center of the Adnet reef area, which has been illustrated schematically in fig. 22. The distinct reef patches of the "Tropfbruch" are separated by small furrows filled with oncolitic, reefdetrital limestones. The explanation of the signature is given in profile as well as in top view.



Profilschnitt durch das zentrale Riffareal  
des Adnet Riffkomplexes



## 9. ZUR PALÖKOLOGIE DER RIFFGERÜSTBILDNER - PALEOECOLOGY OF THE REEF FRAME-BUILDERS

The paleoecological analysis of the four main reef building groups of organisms (corals, hydrozoans, calcisponges and tabulozoans/bryozoans) embraces six different points:

- 1) the biology of the distinct groups (physiological requirements) at the base of actualistic comparisons (for example autotrophic-heterotrophic feeding);
- 2) the growth forms, being the adaption to abiotic ecofactors (especially to the water energy) and to specific conditions of the habitat (for example massive-dendroid);
- 3) the consistence of the sediment, being the expression for physico-ecological conditions (for examples carbonate mud-carbonate sand);
- 4) the choice of a special substrate type:
  - a) consistence of the substrats (soft or solid),
  - b) choice of those organisms, which have been settled by others;
- 5) the group being the substrate for other groups of organisms;
- 6) the group being a part of a typical succession (for examples corals-tabulozoans-*Microtubus*/Spongiostrumata).

The JACCARD-coefficient is a value for the number of taxa common to two compared samples respectively for the number of features common to two compared species. The SIMPSON-coefficient is a value for the diversity of taxa or features within two compared samples. The combination of both coefficients seems to characterize the degree of similarity as well as the diversity between the compared reef organisms and the reef communities. They are illustrated by a combination-matrix of the JACCARD- and SIMPSON-coefficient of similarity. The matrix is based on the similarity of the association of epi-/endobionts, of the growth forms and of the type of the interstitial sediment.

The ecology of corals, being of great importance in recent coral reefs can be compared with the paleoecology recognized in the Upper Triassic reefs (tab.12). The Upper Triassic coral species, which are charac-

terized by significant growth forms, show a very strong zonation within both reef structures. With regard to their growth forms the zonary distribution of the corals corresponds in many parts with that of recent reefs in the Gulf of Aqaba and in the Carribean sea (Jamaica, Bermuda).

Corresponding coral growth forms in recent and in the two Rhaetian reefs are:

dendroid	- dendroid
massive-globular	- massive-globular/platy
dishlike	- phaceloid with dominating growth direction
foliaceous	- foliaceous
solitary to weakly dendroid	- solitary to weakly dendroid

Four coral groups have been distinguished according to their epi-/endolithion, to their growth forms and to the interstitial sediment. The schematic illustration of their relations is given in fig. 16.

The hydrozoans have been separated at the base of epi-/endolithion, the growth forms and interstitial sediment into 3(4) ecological groups. The species of group A belong to the typical community of the innermost parts of the reef patches (high diversity and high abundance of the biogenous overgrowth are significant for these biotopes), whereas group B dominates within marginal reef patches. In most cases the species of group C have been found within the coarse-grained detrital sediments surrounding the central reef-area. According to their growth forms and to their associated epi- and endofauna (and flora) we can distinguish 6 ecologic groups among the calcisponges. A clear relation seems to exist between the growth forms and the preference of a specific type of substrate.

The analysis of the heterogenous group of "tabulozoans"/bryozoans according to their growth forms, the associations of epi-/endobionts and the type substrate has shown, that there is an ecological difference between both groups in the choice of the substrate, in the capability to build a wave-resistant reef framework and in the associations of

epibionts.

These distinct ecologic differences may originate in the fact that both groups belong to different systematical taxa.

Licht, Salinität, Wassertemperatur und Wasserenergie stellen bei der Bildung der Korallenriffe die wichtigsten abiotischen Ökofaktoren dar. Sie treten in Wechselbeziehungen sowohl zueinander als auch zu den Organismen, die das Riff aufbauen und in ihm leben.

Während die Ökofaktoren Salinität, Temperatur und zum Teil auch die Lichtverhältnisse, abgesehen von aufwendigen physiko-chemischen Untersuchungsmethoden, nur durch Rezentvergleiche indirekter Betrachtung zugänglich gemacht werden können und Rückschlüsse auf spezielle Umweltbedingungen erlauben, eignet sich in besonderem Maße der Faktor Wasserenergie zur Beurteilung der fossilen Korallenriffe. Sein Einwirken einerseits auf den Schichtverband, andererseits seine mechanische Zerstörungskraft finden ihren Ausdruck in der Verteilung des Sedimentes und im Zusammenspiel der Rifforganismen. So werden Wuchsformen, Dichte von Populationen und Biozönosen, die Zusammensetzung der Biozönosen und ihre Anordnung im Riff in hohem Maße durch die Wasserenergie gesteuert.

Neben den Wechselbeziehungen zwischen den abiotischen Parametern und den Rifforganismen, deren Untersuchung Gegenstand autökologischer Betrachtungsweise ist, dürfen jene zwischen den Organismen selbst nicht unberücksichtigt bleiben. Einerseits sind die biontischen Faktoren wie zum Beispiel Raum- und Nahrungskonkurrenz ebenfalls wie die abiotischen Parameter an der Ausbildung von Riffknospen und größeren Biozönosen beteiligt, andererseits sind ihre Auswirkungen auch im Mikrobenreich, z.B. bei der Entstehung von Organismen-Sukzessionen (die Abfolge stets wiederkehrender Organismen-Generationen) zu beobachten.

Bei den einzelnen Gruppen der Riffbildner lassen sich in unterschiedlicher Vollständigkeit Hinweise dafür finden, wie sie auf die verschiedenen abiotischen Umweltbedingungen reagierten, wie sie in biologischer Wechselbeziehung zu anderen Organismengruppen standen oder welchen Lebensraum sie besiedelt haben.

Eine palökologische Analyse der einzelnen Organismengruppen behandelt 6 verschiedene Themenkreise:

1. die Biologie der Organismengruppe (ihre physiologische Lebensweise) auf der Basis von Rezentvergleichen (z.B. autotrophe-heterotrophe Ernährungsweise);
2. ihre Wuchsform als Anpassung an abiotische Faktoren (im besonderen der Wasserenergie) und an spezielle Bedingungen des Standortes (z.B. massiv- verzweigt);
3. die Beschaffenheit des einbettenden Sedimentes als Ausdruck physikalischer Umweltbedingungen (z.B. Kalkschlamm - Kalksand);
4. die Substratwahl
  - a) die Frage nach der Konsistenz des Substrates (z.B. weich-fest);
  - b) die Frage nach der Wahl derjenigen Organismen, die besiedelt werden (z.B. Korallen-Kalkschwämme);
5. die Gruppe als Substrat für andere Organismengruppen (z.B. Foraminiferen-Algenkrusten);
6. die Gruppe als Glied typischer Organismen-Sukzessionen (z.B. Korallen-Tabulozoen - *Microtubus* Spongiostromata-Krusten).

Bei einem Vergleich der Übereinstimmungen der verschiedenen Riffbildnergruppen in ihrem Sekundärbewuchs, ihrer Wuchsform, ihrem einbettenden Sediment und ihrer Substratwahl erwiesen sich sowohl der JACCARD-Index als auch der SIMPSON-Index als sehr geeignet, um die Beziehungen zwischen den einzelnen Gruppen aufzuzeigen (vgl. CHEETHAM & HAZEL, 1969).

Der JACCARD-Index, in der biologischen Populations-Statistik auch als Gemeinschaftskoeffizient bezeichnet (ALTENKIRCH, 1977), gibt ein Maß für die Anzahl der Arten, die

auf zwei miteinander zu vergleichenden Flächen gemeinsam auftreten. Er wird in Prozenten ausgedrückt. Seine Formel lautet nach CHEETHAM & HAZEL (1969):

$$J = \frac{C}{N_1 + N_2 - C}$$

Dabei bedeuten: C = alle Arten, die in beiden zu vergleichenden Proben gemeinsam auftreten;  $N_1$  = alle Arten in Probe 1;  $N_2$  = alle Arten in Probe 2. Mit diesem Index können nicht nur - wie in der Biologie üblich - Artenspektren mehrerer Proben verglichen werden, sondern ebenso gut auch beliebige Merkmale (z.B. Wuchsform, Sekundärbewuchs etc.), die für die jeweiligen Organismengruppen von Bedeutung sind. Die Methode hat den Vorzug, daß nur die Zahl der übereinstimmenden Merkmale miteinander verglichen wird und keine quantitativen Daten zur Bestimmung der Ähnlichkeiten notwendig sind.

Wird die Analyse zusätzlich durch den SIMPSON-Index ergänzt, so ergibt sich darüber hinaus ein Maß für die Diversitäten in den zu vergleichenden Proben bzw. für die Zahl der miteinander verglichenen Merkmale. Die Formel für den SIMPSON-Index lautet:

$$S = \frac{C}{N_1}$$

wobei in diesem Fall  $N_1$  die Zahl der Arten bzw. Merkmale in der Probe mit der geringeren Zahl der Arten bzw. Merkmale bedeutet.

An einem Beispiel sollen die Aussagemöglichkeiten der beiden Indizes erklärt werden: Drei Proben  $N_1$ ,  $N_2$  und  $N_3$  (hier Organismen) werden auf die Ähnlichkeit der in ihnen auftretenden Merkmale a bis l (hier Sekundärsiedler) miteinander verglichen. Es sind  $N_1=1$ ,  $N_2 = 10$  und  $N_3 = 5$ .

	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l
$N_1$	x											
$N_2$	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		
$N_3$		x	x	x	x	x					x	x

Die Berechnung der JACCARD- und SIMPSON-Indizes ergibt folgende Werte:

$$\begin{array}{ll} J_{N_1N_2} = 10\% & S_{N_1N_2} = 100\% \\ J_{N_1N_3} = 0\% & S_{N_1N_3} = 0\% \\ J_{N_2N_3} = 42\% & S_{N_2N_3} = 70\% \end{array}$$

Bei hoher Zahl der zu vergleichenden Merkmale in beiden Proben verhalten sich der JACCARD- und der SIMPSON-Index gleichsinnig, d.h. hohe JACCARD-Indizes sind mit ebenfalls hohen SIMPSON-Indizes, niedrige JACCARD-Indizes mit gleichfalls niedrigen SIMPSON-Indizes gekoppelt (im Beispiel  $J_{N_2N_3}$  und  $S_{N_2N_3}$ ). Kommt dagegen in Probe  $N_1$  nur eine Art vor, die zudem mit einer von 10 Arten in Probe  $N_2$  übereinstimmt (siehe Beispiel), so ergibt sich ein sehr geringer JACCARD-Index (10%), während der Wert für den SIMPSON-Index 100% beträgt. Bei absolut fehlender Übereinstimmung der beiden Proben ( $N_1$  und  $N_3$ ) werden JACCARD- und SIMPSON-Index gleich 0%. Der Grad der voneinander abweichenden Indizes für ein Probenpaar kann also als Maß für die Diversität der Arten bzw. Merkmale in den beiden zu vergleichenden Proben gewertet werden.

In den Diagrammen 1 bis 8 werden die JACCARD- und SIMPSON-Indizes für eine zu vergleichende Merkmalsgruppe jeweils in einer Ähnlichkeitsmatrix dargestellt, wobei die obere, rechte Matrixhälfte die SIMPSON-Koeffizienten und die untere, linke Matrix die JACCARD-Koeffizienten für die gleichen Probenpaare enthält. Dabei sind Ähnlichkeits-Matrizen nur für den Sekundärbewuchs (das Epi- und Endolithion) von solchen zu unterscheiden, in denen der Sekundärbewuchs gemeinsam mit den Sedimenttypen und den Wuchsformen der zu vergleichenden Organismen berechnet wurde.

Die folgende Aufstellung umfaßt alle in den Tabellen 13 bis 16 berücksichtigten Epi- und Endobionten der primären Riffgerüstbildner:

- 1 *Microtubus communis* FLÜGEL
- 2 *Radiomura cautica* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER
- 3 *Follicatena irregularis* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER
- 4 Spongiostromata-Krusten



- 5 indet. sparitische Krusten
- 6 indet. Mikrit-Krusten
- 7 *Baccanella floriformis* PANTIC
- 8 *Alpinophragmium perforatum* FLÜGEL
- 9 sessile Miliolidae (*Nubecularia* u.a.)
- 11 Problematikum sp. 4 (? Polymorphinidae)
- 12 *Girvanella* sp. 2
- 13 Problematikum sp. 2
- 14 *Girvanella* sp. 1
- 15 Problematikum A OHLEN
- 16 *Bacinella irregularis* RADOICIC
- 17 *Thaumatoporella* sp.
- 18 *Serpula* sp. 1
- 19 *Serpula* sp. 2
- 20 sessile Schalen (Brachiopoden, Muscheln)
- 21 sessile Gastropoden
- 22 Algenbohrungen
- 23 Muschelanbohrungen
- 24 *Annaecoelia*
- 25 *Colospongia bimuralis* SENOWBARI-DARYAN
- 26 Sphinctozoa ? sp. 1
- 27 *Paradeningeria gruberensis* SENOWBARI  
DARYAN & SCHÄFER
- 28 *Colospongia*
- 29 Tabulozoa sp. 1
- 30 Tabulozoa sp. 2
- 31 Bryozoa sp. 1 Form A
- 32 Bryozoa sp. 1 Form B
- 33 Bryozoa sp. 2 Form A
- 34 Bryozoa sp. 2 Form B
- 35 *Stromatomorpha* sp. 1
- 36 *Lamellata wöhneri*
- 37 *Astraeomorpha confusa* WINKLER
- 38 *Disjectopora* sp.
- 39 Hydrozoa sp. indet.
- 40 Bryozoa sp. 5

## 9.1. ZUR PALÖKOLOGIE DER KORALLEN

### 9.1.1 BIOLOGIE DER SCLERACTINIA - IHRE PHYSIOLOGISCHE LEBENSWEISE

Die physiologisch-ökologische Lebensweise der rezenten hermatypischen Korallen ist nach VAUGHAN & WELLS (1943), WELLS (1956 und 1957) (vgl. auch FLÜGEL & FLÜGEL-KAHLER 1963) durch folgende Kriterien charakterisiert:

1. heterotrophe Lebensweise (carnivor);

2. passive Filtrierer (bzw. Strudler nach REMANE et al. 1972:250);
3. geschlechtliche Fortpflanzung über Larvenstadium; Dauer des Larvenstadiums wenige Stunden bis zu mehreren Wochen;
4. Notwendigkeit eines festen Substrates zum Festheften der Larve; als Substrat können Felsen, Organismen und größere Sedimentpartikel dienen;
5. Koloniebildung durch überwiegende intra-tentakuläre Knospung;
6. stenohalin; normalmarin (Optimum bei 34 bis 36‰);
7. stenotherm (Optimum bei 23 bis 29 Grad Celsius);
8. Symbiose mit photosynthetisierenden Algen (Zooxanthellen), daher optimale Lebensbedingungen in gut durchlichteter Wasserzone (4 bis etwa 20 m Wassertiefe);
9. Wasserbewegung: Wasserströmung notwendig
  1. zur guten Durchlüftung (der von den symbiontischen Algen erzeugte Wasserstrom ist nicht ausreichend),
  2. zum Herbeitransport von Nahrung (Korallen sind passive Filtrierer) und
  3. zur Verhinderung der Überdeckung der Korallenpolypen durch Sediment.

### Lichtabhängigkeit

Alle hermatypischen, riffbauenden Korallen sind an die durchlichteten Bereiche innerhalb des Riffkörpers gebunden. Korallen ohne symbiontische Lebensweise mit Zooxanthellen treten in rezenten Flachwasserriffen nur dort auf, wo sich für sie in absoluten Schattgebieten eine spezielle Nische anbietet, in welcher sie vor der Raumkonkurrenz durch die riffbildenden hermatypischen Korallenarten geschützt sind. So konnten im extrem steil abfallenden Ufersaumriff bei Ras Muhammad an der S-Spitze der Sinai-Halbinsel (Böschung der Riffkante 90 Grad und mehr) in absoluten Schattengebieten unterhalb der vorwachsenden *Acropora*-Platten dichte Bestände der ahermatypischen Koralle *Dendrophyllia* beobachtet werden (vgl. auch MERGNER, 1971:153). Absolute Schattengebiete innerhalb der beiden Oberriff-Riffe wurden von Korallen gemieden. Auch schattenliebende Formen wurden nicht festgestellt. Statt dessen wurden diese Areale von Kalkschwämm-

men und Hydrozoen besiedelt, Organismengruppen, welche in rezenten Flachwasserriffen an Bedeutung weit hinter den Scleractinien zurückstehen.

#### Klimahinweise

In Zusammenhang mit großklimatischen und jahreszeitlichen Rhythmen sind die Wachstumsringe der Korallen zu verstehen. Die Wachstumsgeschwindigkeiten der Korallen sind abhängig von der Lichtintensität und von der Wassertemperatur, welche die Verfügbarkeit des für den Skelettbau notwendigen dissoziierten Karbonates steuern.

Nach Ansicht von SCRUTTON (1964) entsteht die Bänderung der Epithel mitteldevonischer rugoser Korallen durch die Mondrhythmen. SCRUTTON schließt daraus, daß das Jahr im mittleren Devon 13 Mondmonate mit jeweils 30 1/2 Tagen umfaßte.

Dichte Streifung und Bänderung ist im vorliegenden Material am deutlichsten bei den phaceloiden Thecosmilien und den solitären Montlivaltinen ausgebildet.

*Thecosmilia clathrata* Form A und *Thecosmilia cyclica* zeigen zwei Arten von Wachstumsrhythmen:

1. eine feine Runzelung der Epithel mit leichten Einschnürungen in Abständen von 0,5 bis 1,5 mm;
2. eine grobe Bänderung mit tieferen Einschnürungen in Abständen von 0,9 bis 1,0 cm, wobei die einzelnen Bänder niveaubeständig alle Koralliten eines Stockes durchziehen.

*Montlivaltia norica* besitzt ebenfalls zwei Sorten von Wachstumsrhythmen:

1. eine feine Runzelung, bedingt durch die rhythmische, lagenweise Anordnung der Dissepimente in Abständen von 1 mm;
2. tiefere, aber unregelmäßige Einschnürungen in Abständen von rund 30 mm.

Die gleichmäßige Streifung und Bänderung der Epithel insbesondere bei den Koralliten der *Thecosmilia*-Kolonien liegt die Vermutung nahe, daß sie durch regelmäßige Schwan-

kungen eines oder mehrerer zusammenhängender ökologischer Faktoren verursacht wurde. Eine jahreszeitlich bedingte Periodizität ist dabei am ehesten anzunehmen. Das vorliegende Material erlaubt jedoch keine genaueren Aussagen.

Einmaliges verstärktes Wachstum, welches sich durch verstärkte Knospung bemerkbar macht und auch bei anderen Koloniebildnern beobachtet wurde, kann auch durch die Optimierung anderer, nichtkosmischer Umweltfaktoren bedingt sein. So kann sich die Nahrungs- und Sauerstoffzufuhr spontan erhöhen oder durch die Zerstörung eines zunächst schattenliefernden Teiles des Riffgerüsts den Organismus mehr Licht erreichen, worauf dieser mit verstärktem Wachstum reagiert.

#### 9.1.2 VERTEILUNG DER KORALLEN INNERHALB DER RIFFKOMPLEXE

In den untersuchten Riffen sind Korallen die verbreitetsten Gerüstbildner. Ihre größte Diversität erlangen sie in den eigentlichen Riffknospen, wo sie maßgeblich zur Entstehung des Riffgerüsts beitragen. Gleichzeitig werden die Korallen als Bruch weit in die umgebenden Schuttareale hineinverfrachtet. In den Kössener Biostromen, die sich seitlich mit den Biohermen der Oberrhät-Riffe verzahnen, bilden sie als nahezu einzige Riffbildner ein flaches Korallengestrüpp:

Die einzelnen Korallenarten sind nicht nur durch ihren Internaufbau, sondern auch durch spezifische Wuchsformen charakterisiert, welche in deutlicher, ökologisch-funktioneller Beziehung zu den jeweiligen Standorten der Korallen innerhalb der Riffgebiete stehen.

Die Auswirkungen der Wasserbewegung (Strömung und Wellenenergie) sind bei fossilen Riffen wohl am besten der Betrachtung zugänglich, da sie ihren unmittelbaren Ausdruck finden in der Gestalt der Riffbildner und der Art des sie umgebenden

Sediments. Die Wasserenergie nimmt Einfluß:

1. auf die Verteilung der Korallen im Riffbereich;
2. auf die Bevorzugung bestimmter Wuchsformen als artspezifisches Merkmal in Abhängigkeit von der Exposition, und
3. auf die Ausbildung von spezifischen Wuchsformen als Anpassung der Korallen an bestimmte, durch die Wasserbewegung gesteuerte Umweltbedingungen.

Folgende, durch das Auftreten der Korallen gekennzeichnete, faziell definierte Bereiche können innerhalb der Riffgebiete unterschieden werden:

I. Große, polymikte Riffknospen im zentralen Teil des Riffgebietes

a) Innerhalb großer, komplex aufgebauter Riffknospen des zentralen Riffareales wird der Hauptanteil der Korallen von den großwüchsigen Arten mit buschartiger, phaceloider bis dendroider Kolonieform gestellt. Sie besiedeln die höchstenergetischen Ränder der Riffknospen, sind relativ arm an einer die Zwischenräume der Koralliten und Stöcke besiedelnden Epifauna und -flora und schützen die zentralen Riffknospenteile vor dem destruktiven Einfluß durch die Wasserbewegung. Die meist dickstengeligen und buschartigen Kolonien (die Koralliten-Durchmesser betragen zwischen 0,7 und 1,5 cm) bilden ein sehr wellenresistentes Riffgerüst. Besonders im inneren Teil der Kolonien liegen die Koralliten sehr dicht, in den peripheren Teilen divergieren sie nach außen. Als Reaktion auf die Wasserbewegung als Lieferant von Sauerstoff und Nahrung ist häufig ein gerichtetes Wachstum der einzelnen Koralliten und der gesamten Kolonie in die Strömung hinein zu beobachten (Abb. 24). Dies wird besonders an den Rändern der Riffknospen deutlich, an denen die Wuchsrichtung der Korallen stets radial nach außen zeigt.

Sediment: insgesamt Biolithit bzw. framestone; zwischen den Korallen arenitischer, zum Teil onkoidisch umkrusteter Biopelsparit bis-mikrit bzw. grain- bis packstone.

Formen: *Thecosmilia clathrata* EMMRICH,

Form A

*Thecosmilia cyclica* SCHÄFER & SENOWBARI-DARYAN

*Pinacophyllum* sp. 1

*Pinacophyllum* sp. 2

*Stylophyllum polyacanthum* REUSS

In diese randlichen Bereiche der Riffknospen gehören zusätzlich die Formen mit foliater Wuchsform (*Seriastraea multiphylla* SCHÄFER & SENOWBARI-DARYAN), außerdem sind auch massive Stockkorallen anzutreffen. Doch sind sie auf niedriger-energetische Areale beschränkt.

b) Innerhalb der geschützten Bereiche polymikter Riffknospen sind überwiegend solche Korallenarten anzutreffen, die solitäre, hochwüchsige Koralliten bilden. Sie leben in Gemeinschaft mit Hydrozoen, Kalkschwämmen und Tabulozoen und zeigen im Vergleich zu den buschartigen Kolonien an Riffknospenträndern eine weitaus größere biogene Anlagerung durch andere Riffgerüstbildner und eine gleichwüchsiger, heterogenere Epifauna und-flora als jene.

Sediment: insgesamt Biolithit bzw. framestone bis bindstone; zwischen den Kolonien Biomikrit oder Pelbiosparit bzw. biogener mudstone bis bindstone bzw. grainstone.

Formen: *Montlivaltia norica* FRECH  
*Montlivaltia cf. reussi* M. EDW. & H.  
*Stylophyllopsis polyacis* FRECH

c) Eine Zwischenstellung zwischen diesen beiden Korallengruppen, die innerhalb der Riffknospen deutlich getrennte Bereiche besiedeln, nehmen die kleinwüchsigen Korallen mit dendroider Stockform ein. Sie treten im Strömungsschatten hinter großwüchsigen Korallenbüschen auf und können zum Teil ausgedehnte Areale bedecken. Gleichzeitig sind sie aber auch an den Außenseiten der Riffknospen dort anzutreffen, wo die Wasserenergie vermutlich durch die etwas tiefere Position schon etwas gemäßigter war.

Sediment: insgesamt Biolithit bzw. framestone; zwischen den Kolonien Biomikrit bzw. mudstone.

Formen: *Thecosmilia clathrata* EMMRICH,  
Form B

II. Kleine, poly- oder monomikte Riffknospen in den peripheren Teilen des zentralen Riffareales

Auch die kleineren Riffknospen in den randlich gelegenen Teilen des zentralen Riffareales werden überwiegend von verschiedenen Riffbildnern aufgebaut. Häufig ist innerhalb der Knospen eine vertikale Zonierung zu beobachten. Meist dominieren eine oder auch zwei Korallenarten, und die übrigen Riffbildner sind nur sehr untergeordnet zu finden, so daß sich durch diese dominierenden Arten die Riffknospen hinreichend typisieren lassen. Neben den Korallen kommen sehr selten Hydrozoen vor, andere Riffbildner fehlen vollständig.

Unter den Korallen überwiegen niedrig-dendroide Typen und Arten mit massiv-cerioder Stockform. Es fehlen dagegen die Einzelkorallen und meist auch die großwüchsigen, phaceloiden Koloniebildner mit Ausnahme der beiden Arten *Thecosmilia clathrata* Form A und *Thecosmilia cyclica*, die noch weit in die Schuttfazies hineinreichen.

Sediment: insgesamt Biolithit bzw. framestone; zwischen den Kolonien Biomikrit oder arenitischer Biopelsparit bzw. mudstone oder pack- bis grainstone.

Formen: *Thecosmilia clathrata*  
EMMRICH, Form A  
*Thecosmilia clathrata*  
EMMRICH, Form B  
*Thecosmilia cyclica*  
SCHÄFER & SENOWBARI-DARYAN  
*Astraeomorpha confusa* (WINKLER)  
*Thamnasteria rectilamellosa*  
WINKLER

III. Schuttareal, welches die Riffknospen umgibt

In den arenitischen Riffdetrituskalken in den exponierten Teilen des Riffgebietes findet man ausschließlich Bruch von hochwüchsigen Korallenstöcken (vgl. I.a) und Arten mit massiver Kolonieform, deren Lebensraum im Bereich der Riffknospenränder und in der Riffeschuttfazies nahe des zentralen Riffgebietes lag.

In den überwiegend mikritischen Schutt-kalken der energetisch geschützteren Riffseite im besonderen des Röteland-Riffes tritt generell sehr wenig Bruch von Riffgerüstbildnern auf. Neben Korallenschutt kommt aber, prozentual gesehen, auch häufiger derjenige anderer Riffbildner vor. Unter dem Korallenschutt überwiegen die kleinwüchsigen, dendroiden Formen, außerdem massive Stockkorallen.

- a) Sediment: arenitischer Biointrasparit bzw. pack - grainstone  
Formen: *Thecosmilia clathrata*  
EMMRICH Form A  
*Thecosmilia cyclica*  
SCHÄFER & SENOWBARI-DARYAN  
*Stylophyllum polyacanthum* REUSS  
*Astraeomorpha confusa* (WINKLER)  
*Astraeomorpha crassisepta* REUSS  
*Isastraea profunda* REUSS  
*Palaeastraea grandissima*  
FRECH
- b) Sediment: Biomikrit bzw. wackestone  
Formen: *Thecosmilia clathrata*  
EMMRICH, Form B  
*Thamnasteria rectilamellosa*  
WINKLER  
*Astraeomorpha confusa*  
(WINKLER)  
*Astrocoenia waltheri*  
FRECH

#### IV. Kössener Biostrome

Die Kössener Korallenkalke (Bezeichnung nach FABRICIUS, 1966:18) bilden im Arbeitsgebiet wenige m bis zu 10 m mächtige Biostrome und bestehen aus einer gegenüber den massigen Oberrhät-Riffen stark reduzierten Riff-Fauna. Unter den Korallen sind ausschließlich kleinwüchsige, dendroide und seltener noch massive Formen vertreten. Sie bilden ein niedriges, häufig stark verzweigtes Korallendickicht.

Sediment: insgesamt Biolithit bzw. frame - stone; zwischen den Kolonien Biomikrit bzw. mudstone.

Formen: *Thecosmilia clathrata* EMMERICH  
Form B  
*Astraeomorpha confusa* (WINKLER)  
*Thamasteria rectilamellosa*  
WINKLER

Die Verteilung der Korallen-Wuchsformen ermöglicht also eine Gliederung der beiden Riffkomplexe. Es zeigen an:

1. phaceloide Wuchsformen den Außenrand von Riffknospen;
2. Einzelkorallen den zentralen Teil von Riffknospen;
3. zarte, dendroide Wuchsformen geschütztere Bereiche großer, polymikter Riffknospen, randlich gelegene Riffknospen und die Biostrome in Beckenposition;
4. massiv-cerioide Wuchsformen randlich gelegene Riffknospen, den oberen Riffhang und die nach Luv gerichtete Schuttfazies der Riffknospen;
5. massiv-thamnasterioide Wuchsformen randlich gelegene Riffknospen, die rückwärtige, geschützte Seite großer Riffknospen und die onkoidische Riffdetritus-Fazies, und
6. foliate Wuchsformen den randlich und etwa tiefer (geschützter) gelegenen Teil von Riffknospen.

#### 9.1.3. VERGLEICH ZWISCHEN REZENTEN KORALLEN-RIFFEN UND DEN OBERRHÄT-RIFFEN

Zahlreiche rezent-ökologische Arbeiten befassen sich mit der Analyse der indopazi-

fischen und atlantischen (karibischen) Korallenriffe. Die topographisch erkennbaren Struktureinheiten der Riffe können durch spezifische Faunengesellschaften charakterisiert werden, wobei meist eine oder maximal zwei Arten (in der Regel Korallen und Milleporiden) als Zonenindikatoren angesehen werden.

In Tabelle 12 werden die wichtigsten Ergebnisse einiger Autoren zusammengestellt und mit denjenigen der Riffe von Adnet und der Röteland verglichen. Das Vorkommen der Korallen-Gemeinschaften, welche durch bestimmte Wuchsformen der Kolonien typisiert sind, wird in Beziehung zum Grad der herrschenden Wasserenergie gesetzt. Die Ergebnisse wurden folgenden Arbeiten entnommen:

1. Ufersaum-Riffe Golf von Aqaba (Rotes Meer) MERGNER (1971) und MERGNER & SCHUMACHER (1974 in Eilat und Aqaba. Unterstützt durch eigene Beobachtungen, die während einer Reise an den Golf von Aqaba im Herbst 1976 an 5 verschiedenen Korallenriffen entlang der Sinai-Küste gemacht wurden.
2. Ufersaum-Riffe Indischer Ozean: MERGNER & SCHEER (1973).
3. Ufersaum-Riffe Jamaica (Karibik): GOREAU (1959) und MERGNER (1971).
4. Bermuda patch-reefs (Karibik): GARRET et al. (1971).

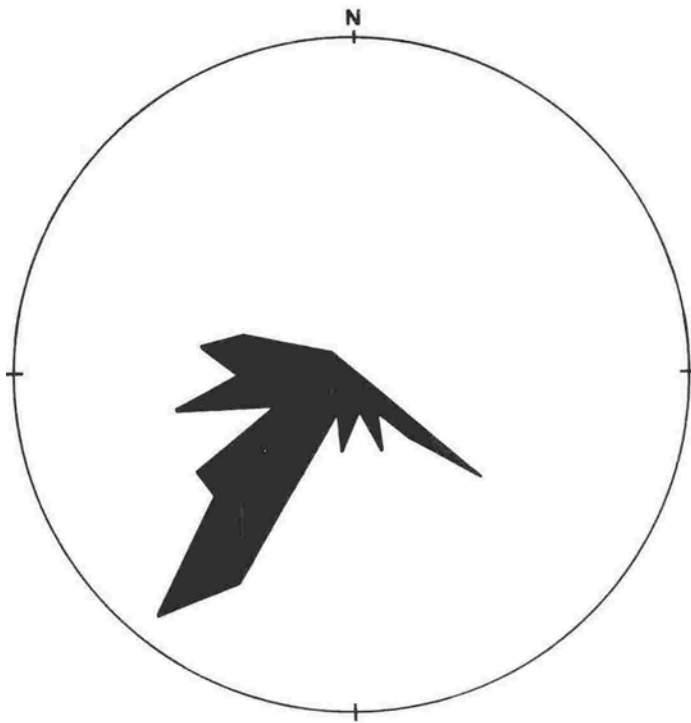
Die in Tabelle 11 berücksichtigten Korallenzonen sind nach dem unterschiedlichen Grad der Wasserenergie aufgeführt:

Zentrum: Bereich mit maximaler Wasserenergie  
Ufersaum-Riffe: Riffkante  
patch-reefs: Ränder der Riffknospen oder ihre exponierten Teile

Linker Abschnitt: Bereich mit abnehmender Wasserenergie in zunehmender Entfernung vom Riff

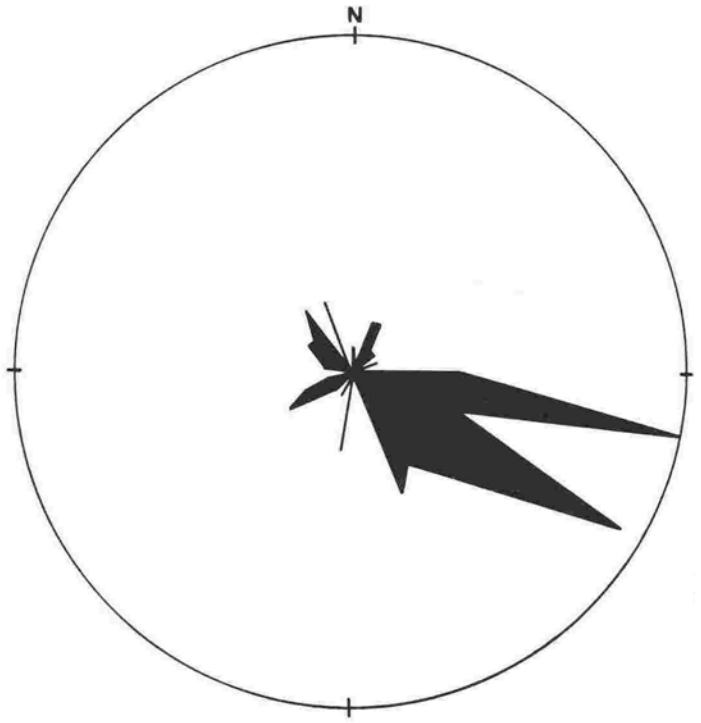
Ufersaum-Riffe: Riffhang und Hangfuß  
patch-reefs: Bereich außerhalb der Riffknospenränder und zwischen den Knospen

Rechter Abschnitt: Bereich abnehmender Wasserenergie

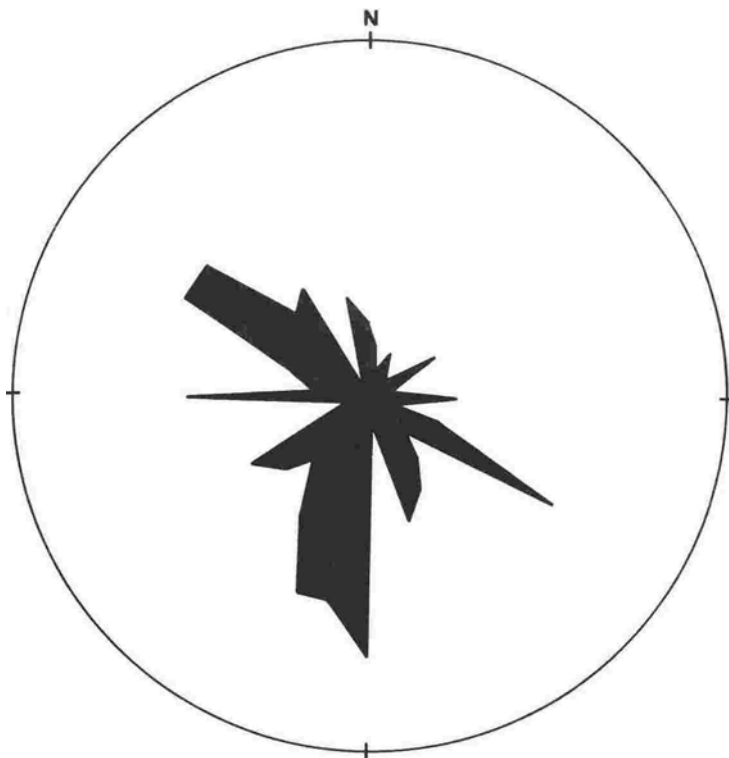


Wuchsrichtung von *Thecosmilia* A  
Adnet, Tropfbruch  
Riffknoepe A

24



Wuchsrichtung von *Thecosmilia* A  
Adnet, Tropfbruch  
Riffknoepe B



Wuchsrichtung von *Thecosmilia* A  
Adnet, Tropfbruch  
Riffknoepe C

25

Abb. 24 und Abb. 25: Bevorzugte Wuchsrichtung von *Thecosmilia clathrata* Form A-Kolonien in verschiedenen Riffknoepen des Tropfbruches /Adnet, dargestellt in Kreisdiagrammen. Abb. 24 links zeigt das radial nach außen gerichtete Wachstum der Kolonien in einer halbkreisförmig angelegten Riffknoepe (Steinbruchsohle A). In Abb. 24 rechts dominiert ein deutliches Maximum, hervorgerufen durch die Anlage der Kolonien in zum Riffknoepen-Außenrand parallel verlaufenden Reihen (Steinbruchsohle B). Das Diagramm in Abb. 25 bringt die fehlende Wuchsorientierung in isoliert stehenden Kolonien auf Steinbruchsohle C zum Ausdruck.

Prevailing growth direction of *Thecosmilia clathrata* form colonies in different reef patches of the "Tropfbruch", Adnet. Fig. 24 (left side) shows the radial growth of the colonies within a reef patch characterized by a half circular arrangement of the reef communities (quarry floor A). In fig. 24 (right side) one well defined maximum dominates, which is caused by the distribution of the colonies in rows parallel to the margin of the reef patch (quarry floor B). The diagram of fig. 25 illustrates the lack of a growth orientation in the isolated colonies on quarry floor C.

Ufersaum-Riffe: Riffdach und Lagune  
in Richtung Land  
patch reefs: zentraler Bereich  
von Riffknospen

### Ergebnisse:

1. In allen Riffgebieten ist eine zonare Gliederung der Korallen zu erkennen.
2. Die Zonierung der Korallen ist in Abhängigkeit zu sehen
  - a) von der Topographie und
  - b) von dem Grad der herrschenden Wasserenergie
3. Ufersaum-Riffe sind einseitig orientierte Riffkörper, Flecken-Riffe (patch reefs) liegen allseitig isoliert und sind damit nahezu konzentrisch aufgebaut. Eine Parallelisierung der strukturellen Einheiten bei der Rifftypen wird hierdurch wesentlich erschwert.
4. Die für die verschiedenen Zonen signifikanten Korallen- (und Hydrozoen)-arten sind meist durch gemeinsame Wuchsformen gekennzeichnet. In den rezenten Riffen können generell 4 Wuchsformen unterschieden werden. Teilweise decken sie sich mit denjenigen der in den obertriadischen Riffenauf tretenden Wuchsformen, teilweise sind abweichende, sich aber entsprechende Formtypen entwickelt.

<u>Rezente Korallenriffe</u>	<u>Oberrhät-Riffe</u>
dendroid	dendroid
massiv-kugelig	massiv-kugelig/ plattig
tischförmig	phaceloid mit ge- richtetem Wachstum
tafelig	tafelig
solitär oder schwach dendroid	solitär oder schwach dendroid

5. Die beste Übereinstimmung ist bei der dendroiden Wuchsform gegeben. Als Beispiel seien hier *Acropora cervicornis* und *Thecosmilia clathrata* Form B genannt, die beide meist ein dichtes, homotypisches Korallendickicht bilden. Sie sind beide meist an den Riff frändern in bereits größerer Wassertiefe anzusiedeln.

6. Die massiven Stockkorallen rezenter Riffe haben einen knollig-kugeligen Umriß. Wichtigster Strukturbildner sind sie am Hangfuß, in der Pfeilerzone (Riffhang) und im rückwärtigen Riffdach bzw. den lagunären patch-reefs. Dagegen sind die fossilen massiven Stockkorallen meist von plattiger Gestalt. Sie sind auf die randlich gelegenen Riffknospen und die Schuttwannen zwischen den Knospen konzentriert.

7. Mit den großen, tischförmigen Korallenstöcken verschiedener *Acropora*-Arten sind, was Form und funktionelle Anpassung betrifft, in den Oberrhät-Riffen am ehesten die großen, buschförmigen Korallenarten mit phaceloider bis dendroider Koralliten-Anordnung vergleichbar. Beide Formkreise zählen zu den hauptsächlichen Strukturbildnern des Riffgerüsts, beide besiedeln die gleichen exponierten Standorte innerhalb der Riffkomplexe und beide bieten, bedingt durch die Festigkeit und gleichzeitige Porosität der Kolonien, der einwirkenden Wasserbewegung den besten Widerstand, indem sie die Kraft der Wellen brechen. Zudem ist bei den obertriadischen Arten die gleiche Tendenz entwickelt, dem Sauerstoff und Nahrung liefernden Wasserstrom entgegenzuwachsen. So kann sich auch bei ihnen wie bei den *Acropora*-Arten eine gegenseitig orientierte, konsolenartige Wuchsform ausbilden (Abb. 24 Taf.3-4).

8. Tafelige Wuchsformen sind in rezenten Riffen auf die Milleporiden (Hydrozoen) beschränkt. Diese zählen aber zu den wichtigsten Gerüstbildnern. Bedingt vergleichbar ist mit ihnen die foliate Koralle *Seriastraea multiphylla* der Oberrhät-Riffe. Die unterschiedliche Orientierung der Kolonien zur Strömungsrichtung ist dadurch gegeben, daß die einzelnen Blätter der Milleporiden-Kolonien porat und allseitig mit Polypen besetzt sind und ein Durchströmen des Wassers ermöglichen, während die Lamellen von *Seriastraea* massiv und einseitig mit Koralliten besetzt sind. Der Wasserstrom muß also zwischen den Lamellen (parallel zu ihnen) hindurchlaufen, um alle Polypen mit den lebensnotwendigen Stoffen zu versorgen (vgl. SCHÄ-

	abnehmend	maximale Wasserenergie	abnehmend
Ufersaumriffe	Hangfuß	v. Riffkante	h. Riffkante
	Riffhang	Riffdach	Lagunenriffe
Oberrät-Riffe Adnet/Röteland in "Lagunen"- Position	phaceloid/ massiv	phaceloid dendroid foliat	massiv solitär
	Thecosmilia- Thamnasteria- Gem.	Thecosmilia- Pinacophyllum- Stylophyllum-G.	Montlivaltia- Astraeomorpha- Seriastrea-G. Gem.
Ufersaum-Riffe Golf von Aqaba (Rotes Meer)	massiv (dendroid)	tischförmig massiv (dendroid)	tafelig massiv/ dendroid
	Zone mit zunehm. massiven Korallen (Platygyra, Porites, Favia, Favites)	Millepora- Zone (red. Fauna)	Millepora- Zone Lagunenriffe
Ufersaum-Riffe Jamaica (Karibik)	massiv dendroid	tischförmig (tischförmig)	massiv/ (dendroid)
	Annularis- Zone	Cervicornis- Zone (=Brecher-Zone)	Pfeiler- Zone Rückriff- Zone
Bermuda- Patch-Reefs (Karibik)	dendroid	massiv	dendroid
	Oculina-Madracis- Gem.	Montastrea-Diploria- Porites astreoides-Gem.	Oculina-Madracis- Gem.

Tab. 12: Darstellung von Ökozonen in verschiedenen rezenten Korallenriffen und in den Oberrät-Riffen von Adnet und der Röteland. Die einzelnen Riffbereiche sind durch bestimmte Assoziationen mit typischen Formtypen charakterisiert. Die Formtypen stehen mit dem Grade der Wasserbewegung in enger Beziehung.

Graphic description of ecozones within different recent coral reefs and in the Upper Triassic reefs of Adnet and the Röteland. The distinct reef areas are characterized by significant associations with typical "Formtypen". This is related to the degree of water agitation.



FER & SENOWBARI-DARYAN, 1978). Beide Formen kommen bevorzugt in Riffkanten der Ufer-saum- Riffe bzw. auf den Außenrändern der Riffknospen vor.

9. Solitär bis schwach verzweigte Wuchsformen sind ebenfalls in den rezenten wie in den obertriadischen Riffen vertreten. In rezenten Riffen sind es die flach scheibenförmigen Einzelkorallen *Fungia* und *Cyclolites* und die hochwüchsigen, mäßig verzweigten Arten der Gattung *Euphyllia*, die beide in geschützten Bereichen auf dem rückwärtigen Riffdach und am unteren Riffhang vorkommen. Mit der ersten Gruppe vergleichbar ist die Gattung *Procycolites* deren Auftreten auf die sandigen Areale innerhalb der Riffknospen und den riffnahen Schuttbereich beschränkt ist. Die hochwüchsigen, nicht oder nur gering verzweigten Formen wie *Montlivaltia* mit verschiedenen Arten und *Stylophyllopsis polyactis* treten nur in den geschützten Arealen der Riffknospen auf und sind hier häufig in wannenartigen Vertiefungen anzutreffen. Im Gegensatz zu den reinen Kalkschwamm-Hydrozoen-Tabulozoen-Gemeinschaften ist das Sediment meist ein feinarenitischer Kalksand. Infolge ihrer instabilen Wuchsform sind sie jedoch nicht in der Lage, stärker exponierte Standorte zu besiedeln.

10. Inkrustierende Kolonien in rezenten Korallenriffen stellen meist eine Anpassung der jeweiligen, meist dendroiden Arten an einen speziellen Biotop dar. Nach Beobachtungen in den Riffen entlang der Sinai-Küste (Golf von Aqaba, Rotes Meer) treten sie als Umkleidung der Riffhöhlenränder im Riffdach und an der oberen Riffkante besonders im Bereich von Canyons und Siphos auf und zeigen eine besondere Anpassung an ein hochenergetisches Milieu. Vergleichbare Formen wurden in den Oberrhät-Riffen nicht beobachtet.

11. Vielmehr als in den rezenten sind in den Oberrhät-Riffen die Kalkschwämme, Hydrozoen und Tabulozoen am Aufbau des Riffgerüsts beteiligt. Trotz ihrer gestaltlichen Übereinstimmung mit den massiven

Stockkorallen rezenter Riffe sind sie, was ihre ökologische Anforderung und damit ihre Verbreitung im Riff betrifft, mit diesen nicht in Beziehung zu setzen.

#### 9.1.4 ÄHNLICHKEITSBERECHNUNGEN UND GRUPPIERUNGEN DER KORALLEN

##### A. Epi- und Endolithion

Das Artenspektrum der an Korallengemeinschaften gebundenen Epi- und Endobionten ist auffallend klein gegenüber demjenigen in Hydrozoen-, Kalkschwamm- und Tabulozoen/Bryozoen - Gemeinschaften. Unter der Berücksichtigung des Sekundärbewuchses lassen sich die für den Aufbau des Riffgerüsts wichtigsten Korallenarten in 4 deutlich unterscheidbare Gruppen gliedern (Tab. 13, Abb. 26).

Gruppe A: umfaßt die Korallenarten *Stylophyllum polyacanthum* und *Stylophyllum paradoxum* (I und II), *Thecosmilia cyclica* (III) und *Pinacophyllum* (IV). Allen Arten sind Problematikum A OHLEN und *Bacinella irregularis* als Bewuchs gemeinsam. *Stylophyllum paradoxum* und *polyacanthum* stehen zudem durch *Nubecularia* und Algenbohrungen (Mikritrinden), *Thecosmilia cyclica*, *Stylophyllum polyacanthum* und *Pinacophyllum* durch *Alpinophragmium* und porostromate Blaualgen in (*Girvanella* ? sp.2) Beziehung.

Gruppe B: umfaßt die Gattungen *Astrocoenia*, *Astraeomorpha*, *Thamnasteria* und *Isastraea*. Alle vier Gattungen werden ebenfalls durch Problematikum A OHLEN *Bacinella irregularis* inkrustiert. Weiterer Bewuchs fehlt in der Regel. Speziell bei *Isastraea* und *Thamnasteria* tritt Anbohrung von Muscheln auf.

Gruppe C: umfaßt die Arten *Thecosmilia elathrata* Form A, B und C und *Montlivaltia* cf. *reussi*. Allen gemeinsam sind die sessilen Miliolidae, teilweise treten auch sand-schalige Foraminiferen als Bewuchs auf. *Thaumatoporella*, kleine Kolonien von *Annae-coelia* und solche von Bryozoa sp. 1, Form A wurden in einigen Fällen beobachtet.

Gruppe Art	A				B				C				D	
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV
15	x	x	x	x	x	x	x	x						
16	x	x	x	x	x	x	x	x						
22	x	x												
10	x	x							x	x	x	x	x	
9		x								x		x	x	
8		x	x	x										
12			x	x										x
18														x
4														x
38														x
29													x	x
1													x	x
3													x	x
2													x	
7													x	
13													x	
23													x	
17														x
24											x	x		x
31												x		
MF I/A	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		
MF I/D				x	x	x	x					x		
MF I/B											x	x	x	
MF I/C											x	x	x	
a	x	x	x	x					(x)					
b					x	x	x	x						
c					(x)				x	x	x	x		
d												x	x	
e													x	

Tab. 13: Korallen: Verteilung der Epi-/Endobionten, Sedimenttypen und Wuchsformen bei den verschiedenen Korallenarten.

I *Stylophyllum paradoxum*  
 II *Stylophyllum polyacanthum*  
 III *Thecosmilia cyclica*  
 IV *Pinacophyllum* sp.  
 V *Astrocoenia waltheri*  
 VI *Astraeomorpha confusa*  
 VII *Thamasteria rectilamellosa*  
 VIII *Isastraea profunda*  
 IX *Thecosmilia clathrata* Form C  
 X *Thecosmilia clathrata* Form A  
 XI *Thecosmilia clathrata* Form B  
 XII *Montlivaltia* cf. *reussi*  
 XIII *Seriastraea multiphylla*  
 XIV *Montlivaltia norica*

Wuchsformen: a phaceloid  
 b massiv  
 c dendroid (bis phaceloid)  
 d zylindrisch (solitär)  
 e foliat

Tab. 13. Relationships between the epi-/endobionts and of the facies types as well as the growth forms of the different coral species.

Gruppe D: umfaßt die beiden Arten *Seriastraea multiphylla* und *Montlivaltia norica*. Der Bewuchs innerhalb dieser Gruppe ist durch eine für Korallen im allgemeinen ungewöhnlich hohe Diversität gekennzeichnet. Auf beiden Arten wurden *Microtubus*, *Foliatena* und Tabulozoen-Kolonien festgestellt. Außerdem ist jede Art durch eine eigene Epifauna und -flora charakterisiert.

Typisch für *Montlivaltia norica* sind *Serpula* sp. 1, Spongiostromata-Krusten und *Annaecoelia*, auf *Seriastraea* sind dagegen häufiger *Microtubus*, *Radiomura*, *Baccanella floriformis* und *Problematikum* sp. 3 anzutreffen. Häufig sind die Platten auch von Muscheln angebohrt. Durch sessile, sandschalige Foraminiferen und Miliolid-schaler ist *Seriastraea* zusätzlich mit den Arten der Gruppe C verbunden.

#### B Sediment

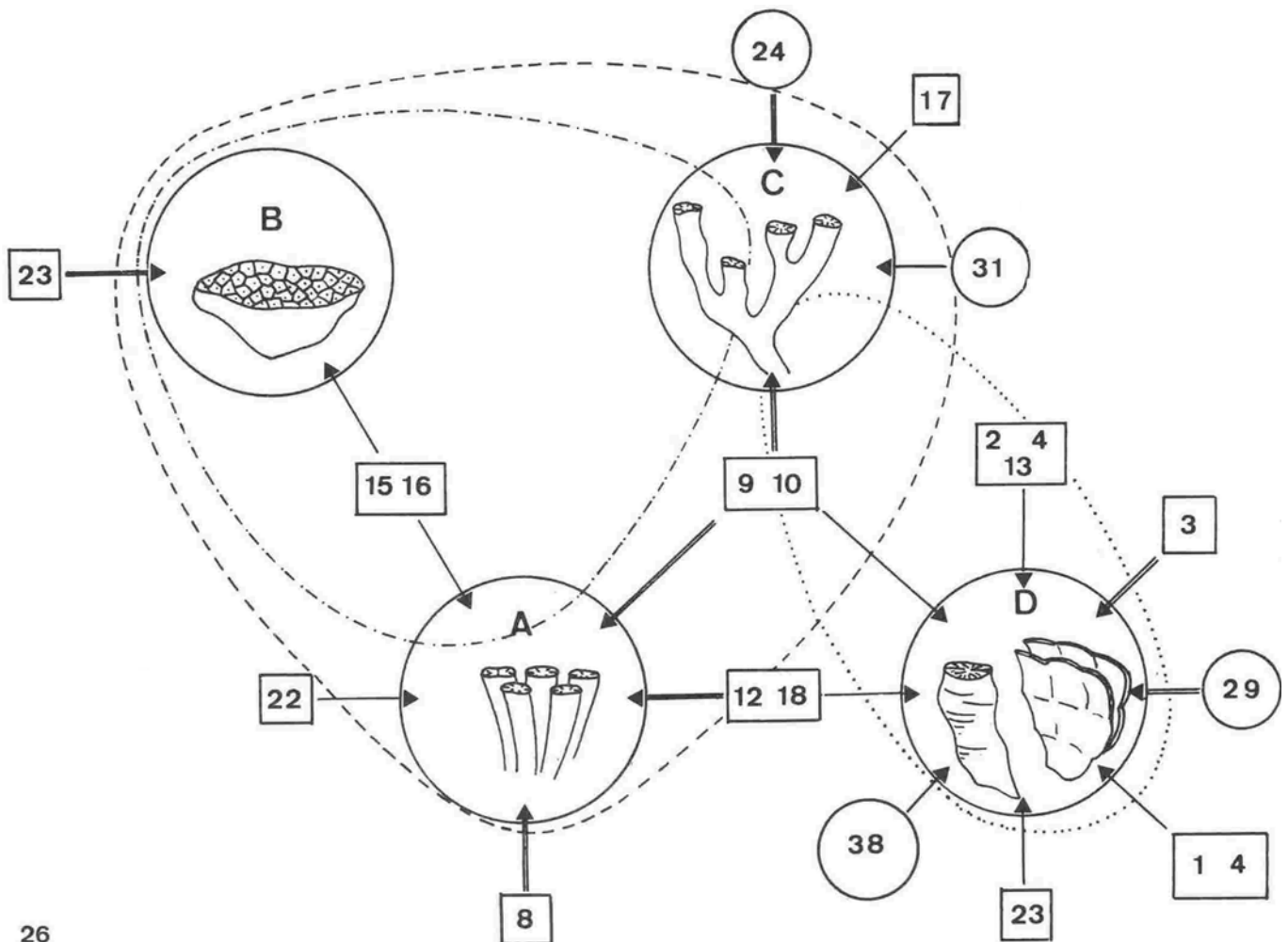
Die Gliederung der aufgrund ihres Be-

wuchses unterschiedenen Korallen-Gruppen wird zudem durch die Verteilung der Sedimenttypen unterstützt. Arenitische Detrituskalke findet man in den Gruppen A, B und C. Die Korallen der Gruppe B, außerdem *Pinacophyllum* und *Thecosmilia clathrata* Form B treten häufig in bunten biomikritischen Sedimenten (MF-Typ I/D) auf.

Bereits *Thecosmilia clathrata* Form B, stärker noch *Seriastraea* und *Montlivaltia norica* sind durch feinen Kalkschlamm oder die charakteristischen Pelbiosparite der Kleinhöhlen zentral gelegener Bereiche von Riffknospen typisiert.

#### C Wuchsformen der Kolonien

Nach der Wuchsform ihrer Kolonien können bei den Korallen drei Formenkreise unterschieden werden, die nahezu vollständig mit den auf der Basis des Sekundärbewuchses aufgestellten Gruppen A, B und C übereinstimmen.



26

Abb. 26 - 29: Schematische Darstellung der Beziehungen zwischen den verschiedenen Gruppen der Riffgerüstbildner und ihrem Sekundärbewuchs (Epi-/Endolithion), ihrer Wuchsform und dem sie umgebenden Sediment. Die mit Großbuchstaben versehenen Kreise kennzeichnen die in den Tabellen 12 bis 15 durch Kombination der Merkmale gewonnenen Gruppen unter den verschiedenen Riffbildnern. Makroorganismen als Sekundärsiedler werden durch Zahlen in Kreisen, die Mikroorganismen durch Zahlen in Rechtecken dargestellt. Ihr Auftreten auf den Riffbildnern der einzelnen Gruppen ist durch Pfeile gekennzeichnet. Unterschiedlich gestrichelte Linien verdeutlichen die einzelnen Sedimenttypen (MF-Typen I/A bis D) und umfassen jeweils diejenigen Organismen, mit welchen sie assoziiert sind. Abb. 26 - Korallen; Abb. 27 - Hydrozoen; Abb. 28 - Kalkschwämme; Abb. 29 - Tabulozoen und Bryozoen.

Schematic descriptions of the connections between the different groups of reef framebuilders in the secondary overgrowth (epi- and endolithion), their growth forms and surrounding sediment. Circles with capital letters illustrate those groups of framebuilders, resulting from the combination of the characteristics shown in tab. 12 to 15. Macroorganisms, acting as secondary overgrowth, have been illustrated by numbers within the circles, microorganisms by numbers within the squares. Their appearance on framebuilders of distinct groups is marked by arrows. Different broken lines illustrate distinct types of sediments (microfacies-types I/A to I/D) and enclose those groups of organisms, with which they are associated. Fig. 26 - corals; Fig. 27 - Hydrozoans; Fig. 28 - Calcisponges; Fig. 29 - Tabulozoans and Bryozoans.

Phaceloide Stockformen treten in der Gruppe A auf. Sie ist gleichzeitig durch eine große Homogenität bezüglich ihres Bewuchses ausgezeichnet.

Massiv-cerioide und thamnasterioide Stockformen sind auf die Gruppe B beschränkt. Wie bei allen massiven Kolonien (vgl. Hydrozoen und Tabulozoen/Bryozoen) kommen auch bei diesen Korallen besonders gehäuft Muschelanbohrungen vor.

Dendroide Stockformen, also buschartige Kolonien mit mehr oder minder zahlreichen Verzweigungen der Koralliten sind, in Gruppe C ausgebildet. Schon in dieser Gruppe treten feinkörnigere Sedimenttypen auf. Dies ist vermutlich bedingt durch die Lage der Stöcke im Riffgerüst und durch die Funktion der verzweigten Koralliten als Sedimentfänger.

Solitäre (*Montlivaltia norica*) und foliate Wuchsformen (*Seriastraea multiphylla*) werden in Gruppe D zusammengefaßt. Die Gruppe D ist in der Gestalt der Kolonien, der Art des Sedimentes und des Sekundärbewuchses deutlich von allen anderen Gruppen unterschieden. *Montlivaltia cf. reussi* nimmt eine vermittelnde Stellung zwischen Gruppe C und Gruppe D ein.

#### JACCARD- und SIMPSON-Ähnlichkeitsmatrix für das Epi- und Endolithion (Diagramm 1)

Bedingt durch die geringe Diversität der Epi- und Endobionten liegen die Koeffizienten der JACCARD- Ähnlichkeitsmatrix für die Korallen zum Teil sehr viel höher als für die Hydrozoen, Kalkschwämme und Tabulozoen/Bryozoen. Die Übereinstimmung im Bewuchs ist bei den einzelnen Artkombinationen zwischen 0 und 100%. Zwei deutliche Felder mit hohem Grad an Übereinstimmung (40 bis 100 %) sind durch ein Feld mit fehlender Ähnlichkeit (0%) getrennt.

Die Ähnlichkeitsmatrix erlaubt eine Zusammenfassung der in Tab. 12 auseinandergehaltenen Gruppen A und B in einer über-

geordneten Gruppe. Weitere Übereinstimmungen sind zwischen einigen Arten der Gruppe A und C zu beobachten. Außerdem zeigt die Matrix, daß die Gruppe C mit Gruppe D durch den ambivalenten Bewuchs von *Seriastraea* (XIII) in Verbindung stehen.

Die SIMPSON-Ähnlichkeitsmatrix für den Bewuchs ergibt eine deutliche Erhöhung aller Koeffizienten. Die Koeffizienten der Artenkombinationen innerhalb einer Gruppe liegen fast stets über 50%. Dies ist durch die im allgemeinen geringe Diversität des Bewuchses der Korallen zu erklären. Eine Ausnahme bildet die Gruppe D, bei welcher der geringe SIMPSON-Index auf die hohe Diversität des Bewuchses zurückzuführen ist.

#### JACCARD - und SIMPSON-Ähnlichkeitsmatrix für Wuchsformen, Sedimenttypen und Bewuchs (Diagramm 2)

Unter Berücksichtigung der Wuchsformen und des Sedimenttypes bei den verschiedenen Korallenarten ist ein deutlicher Anstieg der Ähnlichkeitskoeffizienten zu beobachten. Dies trifft sowohl für die JACCARD- als auch für die SIMPSON-Koeffizienten zu (Diagramm 2).

Abb. 26 gibt eine schematische Darstellung der Beziehungen zwischen den vier Korallengruppen, die aufgrund ihrer Wuchsformen, ihrer Sekundärbesiedlung durch Epi- und Endobionten und durch die Verteilung der Sedimenttypen unterschieden werden können. Die Darstellung bringt zum Ausdruck, daß die Gruppe A, B und C infolge des ihnen allen gemeinsamen geringen Bewuchses der vorherrschenden Sedimenttypen stark ineinander greifen und zu einer übergeordneten Einheit zusammengefaßt werden können. Gruppe D leitet dagegen aufgrund der in ihr auftretenden Wuchsformen, des Sedimentes und des starken von den anderen Gruppen abweichenden Bewuchses zu den Hydrozoen-Kalkschwamm-Tabulozoen/Bryozoen-Gemeinschaften über (Abb. 41, 42 und 43).

SIMPSON - Ähnlichkeitsmatrix

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV
JACCARD - Ähnlichkeitsmatrix	I	100	50	50	50	50	67	67	100	50	33	25	25	0
II	67	100	50	40	100	100	67	67	100	100	33	50	33	0
III	33	29	100	100	100	67	67	0	0	0	0	0	0	20
IV	29	38	80	100	100	67	67	0	0	0	0	0	0	40
V	50	33	50	40	100	67	67	0	0	0	0	0	0	0
VI	50	33	50	40	100	100	100	0	0	0	0	0	0	0
VII	40	29	40	33	67	67	100	0	0	0	0	0	33	0
VIII	40	29	40	33	67	67	100	0	0	0	0	0	33	0
IX	25	17	0	0	0	0	0	0	100	100	100	100	100	0
X	20	33	0	0	0	0	0	0	50	50	100	100	100	0
XI	17	13	0	0	0	0	0	0	100	25	67	33	33	0
XII	14	25	0	0	0	0	0	0	50	50	40	40	50	0
XIII	9	15	0	0	0	0	9	9	11	22	9	22	22	38
XIV	0	0	9	18	0	0	0	0	0	0	0	0	21	21

Korallen : Epi-/Endolithion

Diagramm 1: Korallen: Kombinierte JACCARD- (links-hoch) und SIMPSON-(rechts-quer) Ähnlichkeitsmatrix für das Epi-/Endolithion.  
Corals: combination of the JACCARD-(left-vertical) and SIMPSON-(right-horizontal) matrix of similarity for the epi-/endolithion.

SIMPSON - Ähnlichkeitsmatrix

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV
JACCARD - Ähnlichkeitsmatrix	I	100	67	67	80	50	50	60	33	40	33	33	17	0
II	75	100	63	60	50	50	60	67	80	33	38	25	0	0
III	67	56	100	60	50	50	60	33	40	17	17	0	17	0
IV	30	45	75	100	80	67	67	60	33	40	17	25	0	25
V	38	30	38	44	100	100	80	33	20	20	20	0	0	0
VI	33	27	33	40	83	100	83	80	33	20	33	33	0	0
VII	33	27	33	40	83	71	100	33	20	33	17	17	0	0
VIII	38	30	38	30	67	57	83	100	33	20	20	20	20	0
IX	29	22	13	10	17	29	13	14	100	100	100	33	0	0
X	38	44	22	18	11	22	10	11	60	60	80	40	0	0
XI	20	17	9	8	10	20	9	10	50	38	67	33	17	0
XII	15	21	7	7	17	25	15	8	33	40	36	17	22	0
XIII	6	11	0	0	0	0	6	6	7	13	18	6	45	0
XIV	0	0	8	12	0	0	0	0	0	0	6	13	28	0

Korallen : Epi-/Endolithion, Sedimenttypen und  
Wuchsformen der Kolonien

Diagramm 2: Korallen: Kombinierte JACCARD- und SIMPSON-Ähnlichkeitsmatrix für das Epi-/Endolithion, die Sedimenttypen und die Wuchsformen der Kolonien.  
Corals: combination of the JACCARD- and the SIMPSON-matrix of similarity of the epi-/endolithion, the sedimentary types and the growth form of the colonies.

## 9.2 ZUR PALÖKOLOGIE DER HYDROZOEN

### 9.2.1 ZUR ABHÄNGIGKEIT DER HYDROZOEN VON ÖKOLOGISCHEN FAKTOREN

Im Paläozoikum noch eine der wichtigsten Fossilgruppen beim Aufbau zum Teil ausgedehnter Riffgebiete, tritt die Bedeutung der skelettbildenden Hydrozoen im Mesozoikum und mehr noch in den rezenten Schelfgebieten hinter die der Hexakorallen zurück. Den absoluten Höhepunkt ihrer Entwicklung erreichen die Stromatoporen weltweit in den devonischen Riffen (vgl. FLÜGEL 1975 b:382). Aufgrund ihrer großen Diversität wurden sie immer wieder zur Zonierung der Riffkomplexe herangezogen, wobei im besonderen die Wechselbeziehungen zwischen den verschiedenen Formtypen und den ökologischen Faktoren ihres Lebensraumes im Vordergrund des Interesses standen (LECOMPTE, 1970, KREBS, 1971, EMBRY & KLOVAN, 1972, FLÜGEL & HÖTZL, 1976 u.a.).

Nach einer nahezu vollständigen Überlieferungslücke im ausgehenden Paläozoikum - eine Ausnahme bilden die im Perm der Salt Range erstmals beschriebenen und auch in der alpinen Obertrias nachgewiesenen Disjectoporidae - stellen sich die ersten mesozoischen, skelettbildenden Hydrozoen erst wieder zögernd in der oberen Trias ein, um dann im oberen Jura ein erneutes Maximum an Formenmannigfaltigkeit zu erreichen. In den rezenten Meeren sind sie bis auf wenige Formen ausgestorben. Zu ihnen gehört die Gattung *Millepora* LINNÉ, 1758, die weltweit in tropischen Riffen auftritt und bestimmte Biotope des Riffbereiches charakterisiert.

Im Vergleich zu anderen obertriadischen Riffkomplexen (Steinplatte bei Waidring/Tirol, Sauwand bei Gußwerk/Steiermark, Gosaukamm und Hoher Göll, Hochschwab) kommt den Hydrozoen im Adnet-Riff und Röteland-Riff eine wichtige Rolle als Gerüstbildner zu. Die Artenzusammensetzung

der Hydrozoen entspricht in etwa derjenigen der anderen Riffgebiete. Neben den Spongiomorphen ist es aber, abweichend von den anderen Riffen, in erster Linie die Gattung *Disjectopora*, die innerhalb der Riffknospen weite Areale besiedelt.

Nach SIEBER (1937) und OHLEN (1959) sind die Hydrozoen, im besonderen die Art *Stromatomorpha rhaetica*, weniger am Bau des Riffgerüsts selbst beteiligt als daß sie als Substrat für die gerüstbildenden Korallen die Basis der Riffentwicklung darstellen. Gerade die Art *Stromatomorpha rhaetica* ist aber in beiden Riffen sehr selten, ihre Funktion als Siedlungsgrund für die folgenden Riffgerüstbildner kann nicht bestätigt werden. Vielmehr scheint schon eine Ausbildung von Muschelbänken oder eine Anreicherung von Crinoidenschutt das Festsetzen von Korallenlarven und die Ausbildung eines komplex strukturierten Riffkörpers zu ermöglichen.

OHLEN (1959) und neben ihm auch andere Autoren (vgl. FLÜGEL 1975 b) berichten, daß die Hydrozoen mesozoischer Riffgebiete auf die schlammreichen Areale beschränkt waren. Dieses bevorzugte Auftreten der Hydrozoen in mikritischen Sedimenten kann durch die Beobachtung im Adnet- und Röteland-Riff bestätigt werden.

Aus dem obertriadischen Sauwand-Riff erwähnen FLÜGEL & FLÜGEL-KAHLER (1963) als einzige Hydrozoen die ästige Form *Spongiomorpha ramosa* und die laminare Form *Stromatomorpha rhaetica*. Im Gegensatz zu allen anderen Typen sind hier die Kolonien der zweiten Art niemals von Epizoen bewachsen, und das Sediment ist auffallend arm an Organismen. Die Autoren stimmen mit OHLEN (1959) darin überein, daß *Stromatomorpha rhaetica* bei der Entstehung der Riffe eine besondere Funktion innehatte.

ZANKL (1969) erwähnt ein gehäuftes Auftreten der Hydrozoen lediglich aus den "Calcispongien-Biozönosen", in welchen plattige Kolonien von *Stromatomorpha rhae-*

*tica* und *Thamnasteria rectilamellosa* gemeinsam mit Peronidellen die Ränder von Rifflknospen besiedeln.

Palökologische Untersuchungen an Hydrozoen hatten in der Mehrzahl die Auswertung der verschiedenen Wuchsformen als Indikatoren bestimmter Lebensräume innerhalb von Rifflgebieten zum Thema. ABBOTT (1973) definiert die bei den paläozoischen Stromatoporen auftretenden Kolonieförmungen und gibt eine Zusammenstellung über die Beziehungen zwischen den Wuchsformen und der Wasserenergie an Beispielen aus dem Devon von Kanada. Danach werden die hochenergetischen Flachwassergebiete überwiegend durch massive, weniger zahlreich auch durch ästige, lamellar inkrustierende Formtypen charakterisiert, während mit abnehmender Wasserenergie zunächst die ästigen, dann aber auch tabulare und zuletzt unregelmäßig knollige Formen in den Vordergrund treten. Die durch LECOMPTE (1970), KREBS (1971), EMBRY & KLOVAN (1972) TURNSEK & MASSE (1973) STEARN & RIDING (1973) (vgl. hierzu FLÜGEL, 1975 b,) gewonnenen Ergebnisse lassen sich leicht in die Tabelle von ABBOTT (1973: 806) einfügen.

Da gerade im zentralen Teil eines Rifflgebietes zahlreiche, durch den Grad der Wasserenergie stark unterschiedene Lebensbereiche dicht nebeneinander auftreten, wird bei Detailuntersuchungen das Verteilungsmuster entsprechend verfeinert. Ein "Vorkommen im zentralen Rifflareal" wird als Aussage wertlos, da innerhalb dieses sehr heterogenen Lebensraumes Biotope mit höchster und niedrigster Exposition im Bezug auf die Wasserbewegung unmittelbar benachbart liegen können.

Nach TASCH (1973) wird die Wuchsform der Hydrozoen durch folgende 4 Faktoren gesteuert:

1. durch den Grad der Wasserenergie;
2. durch die Art des Substrates, auf welchen sich die Larve festheftet;
3. durch den Parasitenbefall, der zu Oberflächenveränderungen des Hydrozoenske-

lettes führt, und  
4. durch die Wassertiefe.

In Zusammenhang mit der Wuchsform der Hydrozoen ist im besonderen die Arbeit von STEARN & RIDING (1973) über die Stockformen bei der Gattung *Millepora* LINNÉ in rezenten Korallenriffen von Bedeutung. Die Autoren definieren als eigene Biospezies nahe verwandte Formen, die in gleichen Lebensräumen unterschiedliche, genetisch fixierte Wuchsformen hervorbringen. Demgegenüber sind als Ökophänotypen die "morphologischen Zwischenschritte" innerhalb einer Formenreihe bei Arten mit hoher Plastizität der Koloniegestalt anzusehen. So besitzen inkrustierende Milleporiden die Fähigkeit, in Abhängigkeit von den jeweiligen Ökofaktoren netzartige, tafelige und ästig verzweigte Wuchsformen zu bilden, sie stellen also nur eine spezielle Anpassungsform anderer Arten dar. In Richtung auf die Küste hin verschwinden die Formen mit abnehmender Wassertiefe in der Reihenfolge: verzweigt - tafelig - netzartig - inkrustierend. Die Fähigkeit einer Form, in stark bewegtem Wasser leben zu können, sehen STEARN & RIDING in ihrer direkten Abhängigkeit von der Stärke des Corallums.

Da nur in seltenen Fällen Geländebeobachtungen und auch Schliffuntersuchungen Aufschlüsse über die Veränderung der Wuchsformen in Abhängigkeit von den Ökofaktoren geben, wird die Koloniegestalt der am Aufbau der beiden Obertrias-Riffe beteiligten Hydrozoen als eine die Art charakterisierendes Merkmal betrachtet.

#### 9.2.2 ÄHNLICHKEITSBERECHNUNGEN UND GRUPPIERUNGEN DER HYDROZOEN

In Tabelle 14 wird das Verteilungsmuster des Epi- und Endolithions auf den insgesamt 10 unterschiedenen Hydrozoenarten dargestellt und in Beziehung zu den jeweiligen Sedimenttypen, in welchen die Arten auftreten, und zu ihrer Wuchsform gesetzt.

Gruppe Art	A				B			A'	C	
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
20	x	x	x	x	x		x	x		
12	x	x	x	x	x					
23	x	x	x	x		x				
3	x	x	x	x						
2	x	x	x	x				x	x	
1	x	x	x					x		
24	x	x	x							
30	x	x								
21	x	x								
11	x	x						x		
4	x									
19	x									
14	x									
28	x									
27	x									
36	x									
29	x							x		
26	x			x						
33	x								x	
25	x		x							
32	x		x							
35		x	x							
7		x								
34		x						x		
6			x							
9			x		x					
8					x					
17					x	x				
10					x	x				x
15					x	x	x			
16					x	x	x			
22							x			
37							x			
40								x		
13									x	
MF I/C	x	x						x		
MF I/B	x	x	x	x		x		x	x	
MF I/A				x	x	x			x	x
MF I/D	x				x	x	x			
a					x					
b									x	
c		x				x	x			
d								x		
e	x		x	x						x

Tab. 14: Hydrozoen: Verteilung der Epi-/Endobionten, Sedimenttypen und Wuchsformen bei den verschiedenen Hydrozoenarten

- I *Disjectopora* sp. 1 und sp.2
- II Hydrozoa gen. et sp. indet.
- III *Disjectopora* sp. 3
- IV *Spongiomorpha acyclica*
- V *Spongiomorpha ramosa*
- VI *Lamellata wöhneri*
- VII *Spongiomorpha gibbosa*
- VIII *Stromatomorpha* sp. 1
- IX *Stromatomorpha rhaetica*
- X *Stromatomorpha stylifera*

- Wuchsformen:
- a dendroid
  - b dünnplattig-lamellar
  - c domal-hemispheroid
  - d kugelig
  - e knollig-pilzförmig

Hydrozoans. Relationships between the epi-/endobionts and of the growth forms.

1. Die Epi- und Endobionten lassen ein auffälliges Verteilungsmuster erkennen, in dem die Konzentration von bestimmten Arten zwei übergeordnete Assoziationen des Bewuchses kennzeichnet.

Assoziation 1 umfaßt mit den Formen *Microtubus*, *Radiomura*, *Follicatena*, *Girvanella* ? sp. 1, sessilen Brachiopoden, lithophagen Muscheln und kleinen Kalkschwämmen (*Annaecoelia*) die am häufigsten auftretenden Arten. Sie sind überwiegend auf den Hydrozoenarten *Disjectopora* sp. 1 und sp. 2 (I), auf Hydrozoa gen. sp. indet. (II), *Disjectopora* sp. 3 (III) und *Spongiomorpha acyclica* (IV)

anzutreffen. Die Epi-/Endobionten 30 bis 6 (vgl. Tab. 14) sind in unterschiedlicher Gruppierung auf die 5 Hydrozoen-Arten verteilt.

Assoziation 2 umfaßt die Formen *Alpinophragmium*, *Thaumatoporella*, *Nubecularia*, Problematikum A OHLEN, *Bacinella* und endolithische Algen. Sie kennzeichnen die Hydrozoen-Arten *Spongiomorpha ramosa* (V), *Lamellata wöhneri* (VI) und *Spongiomorpha gibbosa* (VII) und sind auf diese beschränkt.

2. Die Ordnung der Hydrozoen nach den Ge-



meinsamkeiten bezüglich ihres Bewuchses ergibt drei Gruppen. Sie sind unterschieden

1. durch das Spektrum der auf den Hydrozoen siedelnden Epi- und Endobionten;
2. durch den Sedimenttyp, in welchem die Hydrozoen bevorzugt auftreten.

Diese, auf die Auswertung von Dünnschliffen gegründete Gruppierung deckt sich mit denjenigen Ergebnissen, welche durch die Analyse

3. der Vergesellschaftung der Hydrozoen mit anderen Riffgerüstbildnern, und
4. der Standortwahl der Hydrozoen innerhalb der beiden Riffe gewonnen wurden.

Gruppe A umfaßt die Arten *Disjectopora* sp. 1, sp. 2 und sp.3 Hydrozoa gen. et sp. indet., *Spongiomorpha acyclica* und, allerdings nur als Epizoe auf anderen Riffbildnern auftretend, *Stromatomorpha* sp.1 (Gruppe A).

Das Sediment, welches die Hydrozoen umgibt, ist entweder ein feinkörniger Kalkschlamm, meist arm an vagil-benthonischen Mikroorganismen (MF-Typ I/B), oder es ist ein pellet- und foraminiferenreicher Mikrosparit (Kleinhöhlensediment, MF-Typ I/C).

Die wichtigsten Epi- und Endobionten sind sessile Brachiopoden, *Girvanella*? sp. 1, lithophage Muscheln, *Microtubus*, *Follicatena*, *Radiomura* und Annaecoelien. Alle fünf Hydrozoenarten besitzen eine knollig-kugelige Wuchsform.

Gruppe B umfaßt die Arten *Spongiomorpha ramosa*, *Spongiomorpha gibbosa* und *Lamellata wöhneri*.

Allen drei Arten ist ihr Vorkommen in buntem Feinschlammkalken (Adnet, MF-Typ I/D) gemeinsam. Zudem treten *Spongiomorpha ramosa* und *Lamellata wöhneri* in den arenitischen Riff-Detrituskalken auf, welche für die Außenränder von Riffknospen charakteristisch sind.

Unter den epilithischen Mikroorganismen

sind *Alpinophragmium*, sessile sandschalige und miliolide Foraminiferen, Problematikum A OHLEN, *Bacinella irregularis* und *Thaumatotoporella* auf diese Hydrozoen-Gruppen beschränkt.

Gruppe C umfaßt die beiden Arten *Stromatomorpha rhaetica* und *Stromatomorpha styli-fera*. Sie basiert im Gegensatz zu den beiden anderen Gruppen auf einer negativen Übereinstimmung der beiden Arten, nämlich auf nahezu vollständigem Fehlen von Bewuchs.

*Stromatomorpha styli-fera* ist an arenitische Detrituskalke gebunden. Es wird für die Art eine randliche Position innerhalb der Riffknospen angenommen. Dagegen treten Kolonien von *Stromatomorpha rhaetica* häufiger in feinkörnigen Schlammkalken auf, was vermuten läßt, daß sie geschütztere Biotope innerhalb der Knospen besiedeln.

Die Unterschiede im Sedimenttyp drücken sich ebenfalls in der Zusammensetzung des Bewuchses aus. So findet man *Nubecularia* auf *Stromatomorpha styli-fera*, während auf *Stromatomorpha rhaetica* *Radiomura* und Bryozoen häufiger auftreten.

3. Unter der Berücksichtigung der Häufigkeit ihres Auftretens können folgende Arten unter den Epi- und Endobionten als signifikante Formen für eine oder maximal zwei Hydrozoen-Arten angesehen werden:

Art der Epi- und Endobionten	Hydrozoen-Art
- <i>Serpula</i> sp.1, <i>Paradeningeria gruberensis</i>	I
- <i>Baccanella floriformis</i>	VI
- <i>Colospongia bimuralis</i>	I + III
- Vermetidae, Problematikum sp. 4	I + II
- <i>Stromatomorpha</i>	I + IV
- Sphinctozoa? sp.1	II + III
- <i>Alpinophragmium perforatum</i>	I + IV
- endolithische Algen	V
- sessile sandschalige Foraminiferen	VII
- Problematikum sp.3	(V)
	IX

4. Bei den Hydrozoen scheint eine Abhängigkeit zwischen der Wuchsform ihrer Kolonien einerseits und dem sie umgebenden Sediment und dem Bewuchs durch sessile Mikroorganismen andererseits nur in beschränktem Maße zu bestehen. So treten unregelmäßig knollige und pilzförmige Kolonietypen überwiegend in Gruppe A auf, während dendroide Kolonieformen nur durch die in Gruppe B gestellte Art *Spongiomorpha ramosa* vertreten sind. Domartig, hemisphärische und kugelige Kolonien kommen in allen Gruppen vor. Die einzige Form mit lamellarplattigem Wuchs (*Stromatomorpha rhaetica*) tritt in Gruppe C auf.

JACCARD- und SIMPSON- Ähnlichkeitsmatrix für Bewuchs, Wuchsform der Kolonien und Sedimenttypen (Diagramm 3 - 4)

Die JACCARD und SIMPSON-Ähnlichkeitsmatrix in Diagramm 3, in welchem die Ähnlichkeit des Bewuchses der verschiedenen Hydrozoenarten dargestellt wird, zeigt innerhalb der Gruppe A und B gleichermaßen mittlere Werte für den JACCARD-Index. Gruppe A ist bei hoher Diversität des Bewuchses durch mittlere bis hohe SIMPSON-Indizes ausgezeichnet. Dies spricht für eine beträchtliche Homogenität des Bewuchses. Die SIMPSON-Indizes der Gruppe B liegen etwas niedriger, bedingt durch die gleichbleibenden Diversitäten des Bewuchses und durch die Überschneidung der Artenspektren (vgl. Tab. 14).

Kombinationen von Arten, die zwei verschiedenen Gruppen angehören, sind in Folge der hohen Diversität des Bewuchses in beiden Gruppen und der klar voneinander unterschiedenen Artenspektren (Assoziation I und II) durch niedrige Koeffizienten gekennzeichnet.

Bei ausschließlicher Berücksichtigung des Bewuchses besitzen beide Arten in Gruppe C keine Ähnlichkeit.

Diagramm 4 zeigt die Ähnlichkeitsmatrizen (JACCARD- und SIMPSON-Indizes) der verschiedenen Hydrozoen-Arten unter Berücksichtigung

ihres Bewuchses, ihrer Wuchsform und des sie umgebenden Sedimentes. Kombinationen mit hohem Grad an Übereinstimmung bezüglich des Bewuchses sind auch durch erhöhte Übereinstimmung in der Wuchsform der Kolonien und im Sediment ausgezeichnet.

Gruppe A besitzt bezüglich der Wuchsform der Kolonien die größte Homogenität. Sie enthält ausschließlich Arten mit massiven, teils unregelmäßig knolligen, teils domal-hemisphärischen Stockformen. Gleichzeitig sind die Hydrozoen der Gruppe an feinkörnige Kalke (Mikrite) bzw. feinarenitische Pelbiosparite gebunden (MF-Typen I/B und I/C).

Ein weniger einheitliches Bild in Bezug auf Koloniegestalt und Sedimenttyp zeigt die Gruppe B. In ihr treten Arten mit dendroider und solche mit domartig-hemisphärischer Koloniegestalt auf. Das Sediment ist ein arenitischer Detrituskalk oder, und dies trifft im besonderen für das Adnet-Riff zu, ein bunter Biomikrit (MF-Typ I/D). Demgemäß sind die JACCARD- und SIMPSON-Indizes eher erniedrigt.

Gruppe C enthält zwei durch ihre Wuchsform klar unterschiedene Arten. Teilweises Auftreten in gleichartigen Sedimenten (MF-Typ I/C) führt zu einem leichten Anstieg des JACCARD- und SIMPSON-Index.

Der Vergleich mit der Ähnlichkeitsmatrix in Diagramm 3 und 4 zeigt, daß die JACCARD-Koeffizienten bei Kombination mit hoher Übereinstimmung im Bewuchs (Gruppe I und II) bei Berücksichtigung der anderen Merkmale in der Regel abnehmen, während sie bei Kombinationen mit geringer Ähnlichkeit des Bewuchses häufig zunehmen.

Die durch die quantitative Auswertung aufgezeigten Beziehungen zwischen den drei Hydrozoen-Gruppen sind in Abb. 27 schematisch dargestellt. Hierbei wurden die im Dreieck angeordneten, durch Kreise symbolisierten Gruppen primär auf Grund ihres unterschiedlichen Bewuchses ausgeschieden (vgl. Tab. 15). Inkrustierende Mikroorganismen (kleine Rechtecke) und epilithische Riffbildner (kleine Kreise) sind im

## SIMPSON - Ähnlichkeitsmatrix

JACCARD - Ähnlichkeitsmatrix

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
I	/	77	75	100	25	20	20	71	67	0
II	42	/	67	83	25	20	20	71	33	0
III	38	47	/	83	38	20	20	43	33	0
IV	29	31	38	/	33	20	20	33	33	0
V	7	10	17	16	/	80	60	14	0	0
VI	4	5	6	10	44	/	40	0	0	100
VII	4	5	6	10	30	25	/	20	0	0
VIII	17	33	18	18	9	0	9	/	33	0
IX	9	7	7	12	0	0	0	12	/	0
X	0	0	0	0	11	16	0	0	0	/

Hydrozoen : Epi-/Endolithion

Diagramm 3: Hydrozoen.  
Kombinierte JACCARD- und  
SIMPSON-Ähnlichkeitsmatrix  
für das Epi-/Endolithion.

Hydrozoans: combination of the  
JACCARD- and SIMPSON-matrix of  
similarity for the epi-/ endoli-  
thion.

## SIMPSON - Ähnlichkeitsmatrix

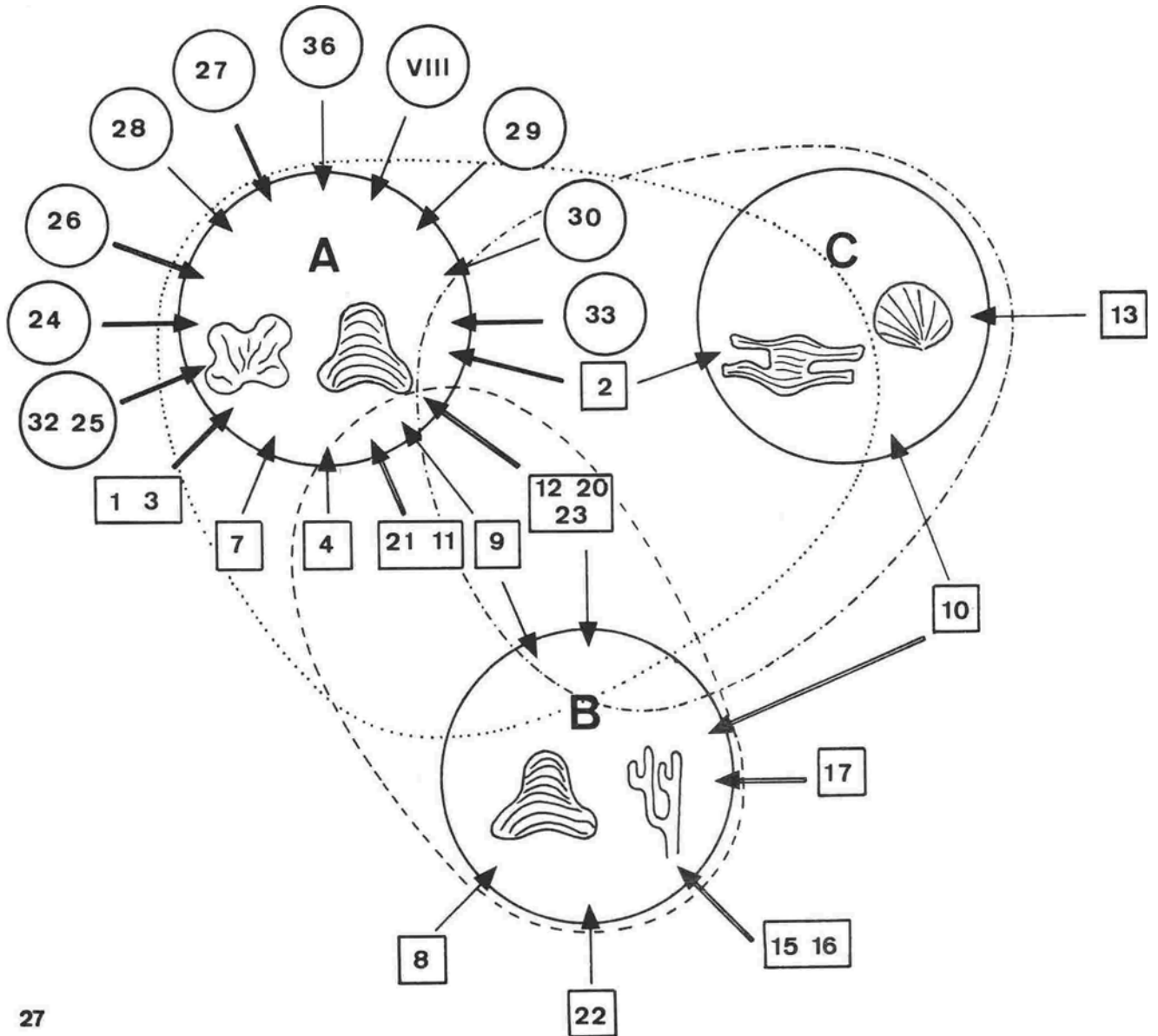
JACCARD - Ähnlichkeitsmatrix

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
I	/	75	79	89	33	43	29	70	50	0
II	41	/	64	67	18	33	29	70	33	0
III	39	43	/	78	33	22	14	40	33	0
IV	31	32	44	/	33	33	14	33	50	33
V	9	8	9	18	/	67	57	11	17	67
VI	10	14	10	13	43	/	57	11	17	67
VII	7	10	5	7	29	33	/	14	0	0
VIII	25	37	20	19	5	6	6	/	33	33
IX	11	10	11	17	6	13	0	14	/	33
X	0	0	0	9	17	18	0	8	13	/

Hydrozoen : Epi-/Endolithion, Sediment-  
typen und Wuchsformen der  
Kolonien

Diagramm 4: Hydrozoen:  
Kombinierte JACCARD- und  
SIMPSON-Ähnlichkeitsmatrix  
für das Epi-/Endolithion, die  
Sedimenttypen und die Wuchs-  
formen der Kolonien.

Hydrozoans: combination of the  
JACCARD- and the SIMPSON-matrix  
of similarity of the epi-/endoli-  
thion, the sedimentary types and  
the growth forms of the hydrozoan  
colonies.



27

Abb. 27: Text siehe Abb. 26, Seite 135

Kreis um die Hydrozoen-Gruppen angeordnet. Pfeile kennzeichnen ihr Auftreten in den einzelnen Gruppen. Die Wuchsformen sind schematisch dargestellt. Die unterschiedlich gestrichelten Linien, welche die einzelnen Hydrozoen-Gruppen umschließen oder auch nur tangieren, geben die Verteilung der verschiedenen Sedimenttypen wieder.

Die Arten in Gruppe A besitzen hinsichtlich ihres Bewuchses, der Wuchsform, ihrer Kolonien und des Sedimenttypes ihre größte Homogenität untereinander. Alle Arten sind durch einen nahezu einheitlichen, massiven, domartig-gewölbten, knolligen Wuchstypus gekennzeichnet. Ebenso besiedeln

alle Arten diejenigen von starker Einwirkung durch die Wasserbewegung geschützten Biotope in den Riffknospen des zentralen Riffareales. Hierunter fallen einmal die innersten Bereiche ausgedehnter Riffknospen (*Disjectopora* ist sogar auf dieses Areal beschränkt), zusätzlich aber auch geschützte Nischen an den Riffknospenrändern (z.B. *Spongiomorpha acyclica*) unterhalb der großen Thecosmilien-Stöcke an der Tropfwand Adnet. Die große Zahl an Makroorganismen und mehr noch an Mikroorganismen unter den Epibionten spricht dafür, daß die in dieser Gruppe zusammengefaßten Arten in Bereichen mit höchster Produktivität (Bildung des Riffgerüsts) anzusiedeln waren.

Gruppe B enthält sowohl Arten mit massivem, domartig gewölbtem Wuchs als auch einen Vertreter mit dendroider Stockform. Eine Beschränkung bestimmter Epibionten auf diese Gruppe in Verbindung mit anderen vorherrschenden Sedimenttypen signifiziert eine deutlich abweichende Biofazies und die Trennung der Gruppe von Gruppe A. Alle drei Arten siedeln in den randlich gelegenen Teilen zentraler Riffknospen und häufiger noch in isolierten, kleineren Knospen an der Peripherie des zentralen Riffareales. Auffallend ist die Übereinstimmung in Wuchsform der Kolonien und Vorkommen zwischen *Spongiorompha ramosa* und der paläozoischen Gattung *Stachyodes* BARGATZKY. *Stachyodes* ist ebenfalls kennzeichnend für die Vorderseiten devonischer Riffe (vgl. FLÜGEL 1975 b:396).

Gruppe C ist nur durch den auffallend spärlichen Bewuchs der beiden in ihr zusammengefaßten Arten gekennzeichnet. *Stromatomorpha stylifera* ist durch Bewuchs und Sediment näher an die Gruppe B gebunden. Dies drückt sich auch in der Wahl ihrer Standorte (randliche Riffknospenbereiche im Übergang zur onkoidischen Riffdetritus-Fazies) aus. Dagegen weist *Stromatomorpha rhaetica* auf Grund des Sedimentes und der allerdings sehr seltenen Epizoen engere Beziehungen zur Gruppe A auf.

### 9.3 ZUR PALÖKOLOGIE DER KALKSCHWÄMME

#### 9.3.1. BIOLOGIE DER MARINEN SCHWÄMME - IHRE PHYSIOLOGISCHE LEBENSWEISE

Folgende Kriterien kennzeichnen die physiologisch-ökologische Lebensweise der marinen Schwämme (LAUBENFELS, 1957, WELLS, 1957, FLÜGEL & FLÜGEL-KAHLER, 1963, RÜTZLER, 1965 UND 1972, RIEDEL 1966 und OTT 1967):

1. heterotrophe Lebensweise;
2. aktive Filtrierer (Strudler nach REMANE et al. 1972);
3. Suspensionsfresser;
4. geschlechtliche Fortpflanzung über ein Larvenstadium (div. Typen); Dauer des

frei schwimmenden Larvenstadiums 2 bis 3 Tage; die Larven können neue Lebensräume besiedeln;

5. festes Substrat zum Festheften;
6. Koloniebildung durch unregelmäßige Knospung;
7. stenohalin; normalmarin (35‰);
8. stenotherm;
9. geringe Wassertiefe (Optimum bei 4 bis 18 m);
10. schwache bis mäßige Wasserströmung;

#### Wasserbewegung

Da die Schwämme zu der Gruppe der aktiven Filtrierer gehören (RIEDL, 1966), erzeugen sie den Wasserstrom selbst, der ihren Körper durchfließt und Sauerstoff und Nahrung herbeitransportiert. Damit sind sie von der exogenen, im Biotop herrschenden Wasserbewegung unabhängiger als z.B. die Hydrozoen und Korallen, die als passive Filtrierer ihre Polypen zur Aufnahme der lebensnotwendigen Stoffe der Strömung entgegenstrecken müssen. Eine gleichmäßige, schwache Strömung zum Herbeitransport der Nahrung (die Schwämme sind Suspensionsfresser) ist optimal, außerdem verringert sie die Gefahr einer Überdeckung der Schwämme mit Sediment.

Die Wasserströmung wirkt regulativ auf die Wuchsform der Schwämme. In starker Wasserbewegung dominieren krustige Formen. In schwach bewegtem Wasser bilden die Schwämme Stolonen aus (Verlängerung des Osculum als Anpassung an die speziellen Bedingungen), um ein erneutes Einströmen des gerade ausgeströmten Wassers zu verhindern (LAUBENFELS 1957).

#### Licht

Da die Schwämme nicht wie die hermatypischen Korallen (von einigen typischen Spezialisten abgesehen) und zahlreiche Hydrozoen in Symbiose mit Algen leben, sind sie nicht wie diese vom Licht abhängig. Dies ermöglicht ihnen, Biotope zu besiedeln, die von anderen Organismen gemieden werden. Nach RÜTZLER (1965:63), stellen die

Algen einen der wichtigsten und erfolgreichsten Raumkonkurrenten dar, und die Schwämme seines Untersuchungsgebietes (Litoral-Schattengebiete der Nord-adria) sind daher auf die algenfreien, d.h. schattigen Gebiete beschränkt.

#### Sauerstoff- und Nahrungszufuhr

Sauerstoff- und Nahrungszufuhr sind in allen Bereichen der Riffkrone gewährleistet, sie sind notwendige Voraussetzung zur Entstehung von Riffen überhaupt.

Als aktive Filtrierer sind die Schwämme in der Lage, Sauerstoff und nährstoffreiches Wasser herbeizustrudeln. Messungen an rezenten Schwämmen haben ergeben, daß diese pro Minute eine Wassermenge von 1 Liter durch ihren Körper (500cm<sup>3</sup>) hindurchstrudeln können (WELLS 1957). Da Sauerstoff- und Nahrungszufuhr wiederum von der Wasserenergie abhängig sind, ist ein weiterer Grund dafür gegeben, daß Schwämme Nischen besiedeln können, die für die Korallen und auch für Hydrozoen lebensfeindlich sind.

#### Sediment

Ebenso wird auch die Ausbildung des Sediments, in welchem die Schwämme auftreten, in erster Linie durch Wasserenergie gesteuert. Hierbei ist das Sediment einerseits in seiner Funktion als Substrat, andererseits als das die Schwämme einhüllende Medium zu betrachten.

Nach rezenten Beobachtungen (RÜTZLER 1965:78) meiden die Schwämme einerseits zu feines Sediment wegen der Gefahr der Porenverstopfung, gleichzeitig aber auch zu grobes Sediment wegen der scheuernden und verletzenden Wirkung der Sedimentpartikel bei stärkerer Wasserbewegung.

#### 9.3.2 DAS AUFTRETEN DER KALKSCHWÄMME IN DEN OBERRHÄT-RIFFEN

In den beiden untersuchten Riffen leb-

ten die Kalkschwämme bevorzugt in den zentralen Bereichen der Riffknospen und besiedelten hier die geschützten Areale hinter und zwischen hochwüchsigen Korallenstöcken, wo sie sicherlich dem Einfluß der Wasserbewegung (keine Wellenbewegung, nur Strömung) nur wenig ausgesetzt waren. Die Schwämme wurden niemals in exponierter Lage am Riffhang (im Bereich der Onkoid-Fazies) gefunden. Ihr Transport über die Barriere der hohen Korallenstöcke an den Außenrändern der Riffknospe hinweg in die vorgelagerte Schuttfazies war nicht möglich. Die einzigen Arten, die auf groben Kalksandböden an Riffknospenrändern siedelten, sind die großwüchsigen Arten von *Colospongia*. Möglicherweise besaßen sie, bedingt durch ihre flach auf dem Sediment ausgebreitete Lebensweise, eine das Sediment bindende Eigenschaft. Stärkerem Sedimenttransport konnten sie durch Abheben des Körpers vom Boden begegnen.

Das Hauptverbreitungsgebiet der Schwämme liegt aber in den geschützten Bereichen der Riffknospen. Das Sediment ist in der Regel ein auffallend feinkörniger Kalkschlamm. In reinen *Paradenigeria*-Kolonien fehlt häufig das Sediment in den Zwischenräumen zwischen den einzelnen Individuen.

Häufig siedelten Schwämme (*Paradenigeria*, *Colospongia*, *Weltheria*) in ausgesprochenen Riffhöhlen und zeigen einen dichten Überzug von Spongiostromata-Krusten.

In allen ökologischen Arbeiten wird darauf hingewiesen, daß die Schwämme stets ein festes Substrat zum Anheften und als Wuchsunterlage benötigen. Die Larven sollen sogar festen Boden meiden, wenn dieser von Lockersediment oder Algen überzogen ist (WELLS 1957:1083, RÜTZLER, 1965:72-73).

Entgegen den überwiegend an rezenten Schwämmen durchgeführten Untersuchungen treten in den beiden oberriadien Riffen in der Hauptsache Formen auf, die das noch lockere Sediment besiedelten, ohne daß größere Komponenten als Substrat beobachtet werden konnten. Die Zahl der Schwämme, die auf festem Substrat lebten (meist handelt es sich

um andere Riffbildner), umfaßt wenige kleinwüchsige, polster- bis bäumchenförmige Arten wie *Annaecoelia weyli* und *Annaecoelia interiecta*, *Colospongia bimuralis* sowie die unregelmäßig-maschige Art *Follicatena irregularis*. Alle 4 Arten sind weniger als Riffgerüstbildner denn als Epizoen des Riffgerüsts anzusehen.

### 9.3.3 DIE WUCHSFORM DER KALKSCHWÄMME IN ABHÄNGIGKEIT VON IHREM LEBENSRAUM

An den Kalkschwämmen können die verschiedenartigsten Wuchsformen beobachtet werden, wobei eine enge Beziehung zwischen der Wuchsform und der Wahl des Lebensraumes zu bestehen scheint. Der Lebensraum ist 1. charakterisiert durch das Substrat, 2. durch den Sedimenttyp (als Indikator abiotischer ökologischer Faktoren) und 3. durch die Vergesellschaftung mit anderen Organismen.

Im folgenden werden die Schwämme nach Wuchsform der Kolonien und der Art des von ihnen bevorzugten Substrates charakterisiert.

#### 1. Zylindrische Wuchsform:

Einzelindividuen von zylindrischer Gestalt, die in lockerem Verband stehen oder durch unregelmäßige Knospung Stöcke bilden können.

Substrat: Sowohl das Substrat als auch das die Schwämme umgebende Sediment ist ein meist feinkörniger Kalkschlamm. In ihm können sich die Schwammkörper nur durch eine lockere Verankerung (möglicherweise in Form von Wurzelaufläufeln) aufrecht halten. Da die zylindrischen Schwämme stets geschützte Bereiche besiedeln, liefern sie trotz ihrer unvorteilhaften Gestalt wenig Gefahr, umgestürzt zu werden. Sekundäre Stabilisierung erfolgte durch ihre Inkrustierung und Verfestigung durch Sekundärbewuchs.

Formen: 1. *Peronidella fischeri*  
FLÜGEL, 1962 nom.nud.  
2. *Paradenigeria weyli*

SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER

3. *Paradenigeria alpina* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER
4. *Paradenigeria gruberensis* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER
5. *Weltheria cf. repleta* VINASSA DE REGNY

#### 2. Flach ausgebreitete, maschige Wuchsformen:

- a) Flach ausgebreitete Schwämme mit regelmäßiger, catenulater Kammeranordnung. Wuchsrichtung zunächst lateral, später häufig vom Sediment abhebend.

Substrat: Feiner Kalkschlamm oder auch festes Substrat (anderer Riffbildner) im Zentrum größerer Riffknospen; arenitisches Sediment, reich an Riffdetritus und zum Teil noch plastisch (Annahme aufgrund der Reduzierung des Sedimentes unterhalb der Schwämme).

Formen: 1. *Colospongia* sp. 1  
2. *Colospongia* sp. 2

- b) Flach ausgebreitete Schwämme mit unregelmäßiger catenulater und glomerater Kammeranordnung. Wuchsrichtung gleichzeitig lateral und vertikal. Unregelmäßige Stockbildung, Grenze zwischen Individuum und Kolonie verwischt.

Substrat: Biomikritisches Sediment; meist unvollständige Verfüllung der Kammern mit Kalkschlamm (Ausbildung von Geopetalgefügen).

Formen: 1. *Salzburgia variabilis* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER

#### 3. Unregelmäßige maschige Wuchsformen

Unregelmäßige, glomerale Kammeranordnung; Grenze zwischen Individuum und Kolonie verwischt. Die einzige zu dieser Gruppe zählende Art gehört zu den wichtigsten sekundären Riffgerüstbildnern (Epizoen) im zentralen Bereich der Riffknospen ohne deutliche Wachstumsrichtung.

Substrat: Festes Substrat ist notwendig. Besiedlung anderer Riffgerüstbildner als kleinwüchsige Epizoen bis zur vollständigen Ausfüllung der Stockzwischenräume in Form eines großvolumigen Ma-

schenwerkes.

Formen: 1. *Follicatena irregularis* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER

4. Flach polster- bis bäumchenartige Wuchsformen:

Kleinwüchsige Schwämme von flach polsterförmiger bis bäumchenförmiger Gestalt, selten zu größerer Höhe emporwachsend. Kammeranordnung glomerat, meist keine Koloniebildung.

Substrat: fester Siedlungsgrund; stets als Epizoen den Gerüstbildnern aufwachsend.

- Formen:
1. *Annaecoelia mirabilis*  
SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER
  2. *Annaecoelia interiecta*  
SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER
  3. *Colospongia bimuralis*  
SENOWBARI-DARYAN

5. Massiv-knollige bis domartige Wuchsformen:

Schwämme mit massiv-knolliger bis domartiger Gestalt und trabeculärem (hydrozoenartigem) Skelettbau.

Substrat: vermutlich dem Sediment aufsitzen und locker in ihm verankert.

Formen: 1. *Cryptocoelia* ? sp. 1

6. Massiv-knollige Wuchsformen mit Ausbildung von Stolonen

Das Wachstum der Schwämme beginnt mit einer massiv-knolligen Basis, von welcher einzelne, zylindrische Stolonen nach oben führen. Koloniebildung.

a) Substrat: fester Siedlungsgrund; der Schwamm inkrustiert andere Riffgerüstbildner.

Formen: 1. *Sphinctozoa* ? sp. 1

b) Substrat: vermutlich auf Lockersediment siedelnd (feines Sediment wird bevorzugt).

Formen: 1. *Peronidella* ? sp. 1 (Entwicklung der Form aus dichtstehenden Individuen von möglicherweise *Peronidella fischeri* durch seitliche Verschmelzung und Weiterwachsen einzelner Stolonen).

7. Becherartige Schwämme:

Schwämme mit becher- bis schüsselartiger Gestalt. Keine Koloniebildung.

Substrat: Unbekannt, vermutlich dem Sediment aufsitzen und locker in ihm verankert.

Formen: 1. *Molengraafia* sp. 1

Schwämme, welche als Substrat das feste Skelett anderer Riffgerüstbildner benötigen, bilden flache, polster- bis bäumchenförmige oder auch massive mit Stolonen versehene Wuchsformen aus.

Der überwiegende Teil der zu den Riffgerüstbildnern zählenden Schwämme ist hingegen durch zylindrische Wuchsformen gekennzeichnet. Die Individuen stehen in lockerem Verband oder sind durch Knospung auseinander hervorgegangen (Paradeningerien, *Weltheria*, Peronidellen). Das sie umgebende Sediment ist in der Regel ein feinkörniger Kalkschlamm. Ein festes Substrat als Wuchsunterlage wurde in keiner der untersuchten Proben gefunden. RÜTZLER (1972:319) berichtet von wenigen rezenten Arten, die sich durch wurzelartige Ausläufer im noch nicht verfestigten Sediment halten können. Eine solche Verankerung muß auch für die zylindrischen Schwämme der beiden obertriadischen Riffe angenommen werden, obwohl im Schliff vergleichbare Strukturen nicht beobachtet wurden. Die relativ geringe Stabilität mag auch ein Grund sein, warum die zylindrischen Schwämme (und mehr noch die Becherschwämme) bevorzugt die geschützten Biotope innerhalb der Riffknospen bewohnen.

Kalkschwämme jedoch, die als flache Fächer oder auch als lockeres Haufwerk das vermutlich noch unverfestigte Sediment besiedelten, benötigten keine Verankerung im Sediment, im Gegenteil trugen sie ihrerseits zur Stabilisierung des Sedimentes bei. Man findet sie nicht nur in zentralen Riffknospenarealen, sondern auch in deren randlichen Bereichen, in welchen die erhöhte Wasserenergie durch gröberes Sediment zum Ausdruck kommt.



#### 9.3.4 ÄHNLICHKEITSBERECHNUNGEN UND GRUPPIERUNGEN DER KALKSCHWÄMME

Unter Berücksichtigung des Epi- und Endolithions sowie ihrer Wuchsformen lassen sich die in den beiden Oberrhät-Riffen vorkommenden Kalkschwämme in insgesamt 6 Gruppen unterscheiden (Tab. 15, Abb. 28).

Gruppe A umfaßt die Arten *Colospongia* sp. 1, *Colospongia catenulata*, *Weltheria* cf. *repleta*, *Polytholusia* sp., *Paradeningeria weyli*, *Paradeningeria alpina* und *Molengraafia* sp..

Alle Arten tragen Bewuchs von *Microtubus*, *Radiomura*, *Follicatena* und kleinwüchsigen *Annaecoelien*. Auch Spongiostromata-Krusten sind häufig dort entwickelt, wo die Kalkschwämme im Bereich größerer, über einige Zeit offengestandener Riffhöhlen lagen. Wichtige Riffbildner, die ebenfalls Schwämme als Substrat benutzen, sind Tabulozoen und Bryozoen, verschiedenen Hydrozoen-Kolonien und kleinwüchsige *Colospongia bimuralis*. Weitere, zum Teil häufige Mikro- und Makroorganismen sind *Baccanella*, sessile Brachiopoden und Gastropoden, endolithische Muscheln, *Serpula* sp. 1 und diffuse Mikritkrusten. Mikro- und Makroorganismen halten sich bei der Besiedlung der Schwämme annähernd das Gleichgewicht.

Gruppe B umfaßt die Arten *Peronidella* ? sp. 1, *Colospongia* sp. 2 und *Colospongia bimuralis*. Von Gruppe A ist sie durch den viel geringeren Bewuchs (geringere Arten- und Individuenzahlen) unterschieden. Zwar sind auch in ihr auf allen Arten *Microtubus* und *Radiomura* zu finden, weiterer Bewuchs durch Mikro- und Makroorganismen fehlt jedoch in der Regel.

Gruppe C umfaßt die Arten *Paradeningeria gruberensis*, *Annaecoelia mirabilis* und *Annaecoelia interiecta*. Mit den Gruppen A und B haben diese Arten den Bewuchs durch *Microtubus* gemeinsam, sehr selten wurden dagegen *Follicatena* und Spongiostromata-Krusten beobachtet. Vereinzelt treten auch

Makroorganismen als Bewuchs auf; so sind einzelne *Paradeningeria*-Individuen häufig vollständig von Hydrozoen-Kolonien umschlossen.

Gruppe D umfaßt die Arten *Cryptocoelia* ? sp. 1, *Sphinctozoa* ? sp. 1 und *Peronidella* sp.. Ihre Beziehung zu den Gruppen A, B und C zeigt sich durch das Auftreten von *Radiomura*, *Follicatena* und auch *Annaecoelia*. Auch sind die Schwämme zum Teil von Tabulozoen sp. 2-Kolonien besiedelt.

Die Mehrzahl der Epibionten wird in dieser Gruppe allerdings von den sessilen Foraminiferen (*Miliolidae* und Sandschaler, vereinzelt sogar *Alpinophragmium*!) gestellt. Sie sind auf diese Gruppe beschränkt.

Die im Adnetter Riff vorkommenden *Peronidella* sp. sind zusätzlich durch eine starke Inkrustierung durch *Problematicum A OHLEN* und *Bacinella irregularis* charakterisiert. Die Schwamm-Individuen sind sicherlich umlagert und finden sich hier gemeinsam mit Schutt von *Diplopore adnetensis* in den Höhlen des zentralen Riffe auf sekundärer Lagerstätte.

Gruppe E und F umfassen die Arten *Peronidella fischeri* und *Colospongia* sp. (Gruppe E), bzw. die Arten *Follicatena irregularis* und *Salzburgia variabilis* (Gruppe F). Die Arten beider Gruppen sind durch fehlenden Bewuchs charakterisiert. Auf Grund der unterschiedlichen Wuchsformen erscheint eine Untergliederung in zwei getrennte Gruppen jedoch gerechtfertigt.

Die primär auf Grund unterschiedlicher Spektren der Epi- und Endobionten aufgestellten Schwammgruppen weisen sehr viel weniger einheitliche Kolonie-Wuchsformen auf als die anderen Riffgerüstbildner (Tab. 15, Abb. 28). Gruppe A enthält überwiegend zylindrische Wuchsformen, es sind aber auch becherförmige und flach ausgebreitete Formtypen entwickelt. In Gruppe B überwiegen Arten mit flach ausgebreiteter und bäumchen- bis polsterförmiger Gestalt, die als Epizoen anderen Gerüstbildnern aufsitzen oder relativ massive Kolonien

Gruppe	A						B			C		D			E		F	
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII
1	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x								
2	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x	x					
3	x	x	x	x	x						x	x	x					
24	x	x	x	x	x	x						x						
4	x	x	x				x			x								
30	x	x		x		x					x							
13	x																	
21	x										x							
38	x											x						
20	x			x														
23	x		x															
7			x															
11			x															
31			x	x														
19			x															
12					x													
39					x					x	x							
32				x														
28				x														
25				x														
35				x														
14																		
26								x										
36											x							
10												x						
8												x	x					
9													x					
15														x				
16														x				
a	x																	
b		x																
c			x	x	x	x							x	x	x	x		
d							x				x							
e								x					x					
f												x						
g																	x	x

Tab. 15: Kalkschwämme: Verteilung der Epi-/Endobionten und Wuchsformen

I	<i>Colospongia</i> sp. 1	X	<i>Annaecoelia mirabilis</i> und <i>interiecta</i>
II	<i>Molengraafia</i> sp.	XI	<i>Paradeningeria gruberensis</i>
III	<i>Weltheria</i> cf. <i>repleta</i>	XII	<i>Cryptocoelia</i> ? sp. 1
IV	<i>Paradeningeria weyli</i> und <i>alpina</i>	XIII	<i>Sphinctozoa</i> ? sp. 1
V	<i>Pylotholosa</i> sp.	XIV	<i>Peronidella</i> sp.
VI	<i>Colospongia catenulata</i>	XV	<i>Peronidella fischeri</i>
VII	<i>Colospongia bimuralis</i>	XVI	<i>Colospongia</i> sp.
VIII	<i>Peronidella</i> ? sp. 1 ZANKL	XVII	<i>Follicatena irregularis</i>
IX	<i>Colospongia</i> sp. 2	XVIII	<i>Salzburgia variabilis</i>

Wuchsformen: a flach  
 b becherförmig  
 c zylindrisch  
 d bäumchenförmig  
 e massiv, mit Stolonen  
 f massiv-knollig  
 g unregelmäßig maschig

Calcisponges. Relationships between the spi-/endobionts and of the growth forms.

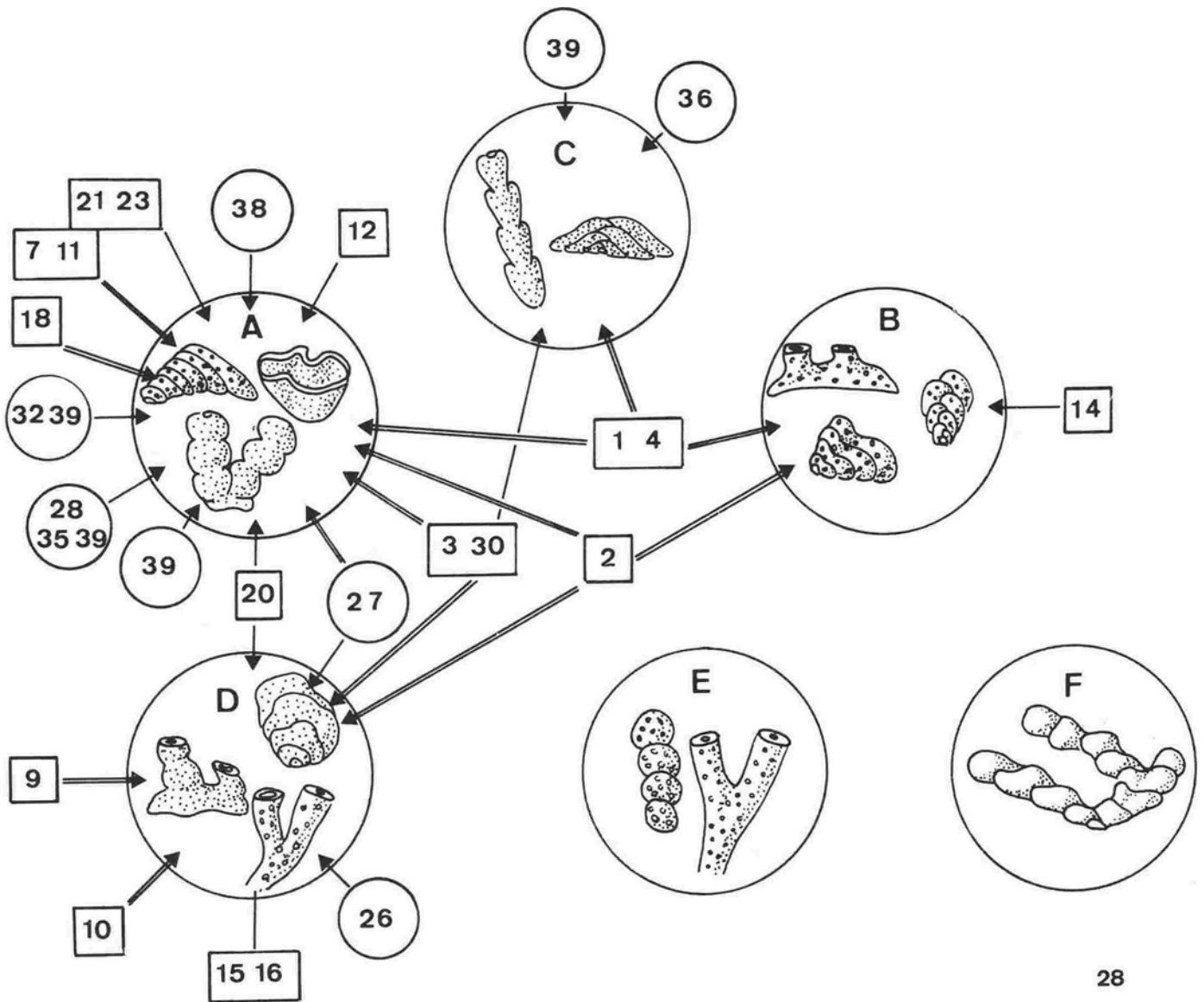


Abb. 28: Text siehe Abb. 26, Seite 135

bilden. Gruppe C enthält sowohl zylindrische als auch polsterförmig gestaltete Schwammtypen. In Gruppe D sind sowohl zylindrische als auch massiv-zylindrische (inkrustierende) und massiv-knollige Wuchsformen vertreten. Die Arten in Gruppe E sind durch zylindrische Wuchsformen gekennzeichnet, von denen sich die Arten der Gruppe F durch ihre unregelmäßige maschige Koloniestalt abheben.

Im Gegensatz zu den Korallen und Hydrozoen, bei welchen die primäre Gruppierung der Arten zusätzlich durch die Übereinstimmungen im Bewuchs, der Wuchsform der Kolonien und dem einbettenden Sediment unterstützt wird, ist das die Kalkschwämme umgebende Sediment infolge ihres relativ beschränkten Lebensraumes sehr einheitlich

ausgebildet. Aus diesem Grunde bleibt es bei der Gruppierung der Kalkschwämme unberücksichtigt.

JACCARD- und SIMPSON-Ähnlichkeitsmatrix für das Epi- und Endolithion (Diagramm 5)

Im Gegensatz zu den Ähnlichkeitsdiagrammen anderer Riffgerüstbildner ist die JACCARD-Ähnlichkeitsmatrix für das Epi- und Endolithion der Kalkschwämme durch glatte Übergänge der Koeffizienten zwischen den verschiedenen Gruppen gekennzeichnet (Diagramm 5). Durch deutlich erhöhte JACCARD-Werte sind lediglich die Gruppen A und B ausgezeichnet, wobei die beiden Gruppen über relativ hohe Ähnlichkeiten (bis zu 43%) zwischen *Molengraafia* sp. und *Colospongia bimuralis* bzw. über *Colospongia catenulata*

## SIMPSON - Ähnlichkeitsmatrix

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII
I	100	60	58	63	100	100	100	75	75	60	71	40	0	0	0	0	0	0
II	58	71	86	71	100	100	100	40	75	20	43	40	0	0	0	0	0	0
III	38	42	50	63	75	100	100	60	75	20	43	40	0	0	0	0	0	0
IV	41	46	29	63	100	67	100	40	50	40	57	40	0	0	0	0	0	0
V	33	50	38	33	75	67	100	40	75	60	57	40	0	0	0	0	0	0
VI	33	57	27	33	33	67	100	40	25	25	50	25	0	0	0	0	0	0
VII	25	43	30	15	22	40	100	67	67	33	33	33	0	0	0	0	0	0
VIII	17	29	20	17	25	50	67	100	50	50	50	50	0	0	0	0	0	0
IX	21	20	25	21	18	29	33	40	25	20	20	20	0	0	0	0	0	0
X	23	38	27	14	33	14	40	20	13	50	25	25	0	0	0	0	0	0
XI	21	20	7	13	30	13	17	17	11	29	20	0	0	0	0	0	0	0
XII	36	40	21	27	36	22	11	13	9	10	9	60	0	0	0	0	0	0
XIII	13	20	15	13	18	13	14	17	11	13	0	33	33	0	0	0	0	0
XIV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	0	0	0	0	0
XV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
XVI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
XVII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
XVIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Kalkschwämme : Epi-/Endolithion

Diagramm 5: Kalkschwämme: Kombinierte JACCARD- und SIMPSON-Matrix für das Epi-Endolithion  
Calcisponges: combination of the JACCARD- and SIMPSON-matrix of similarity for the epi-/endolithion

## SIMPSON - Ähnlichkeitsmatrix

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV	XVI	XVII	XVIII
I	87	54	53	55	80	75	66	80	50	57	50	33	0	0	0	0	0	0
II	50	62	75	62	80	75	66	40	50	42	50	33	0	0	0	0	0	0
III	33	35	54	66	80	75	66	40	50	42	37	50	25	100	100	0	0	0
IV	36	33	33	66	100	50	66	60	25	57	50	50	25	100	100	0	0	0
V	29	41	42	37	80	50	66	40	50	71	50	50	25	100	100	0	0	0
VI	28	44	33	38	30	50	66	40	25	40	20	40	25	100	100	0	0	0
VII	21	33	25	13	18	28	66	50	50	25	25	25	0	0	0	0	0	0
VIII	14	22	16	14	20	33	40	66	33	33	33	33	0	0	0	0	0	0
IX	28	18	15	20	16	25	28	33	25	20	20	20	0	0	0	0	0	0
X	13	20	15	6	16	12	33	16	12	50	0	0	0	0	0	0	0	0
XI	25	25	20	25	41	20	10	11	9	22	28	28	25	100	100	0	0	0
XII	31	33	18	23	30	9	9	10	8	0	25	50	0	0	0	0	0	0
XIII	11	16	21	18	25	22	11	12	10	0	18	27	50	100	100	0	0	0
XIV	0	0	7	6	8	12	0	0	0	0	10	0	25	100	100	0	0	0
XV	0	0	9	7	11	20	0	0	0	0	14	0	16	25	100	0	0	0
XVI	0	0	9	7	11	20	0	0	0	0	14	0	16	25	100	0	0	0
XVII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
XVIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100

Kalkschwämme : Epi-/Endolithion und Wuchsformen der Schwämme

Diagramm 6: Kalkschwämme: Kombinierte JACCARD- und SIMPSON-Ähnlichkeitsmatrix für das Epi-/Endolithion und die Wuchsformen der Schwämme  
Calcisponges: combination of the JACCARD- and SIMPSON-matrix of similarity for the epi-/endolithion and the growth forms of the calcisponges

und *Colospongia bimuralis* in Beziehung stehen. Bedingt durch die geringe Diversität der Epibionten in Gruppe B sind bei Kombination von Arten aus Gruppe A mit gleichen aus Gruppe B die SIMPSON-Indizes sehr hoch. Die Arten der Gruppe C weisen untereinander relativ geringe Ähnlichkeits-Indizes auf. Dagegen ergeben sich höhere Übereinstimmungen mit einzelnen Arten der Gruppe A und B. Die SIMPSON-Indizes sind mit 50% ebenfalls relativ gering. Die Arten in Gruppe D besitzen untereinander wiederum geringe Ähnlichkeit, erhöhte JACCARD-Koeffizienten sind ebenfalls bei Kombination mit Gruppe A zu beobachten. Auffallend gering ist aber ihre Übereinstimmung im Bewuchs mit den Arten der Gruppe B und C. JACCARD- und SIMPSON-Indizes für das Epi- und Endolithion sind in den Gruppen E und F auf Grund des fehlenden Bewuchses gleich Null.

JACCARD- und SIMPSON-Ähnlichkeitsmatrix für Bewuchs und Wuchsform der Kolonien  
(Diagramm 6)

Werden bei der Berechnung der Ähnlichkeitskoeffizienten Bewuchs durch Sekundärsiedler und die Wuchsform der verschiedenen Schwammarten gemeinsam berücksichtigt (Diagramm 6), so ist in den Gruppen A, B und C und zwischen ihnen im allgemeinen eine Abnahme der JACCARD-Koeffizienten festzustellen. Desgleichen ist eine Abnahme der SIMPSON-Koeffizienten innerhalb dieser Gruppe zu verzeichnen. Eine geringe Erhöhung beider Koeffizienten beschränkt sich auf diejenigen Arten, welche durch gleiche Wuchsformen charakterisiert sind. Aus diesem Grunde kommt es in der Gruppe A, vor allem in Gruppe D, zu einer geringfügigen Erhöhung der Indizes infolge Übereinstimmender Gestalttypen. Gruppe E und F weisen jeweils Koeffizienten von 100% auf, bedingt durch übereinstimmende Wuchsformen und fehlenden Bewuchs.

Die auffallend geringen Ähnlichkeitsgrade im Bewuchs und auch in der Wuchsform der Kalkschwämme lassen erkennen, daß der Zahl der übereinstimmenden Epi- und Endobionten weniger Bedeutung bei der Gruppierung zukommt als der Verteilung einzelner,

aber signifikanter Leitformen. Die geringen Übereinstimmungswerte sind um so bezeichnender, als die Schwämme in relativ eng umgrenzten Biotopen des zentralen Riffareales siedelten. Als Leitformen können unterschieden werden: 1) *Microtubus/Radiomura/Follicatena/Annaecoelia*; 2) *Microtubus/Radiomura*; 3) sessile Foraminiferen; 4) Problematikum A OHLEN/ *Bacinella irregularis* und 5) kein Bewuchs.

Eine Darstellung aller gewonnenen Beobachtungen aus Tab. 15 und den beiden Ähnlichkeitsdiagrammen 5 und 6 ergibt folgendes Bild von den Beziehungen der Kalkschwämme untereinander (Abb. 28):

Gruppe A nimmt infolge der großen Diversität der in ihr auftretenden Epi- und Endobionten eine zentrale Stellung ein. Mit nahezu allen Gruppen (eine Ausnahme bilden die Gruppen E und F) verbindet sie ein oder auch mehrere Epibionten, zudem ist sie durch eine beträchtliche Anzahl auf sie beschränkter Sekundärsiedler charakterisiert. Mit zylindrischen, flachinkrustierten und becherförmigen Wuchsformen weist die Gruppe A zusätzlich die größte Vielfalt an Gestalttypen auf. Nahezu alle Arten sind auf die zentral gelegenen geschützten Riffknospennareale beschränkt, wodurch der hohe Grad an biogener Anlagerung erklärt werden kann.

Auch die Gruppen B, C und D sind durch wenige, aber signifikante Arten des Epilithions charakterisiert. Dies trifft besonders für die Gruppe D zu, die nach Gruppe A diejenige mit der größten Formenvielfalt des Bewuchses ist. Während Gruppe B überwiegend Schwammarten mit massiver bis flachausgebreiteter oder polsterartiger Gestalt enthält, sind die Wuchsformen der Schwämme in Gruppe C und D sehr viel heterogener gestaltet. Die Arten der Gruppe B scheinen nach Geländebeobachtungen überwiegend an die peripheren Bereiche der Riffknospenn gebunden zu sein (hierfür sprechen auch die arenitischen Riffdetritus-Kalke, in denen besonders häufig *Colospongia* sp. 2 zu finden ist), während

die in Gruppe C und D zusammengefaßten Arten wiederum mehr in den zentralen Riffknospenarealen auftreten.

Im besonderen der Formenkreis mit unregelmäßig maschigen Koloniestrukturen (Gruppe F), aber wohl auch derjenige mit zylindrischen Wuchstypen (Gruppe E), ist ebenfalls in zentral gelegenen Riffknospenarealen anzusiedeln. Auffallend ist in beiden Gruppen das Fehlen eines Sekundärbewuchses.

Schwammarten, welche zum Epilithion anderer Riffgerüstbildner gehören, weisen unregelmäßig maschige, flach-polster- bis bäumchenförmige oder auch massiv-zylindrische Wuchsformen auf.

#### 9.4 ZUR PALÖKOLOGIE DER TABULOZOEN UND BRYOZOEN

##### 9.4.1 ZUR BIOLOGIE DER BRYOZOEN

Die Bryozoen sind koloniebildende Organismen, die gleich den Schwämmen als aktive Filtrierer (RIEDL, 1966) den lebensnotwendigen Sauerstoff- und Nahrungsstrom selbst erzeugen. Bei normaler und auch noch schwach erniedrigter Salinität besitzen sie ihre optimalen Wachstumsbedingungen. Wichtigster regulierender Faktor bei der Verteilung der Arten in den rezenten Meeren scheint die Wassertemperatur zu sein. Obwohl die Bryozoen infolge ihrer Unabhängigkeit vom Faktor Licht in allen Meerestiefen auftreten, sind die einzelnen Arten doch an bestimmte Tiefen gebunden. Positiven Einfluß besitzt die Durchlichtung nur während des wenige Stunden andauernden Larvenstadiums. Beim Festsetzen der Larve - stets benötigt sie einen festen Untergrund - spielt die Art des Substrates keine Rolle. Von entscheidender Bedeutung bei der Entwicklung der Kolonien ist lediglich die Konkurrenz mit anderen Organismen um den häufig limitierten Siedlungsplatz (vgl. OSBURN, R.C. in HEDGPETH 1957:1109-1110 zur Ökologie der rezenten Bryozoen).

Die Untersuchungen von CUFFEY (1972) über die Rolle der Bryozoen in einigen rezenten Korallenriffe zeigen, daß die Bryozoen in diesen überwiegend die geschützten, häufig beschatteten Teile des Riffgerüsts besiedeln (die Unterseiten von Korallenstöcken, Wände und Riffhöhlen, Unterseiten des Blockschuttes an den Riffvorderseiten). Dagegen gehört speziell die Bildung des Riffgerüsts nicht zu den Funktionen der Bryozoen. Im besonderen unter Korallenstöcken, aber auch innerhalb der Rifftaschen, besteht eine starke Raumkonkurrenz durch Serpuliden, Schwämme, inkrustierende Foraminiferen und verschiedene Kalkalgen. Wie die Untersuchungen zeigen, bevorzugen auch die obertriadischen Bryozoen die geschützten Biotope innerhalb der Riffe und müssen diese mit zahlreichen Mikroorganismen, Serpuliden, Kalkschwämmen und Foraminiferen teilen.

Bei einer ökologischen Analyse der in den Obertriasriffen lebenden Bryozoen und Tabulozoen stellt sich die Frage, welcher systematischen Einheit hier die Tabulozoen zuzuordnen sind. Gehören sie möglicherweise zu den trepostomaten Bryozoen und stellen die gleichen grundsätzlichen physiologischen Ansprüche an die Umwelt wie diese, oder sind sie durch eine Verwandtschaft den Korallen oder auch den Hydrozoen anderen biologisch-ökologischen Gesetzmäßigkeiten unterworfen. Bei einer Zusammenfassung der Bryozoen und Tabulozoen kann daher der Grundstein für eine fehlerhafte Betrachtungsweise und Interpretation gelegt werden. Möglicherweise gibt aber auch die Untersuchung der Lebensräume von Bryozoen und Tabulozoen, ihrer Abhängigkeit von abiotischen Ökofaktoren und ihrer synökologischen Beziehungen untereinander und zu anderen Organismengruppen Hinweise, auf ihre biologische Stellung im System. Zunächst sollen jedoch alle wichtigen ökologischen Bezüge bei beiden Gruppen gemeinsam betrachtet werden.

#### 9.4.2 VERTEILUNG DER TABULOZOEN UND BRYOZOEN INNERHALB DER BEIDEN

##### RIFFGEBIETE

Wie die rezenten Bryozoen, benötigen auch die Bryozoen in den Oberrhät-Riffen ein festes Substrat, auf dem sich die Larven festsetzen können. Dies gilt ganz besonders auch für die Tabulozoen, die ausschließlich als flache Krusten auf anderen Riffbildnern auftreten, während die knollig-bäumchenförmigen Bryozoen häufiger auch losgelöst vom Substrat im Kalkschlamm zu finden sind.

In beiden Riffgebieten treten die Bryozoen und Tabulozoen ausschließlich im zentralen Riffbereich auf, welcher durch das aufrecht stehende Riffgerüst gekennzeichnet ist. In den Schuttkalken, welche die Riffknospen umgeben, sind sie auch als Bruc. oder als Besiedler größerer Komponenten nicht mehr zu finden. Dies ist vermutlich einerseits auf ihre Beschränkung auf die inneren Bereiche der Riffknospen selbst, zum anderen auf ihre festsitzende Lebensweise begründet.

Auch in den Riffknospen selbst sind die Bryozoen und Tabulozoen auf bestimmte Riffassoziationen beschränkt. Am häufigsten sind sie als Epizoen der primären Riffbildner in den anderen Teilen der Riffknospen anzutreffen, wo das Riffgebiet überwiegend aus Kalkschwämmen (meist *Paradeningeria*, auch *Colospongia*, *Weltheria* u.a.), Hydrozoen (*Disjectopora*) und Einzelkorallen (*Montlivaltia*, *Stylophyllopsis*) aufgebaut wird. Neben kleineren Kolonien auf den soeben genannten Organismen, können gerade die großwüchsigen Tabulozoen (Tabulozoa sp. 1 und sp. 2) solch große Kolonien bilden, daß sie durchaus schon zu den echten Gerüstbildnern gezählt werden können. Dies ist besonders im Tropfbruch bei Adnet zu beobachten, wo Tabulozoen-Kolonien in Gemeinschaft mit *Disjectopora* und *Paradeningeria* zum Teil große Areale in den zentralen Teilen von Riffknospen be-

decken (Steinbruchsohle A, Abb.12, Taf.12/14).

So bilden die Tabulozoen einerseits große, häufig mehrschichtig zusammengesetzte Kolonien, die einer differenzierten Epi-/Endofauna bzw. -flora Siedlungsraum bieten, andererseits teilen kleinere Kolonien als Epizoen das Substrat des primären Riffgerüsts mit einer Fülle anderer Organismen wie *Microtubus*, Serpeln, Foraminiferen, Algenkrusten verschiedener systematischer Stellung, kleinen Hydrozoen-Kolonien, inkrustierenden Schwämmen und zahlreichen Mikroorganismen unklarer systematischer Zugehörigkeit. Hochwüchsige, buschartige Korallengemeinschaften sowie die Gemeinschaften der massiven Stockkorallen und die dem zentralen Riffgebiet vorgelagerten Riffknospen des oberen Riffhanges zeigen weder Bryozoen noch Tabulozoen als Epizoen des primären Riffgerüsts.

Das Auftreten der Tabulozoen und Bryozoen ist in beiden Riffen an feinkörnige Sedimente gebunden, wie sie für den zentralen Teil der Riffknospen charakteristisch sind. Neben dichten Schlammkalken (MF-Typ I/B), welche in absoluten Stillwasserbereichen innerhalb der Knospen abgelagert wurden, kommen die Kolonien der inkrustierenden Tabulozoen besonders häufig auch in den Bereichen der Kleinhöhlen mit mikrofossilreichen Pelspariten (MF-Typ I/C) vor.

Folgende Rolle spielen die Bryozoen und Tabulozoen beim Aufbau der Oberrhät-Riffkomplexe im Vergleich zu den Bryozoen rezenter Korallenriffe (s. CUFFEY, 1972):

1. Eine Inkrustierung der Wände von Riffhöhlen ist nur an wenigen Stellen zu beobachten (z.B. Schliff A/123/1). Flache Kolonien von Bryozoa sp. 1 Form B sind dicken Krusten von Spongiostormata zwischengeschaltet.
2. Häufig treten die bäumchenförmigen und flach-polsterförmigen Arten (Bryozoa sp. 1 Form A und B, Bryozoa sp. 2 Form A und Form B) als Mitglieder von Rifftaschengemeinschaften auf, entweder als Epizoen auf anderen Riffbildnern und

dann selbst mit starker Inkrustierung oder selbst ohne Bewuchs frei im Sediment liegend.

3. Auch als mächtige Krustenbildner treten besonders *Tabulozoa* sp.1 und *Tabulozoa* sp. 2 ausschließlich in den Gemeinschaften der geschützten Riffbereiche auf. Diese sind durch feinen Kalkschlamm oder das typische pelbiosparitische Kleinhöhlensediment gekennzeichnet.
4. Als klastische Sedimentpartikel fehlen Bryozoen und Tabulozoen auch in großer Riffnähe.
5. Bryozoen und Tabulozoen tragen weder durch Sedimentfang noch durch Bindung zum Aufbau des Riffgerüsts bei. Wohl aber können die Tabulozoen durch starkes

koloniales Wachstum als primäre Gerüstbildner fungieren.

Mit Ausnahme von Punkt 4 und 5 besaßen die Bryozoen und Tabulozoen der Obertrias-Riffe die gleichen Funktionen wie diejenigen der rezenten Korallenriffe.

#### 9.4.3 WUCHSFORMEN DER TABULOZOEN UND BRYOZOEN IN ABHÄNGIGKEIT VON IHREM SUBSTRAT

Folgende Wuchsformen sind bei den Tabulozoen und Bryozoen ausgebildet:

1. flach inkrustierende Formen mit parallel

Gruppe Art	A		B		C				D			
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
1	x	x	x	x	x	x	x	x				
5	x	x	x	x								
2	x	x	x	x								
4	x	x	x		x							
20	x	x										
31	x	x										
35	x	x										
38	x	x										
30	x	x						x				
7	x	x										
29	x	x										
13	x		x	x								
3			x	x								
18		x		x								
25		x							x			
33		x								x		
10	x								x			
24			x									
19				x								
6								x				
9									x			
a	x	x										
b			x	x								
c					x	x			x			
d												x
e	x											
f	x	x										
g	x	x										
h		x										
i		x	x									
j		x	x									
k	x	x	x	x								
l			x	x			x					
m			x	x					x	x	x	
n				x								
o					x							
p					x							
q						x						
r							x					

Tab. 16: Tabulozoen und Bryozoen: Verteilung der Epi-/Endobionten, der Wuchsformen und des Substrates.

- I *Tabulozoa* sp. 2
- II *Tabulozoa* sp. 1
- III *Bryozoa* sp.1 Form A
- IV *Bryozoa* sp.2 Form B
- V *Bryozoa* sp.1 Form A
- VI *Bryozoa* sp.2 Form B
- VII *Bryozoa* sp.5
- VIII *Bryozoa* sp.6
- IX *Bryozoa* sp.8
- X *Bryozoa* sp.3
- XI *Bryozoa* sp.7
- XII *Bryozoa* sp.4

- a flach inkrustierend
- b bäumchen-, schirmförmig
- c flach kissenförmig
- d knollig-brotlaibartig
- e *Stylophyllopsis*
- f *Montlivaltia*
- g *Colospongia* sp.1
- h *Seriastraea*
- i *Tabulozoa* sp.2
- j *Cryptocoelia*
- k *Tabulozoa* sp.1
- l *Weltheria*
- m unbestimmbar
- n *Disjectopora*
- o *Annaecoelia*
- p *Spongiomorpha*
- q *Hydrozoa* sp. et gen. indet.
- r *Paradeningeria weyli* und *alpina*



- stehenden Zellröhren bei Tabulozoa sp.1, Tabulozoa sp. 2 und Tabulozoa sp.3;
2. flach inkrustierende Formen mit divergierenden Zellröhren bei Bryozoa sp.1 Form B und Bryozoa sp. 2 Form B;
  3. domartige Wuchsformen mit parallel angeordneten Zellröhren bei "*Chaetetes*" sp.1;
  4. bäumchen- oder keulen-bis schirmförmige Wuchsformen mit nach oben divergierenden Zellröhren bei Bryozoa sp. 1 Form A und Bryozoa Sp. 2 Form A;
  5. Formen ohne definierte Gestalt, der Morphologie des Substrates angepaßt, treten bei verschiedenen Arten auf;
  6. knollig- bis brotlaibartige Formen mit randlich divergierenden Zellröhren bei Bryozoa sp. 6.

Alle mit dem Substrat über eine größere Fläche festverbundenen Typen zeigen eine flach inkrustierende Wuchsform. Durch teilweise verstärktes Höhenwachstum können die Kolonien im oberen Abschnitt auch eine unregelmäßige knollige Gestalt annehmen. Auch durch mechanische Einwirkung - die allerdings in Biotopen, in welchen die Bryozoen vorkommen, meist fehlt - können sie nicht vom Untergrund gelöst werden. Die bäumchen- und schirmförmigen Wuchstypen sind primär über eine kleine Basis mit dem festen Substrat verbunden. Eine kräftige Inkrustierung durch andere Epibionten schützt sie vor mechanischer Krafteinwirkung und Verfrachtung. Fehlt diese zusätzliche Inkrustierung, so werden sie leicht losgerissen und forttransportiert. Aus diesem Grunde zeigen die festsitzenden, hochwüchsigen Kolonien stets einen starken Bewuchs durch andere Mikroorganismen, während die isoliert im Sediment liegenden Stöcke frei von Bewuchs sind. Kleine polsterförmige Bryozoen treten zusätzlich zu den Spongiorstromatakrusten als Besiedler der Riffhöhlenwände auf.

Als Epizoen des primären Riffgerüsts stehen die Bryozoen und Tabulozoen in Wechselbeziehung einerseits zum Substrat (den Gerüstbildnerorganismen), andererseits zu den benachbarten Epizoen und Epiphyten, mit welchen sie in härtester Raumkonkur-

renz treten können.

#### 9.4.4 ÄHNLICHKEITSBERECHNUNGEN UND GRUPPIERUNG DER TABULOZOEN UND BRYOZOEN

In Tabelle 16 wurden die unterscheidbaren Typen der Tabulozoen und Bryozoen primär auf die Zusammensetzung der auf ihnen lebenden Epi- und Endobionten gruppiert (Tab. 16, Abb. 29).

Gruppe A umfaßt die beiden Tabulozoen-Arten Tabulozoa sp. 1 und Tabulozoa sp. 2. Sie sind durch die größte Diversität des Bewuchses gekennzeichnet, wobei zahlreiche Arten auf sie beschränkt sind. Die anderen Tabulozoen tragen nicht nur selbst zum Gerüstbau bei, sondern werden ihrerseits auch von riffgerüstbildenden Organismen besiedelt.

Gruppe B umfaßt die Arten Bryozoa sp. 1 Form A und Bryozoa sp. 2 Form A. Sie sind ebenfalls noch durch reichlichen Sekundärbewuchs ausgezeichnet, der teilweise mit demjenigen von Gruppe A übereinstimmt, sich aber durch einige Arten von diesem unterscheidet.

Gruppe C umfaßt die Formen Bryozoa sp. 1 Form B und Bryozoa sp. 2 Form B. Weiterhin werden auch noch Bryozoa sp. 5 und Bryozoa sp. 6 zu dieser Gruppe gestellt, da auch sie durch Bewuchs von *Microtubus* tragen. Ansonsten ist der Bewuchs äußerst spärlich.

Gruppe D wurde auf Grund fehlender Besiedlung der Bryozoen durch *Microtubus* ausgeschieden.

Die Ausscheidung der 4 Tabulozoen/Bryozoen-Gruppen wird zusätzlich unterstützt durch die verschiedenen Wuchsformen der Kolonie, die auf die einzelnen Gruppen konzentriert sind, zusätzlich aber auch noch durch die Substratwahl der Tabulozoen- und Bryozoen-Arten. So dominieren bei den Tabulozoen die Korallen unter den Riffbildnern und zusätzlich die großwüchsigen Colospongien,

während von den Bryozoen der Gruppe B eher die Kalkschwämme, Hydrozoen und Tabulozoen besiedelt werden.

JACCARD- und SIMPSON-Ähnlichkeitsmatrix für das Epi- und Endolithion, für die Wuchsformen und die Wahl des Substrates (Diagramme 7-8)

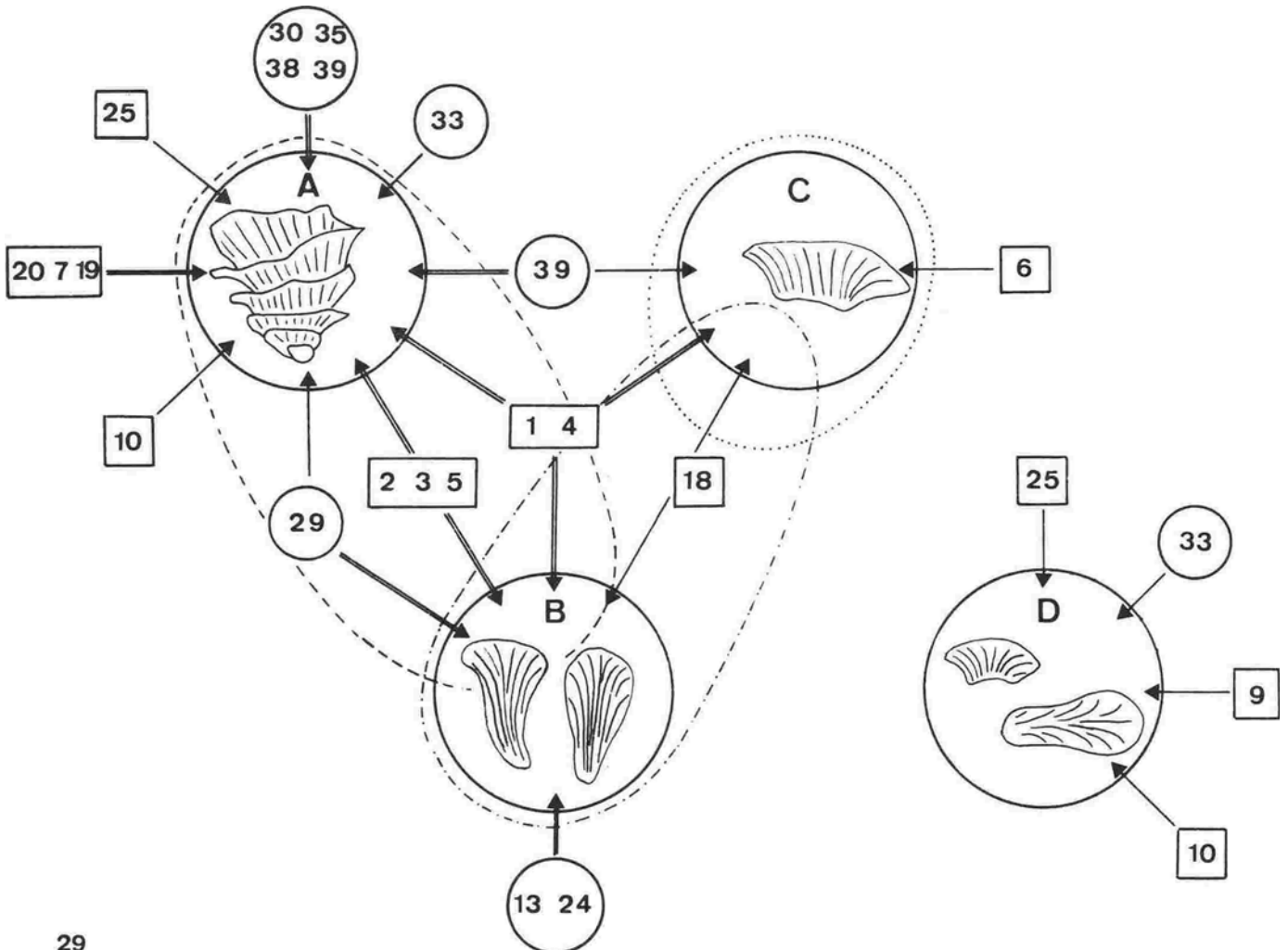
Die Darstellung der JACCARD- und SIMPSON-Ähnlichkeitskoeffizienten in den Gitterdiagrammen 7 und 8 veranschaulichen den Grad der Übereinstimmung der einzelnen Bryozoen/Tabulozoen-Arten in Bezug auf ihre Wuchsform, die Wahl des Substrates und ihren Sedkundärbewuchs. Die Art des umgebenden Sedimentes wurde nicht in die Betrachtung mit einbezogen, da alle Arten in nahezu dem gleichen Sedimenttyp (MF-Typ I/B bis I/C) auftreten.

Zwischen den beiden Tabulozoen-Arten besteht der höchste Grad an Übereinstimmung in der Art ihres Bewuchses (JACCARD-

Index in Diagramm 7) bei gleichzeitig hoher Diversität des Epi-/Endolithions (geringe Diskrepanz zwischen JACCARD- und SIMPSON-Index).

Ebenfalls große Ähnlichkeit besitzen auch die Arten Bryozoa sp. 1 Form A und Bryozoa sp. 2 Form A sowie die Arten Tabulozoa sp. 2 und Bryozoa sp. 1 Form A. Alle weiteren Arten folgen mit geringeren Graden der Ähnlichkeit (niedere JACCARD-Werte) und Abnahme der Diversität (Erhöhung der SIMPSON-Werte).

Das Diagramm 8 berücksichtigt zusätzlich die Art des Substrates und die Wuchsform der Kolonien. Die Ähnlichkeitsmaxima stimmen mit denjenigen für den Bewuchs in Diagramm 7 überein. Ein zweites Verteilungsmaximum entsteht zwischen den Arten 9 bis 12, welche durch fehlenden Bewuchs, aber Übereinstimmung der Wuchsformen ausgezeichnet sind.



SIMPSON - Ähnlichkeitsmatrix

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
I		85	71	57	50	50	100	100	33	0	0	0
II	69		57	57	50	50	100	100	33	0	0	0
III	73	25		71	50	50	100	50	0	100	0	0
IV	25	22	56		50	100	100	50	0	100	0	0
V	7	7	13	13		50	100	100	0	0	0	0
VI	7	7	13	29	33		100	50	0	0	0	0
VII	8	7	14	14	33	50		100	0	0	0	0
VIII	15	14	13	13	33	33	50		0	0	0	0
IX	7	7	0	0	0	0	0	0		0	0	0
X	0	0	14	14	0	0	0	0	0		0	0
XI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0
XII	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

JACCARD - Ähnlichkeitsmatrix

Tabulozoen und Bryozoen : Epi-/Endolithion

Diagramm 7: Tabulozoen/Bryozoen: Kombinierte JACCARD- und SIMPSON-Ähnlichkeitsmatrix für das Epi-/Endolithion

Tabulozoans/bryozoans: combination of the JACCARD- and SIMPSON-matrix of similarity for the epi-/endolithion

SIMPSON - Ähnlichkeitsmatrix

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
I		76	38	33	20	20	33	67	20	0	0	0
II	57		46	33	20	20	33	67	20	0	0	0
III	20	23		75	20	40	67	33	20	100	100	0
IV	16	15	56		20	40	67	0	20	100	100	0
V	5	4	6	6		40	33	0	0	0	0	0
VI	5	4	13	21	25		33	33	0	0	0	0
VII	5	5	14	15	14	14		33	0	0	50	0
VIII	11	10	7	7	14	14	20		33	0	0	100
IX	5	4	6	6	0	0	0	14		50	50	100
X	0	0	15	17	0	0	0	0	17		50	0
XI	0	0	15	17	0	0	25	0	17	33		0
XII	0	0	0	0	0	0	0	33	20	0	0	

JACCARD - Ähnlichkeitsmatrix

Tabulozoen und Bryozoen : Substrat, Epi-/Endolithion und Wuchsformen der Kolonien

Diagramm 8: Tabulozoen/Bryozoen: Kombinierte JACCARD- und SIMPSON-Ähnlichkeitsmatrix für das Substrat, das Epi-/Endolithion und die Wuchsform der Kolonien

Tabulozoans/bryozoans: combination of the JACCARD- and SIMPSON-matrix of similarity for the substrate, the epi-/endolithion and for the growth forms of the colonies

Abb. 29 stellt die Beziehung zwischen den 4 in der Tabelle 16 ausgeschiedenen Gruppen der Tabulozoen und Bryozoen dar, die sich auf Grund der Wuchsform, ihres Substrates und ihres Bewuchses ergeben. Die Verbindungen werden zwischen Gruppe A und B, bzw. zwischen Gruppe B und C auf Grund des gemeinsamen Substrates, außerdem zwischen allen drei Gruppen durch gemeinsamen Sekundärbewuchs (*Microtubus communis* und Spongiostromata-Krusten) hergestellt. Offensichtlich ohne Bedeutung für die Konstruktion des Gerüsts waren die in Gruppe D zusammengefaßten Arten, welche weder ein Substrat erkennen lassen, noch selbst von anderen Organismen besiedelt wurde.

#### 9.4.5 VERGLEICH DER TABULOZOEN MIT DEN BRYOZOEN

Folgende Unterschiede ergeben sich bei einem ökologischen Vergleich zwischen den Tabulozoen und Bryozoen:

1. Wuchsform: bevorzugt bilden die Tabulozoen flach- polsterartige Wuchsformen und sind zusätzlich befähigt, durch Übereinanderwachsen mehrerer Generationen große Kolonien zu bilden, die zur Konstruktion des Riffgerüsts beitragen können. Die Funktion der Bryozoen ist dagegen auf diejenige der Besiedlung des Riffgerüsts als Epizoen beschränkt.

2. Substrat: wie die Bryozoen sind die Tabulozoen auf einen festen Siedlungsgrund angewiesen. Im Gegensatz zu den Bryozoen findet man sie jedoch nie frei im Sediment. Die Tabulozoen bevorzugen in erster Linie Korallen (im besonderen die großwüchsigen Einzelkorallen) als Substrat. Vermutlich erfolgt die Besiedlung schon zu Lebzeiten der Korallen und zwischen beiden Formen bestand eine echte, positiv-zwischenartliche Beziehung. Demgegenüber sind die Bryozoen überwiegend an Hydrozoen und Kalkschwämme gebunden. Betrachten wir die Wahl des Substrates zusammen mit der Ausbildung des Sedimentes, so scheinen die Tabulozoen

im Vergleich zu den Bryozoen eine stärkere Affinität zur Wasserströmung besessen zu haben, da generell die Korallen exponiertere Standorte eingenommen haben als die Hydrozoen und Kalkschwämme.

3. Bewuchs: die Tabulozoen sind gegenüber den Bryozoen durch 6 Organismengruppen des Bewuchses ausgezeichnet, deren Vorkommen auf sie beschränkt ist. Bezeichnenderweise gehören hierzu auch Formen wie die Hydrozoen und Tabulozoen, die bereits zu den eigentlichen Gerüstbildnern zu rechnen sind, während sich der Bewuchs der Bryozoen überwiegend auf Mikroorganismen beschränkt.

Diese Beobachtungen legen die Vermutung nahe, daß die biologischen Anforderungen der Tabulozoen und Bryozoen an die Umwelt doch stärker unterschieden waren, als zunächst bei ihrer gemeinsamen systematischen Beschreibung vermutet wurde. Diese, die Ökologie der Gruppen betreffenden Unterschiede reichen jedoch nicht aus, um Aussagen über die systematische Stellung der Tabulozoen zu erlauben, zumal seit neuesten Untersuchungen auch diejenige der möglicherweise verwandten Hydrozoen umstritten ist (vgl. Kap. 6.1.2.).

#### 9.5 VERGLEICH DER DIVERSITÄTEN DES EPI- UND ENDOLITHIONS BEI DEN VERSCHIEDENEN GRUPPEN DER RIFFGERÜSTBILDER

Jede Gruppe unter den Riffgerüstbildnern, die in vorangegangenen Kapitel dargestellt wurde, weist ein charakteristisches Epi- und Endolithion auf. Dieses ist charakterisiert:

1. durch seine signifikante Zusammensetzung,
2. durch seine Diversität (durch die Anzahl der Arten, die als Sekundärbewuchs der Riffgerüstbildner auftreten), und
3. durch das Verhältnis zwischen Mikro- und Makroorganismen des jeweiligen Besiedlungsspektrums.

Die Abbildungen 30 bis 33 stellen die

Diversität des Bewuchses bei den einzelnen Arten und Gruppen unter den Korallen, Hydrozoen, Kalkschwämmen und Tabulozoen/Bryozoen dar. In ihnen kennzeichnet in jeder Säule jeweils der untere Säulenteil den Anteil der Mikroorganismen unter den Epi- und Endobionten, während der oberere Abschnitt den Anteil der Makroorganismen unter ihnen zum Ausdruck bringt. Die linken Diagramme zeigen die Diversität der Sekundärsiedler auf den einzelnen Riffbildner-Arten und den jeweiligen Anteil der Mikro/Makroorganismen unter ihnen. In den mittleren Diagrammen werden die Diversität und das Verhältnis der Makro- zu den Mikroorganismen in den zusammengefaßten Gruppen dargestellt. Die rechten Diagramme entsprechen den mittleren, jedoch wurde hier die Diversität jeweils auf 100% gebracht, wodurch das Verhältnis von Mikro- zu Makrobewuchs deutlicher zum Ausdruck kommt.

Während die Auswertung der Mikroorganismen unter den Epi- und Endobionten im Dünnschliff recht genaue Aussagen liefert, stellen sich bei derjenigen der Makroorganismen, bedingt durch die Zufälligkeit der Probenwahl und die Kleinheit des zu betrachtenden Ausschnittes, zahlreiche Fehler ein. Die Frage nach dem Aufbau des primären Riffgerüsts ist Sache der Geländeaufnahme; die Analyse des Sekundärbewuchses, soweit sich die Dimensionen der Epi- und Endobionten im mm- bis cm-Bereich bewegen, erfolgt im Dünnschliffbereich (vgl. ZANKL 1969:56). Großschliffe von 10 x 10 cm erhöhen die Information und ermöglichen neben Detailuntersuchungen zusätzlich die Analyse größerer sedimentologischer und paläontologischer Einheiten.

### 1. Korallen (Abb. 30)

Die Diversität des Epi-/Endolithions ist im Vergleich zu demjenigen der anderen Riffgerüstbildner relativ gering. Die höchste Artenzahl erreicht die Gruppe D. Die Arten der jeweiligen Gruppen sind durch sehr einheitlichen Sekundärbewuchs (hohes Maß an Homogenität) ausgezeichnet. Hierdurch entsteht die auffallend geringe Abweichung zwischen dem linken und dem mitt-

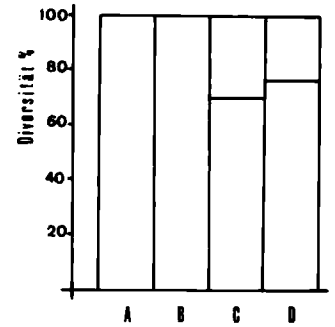
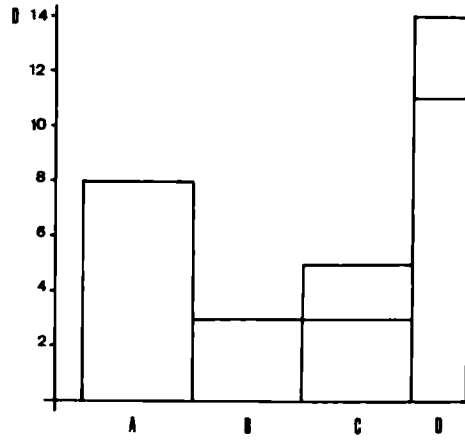
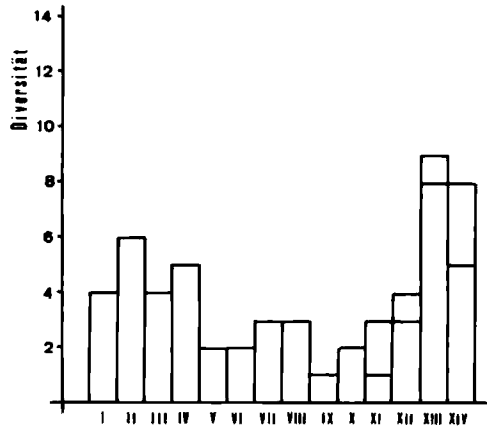
leren Diagramm in Abb. 30 und die hohen Werte der Ähnlichkeitskoeffizienten (vgl. Diagramm 1). Die größte Diskrepanz zwischen der Diversität der Sekundärsiedler auf den einzelnen Arten und derjenigen der Gruppe ist bei Gruppe B zu beobachten. Auch sind die wenigen überhaupt auftretenden Makroorganismen unter ihnen auf diese Gruppe beschränkt. Sie leitet durch die Zusammensetzung des Bewuchses, durch seine hohe Diversität und durch den ebenfalls abweichenden Sedimenttyp zu den anderen Riffbildner-Gruppen über.

### 2. Hydrozoen (Abb. 31)

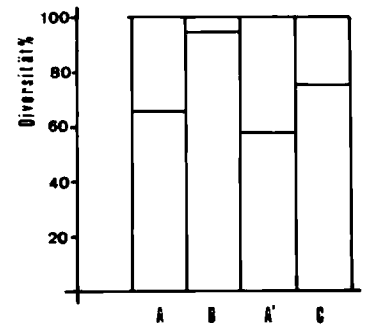
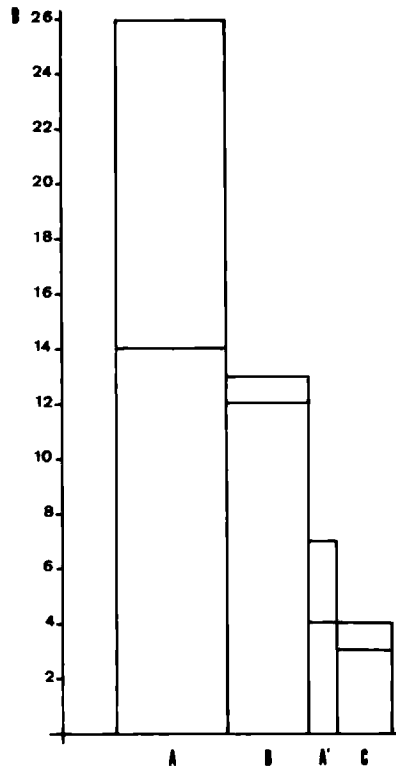
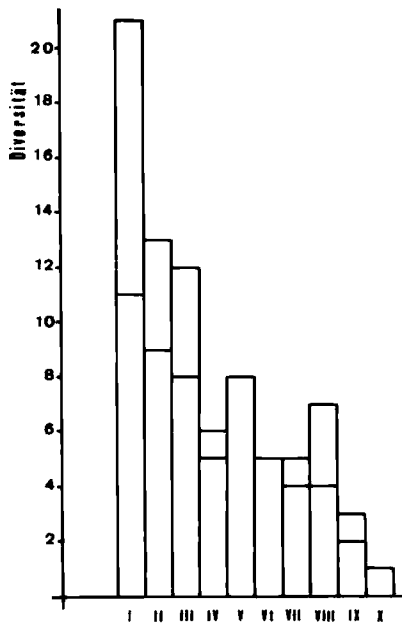
Extrem hohe Diversität des Bewuchses ist auf den Arten der Gruppe A und mäßig hoher auf denjenigen der Gruppe B zu verzeichnen. Gruppe B hebt sich durch eine geringe Diversität und geringe Individuendichte der Epi- und Endobionten von den beiden anderen Gruppen ab. Während sich in Gruppe A Mikro- und Makroorganismen nahezu das Gleichgewicht halten, sind unter den Sekundärsiedlern in Gruppe B fast keine Makroorganismen vertreten. Dies ist durch den Lebensraum der Hydrozoen aus Gruppe A im zentralen Teil der Riffknospen erklärbar, der stets durch eine extrem hohe biogene Anlagerung ausgezeichnet ist.

### 3. Kalkschwämme (Abb. 32)

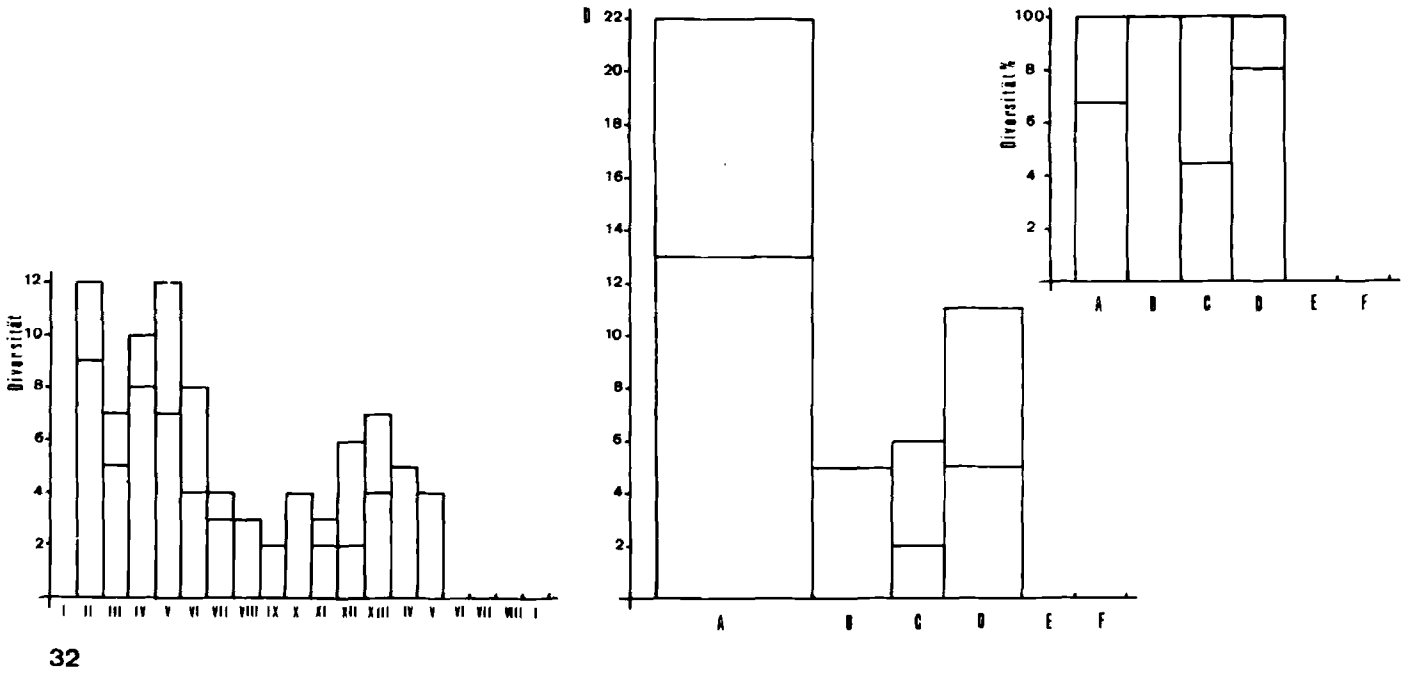
Auch bei den Kalkschwämmen sind die Arten und Gruppen nicht nur durch die Art des Epi- und Endolithions, sondern auch durch seine Diversität und durch das Verhältnis zwischen Mikro- und Makroorganismen charakterisiert. Gruppe A ist durch mäßig hohe bis hohe Arten gekennzeichnet, wobei bis zur Hälfte aller Epibionten von den Makroorganismen gestellt werden können. Die hohe Diversität der Sekundärsiedler und die zusätzliche Verschiedenheit der Spektren auf den einzelnen Schwammarten wird durch das starke unterschiedene linke und mittlere Diagramm in Abbildung 32 verdeutlicht (die Diversität der Gruppe verdoppelt sich nahezu gegenüber derjenigen der einzelnen Arten). Gering ist dagegen die Artenzahl des Bewuchses aus den Schwämmen der Gruppe B. Das Epilithion ist sehr homogen und Makroorga-



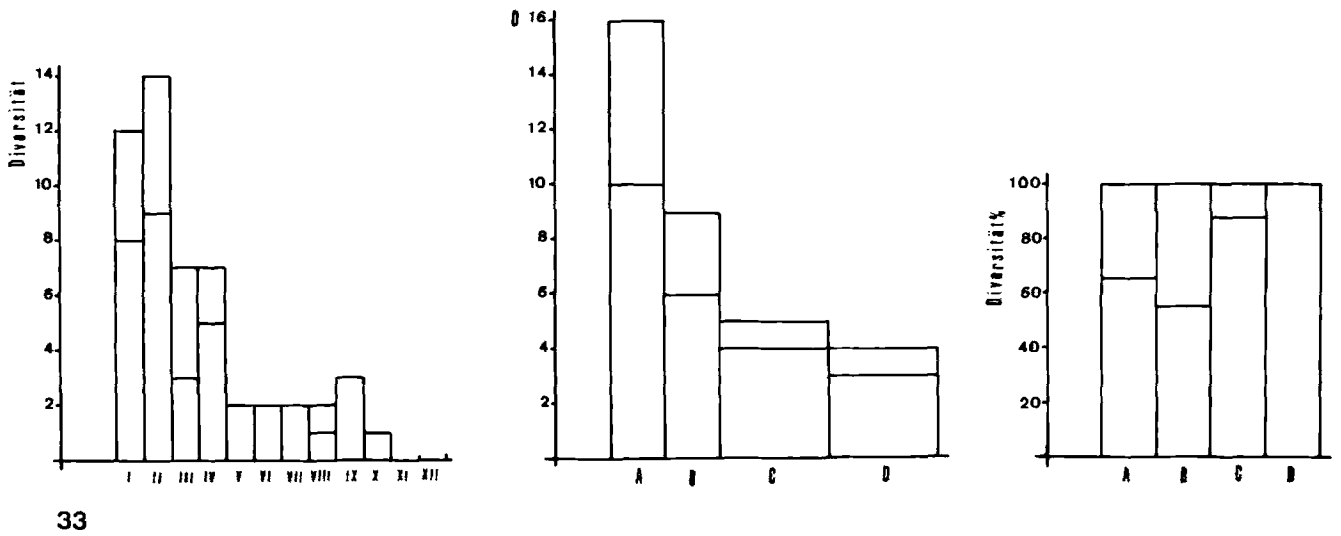
30



31



32



33

Abb. 30 bis 33: Blockdiagramme für die Diversität des Sekundärbewuchses bei den einzelnen Arten und Gruppen unter den Riffgerüstbildnern. Linke Diagramme: Diversität der Epi- und Endobionten auf den einzelnen Arten der Riffgerüstbildner. Mittlere Diagramme: Diversität der Epi- und Endobionten auf den einzelnen Organismengruppen. Rechte Diagramme: Diversität der Epi- und Endobionten, bezogen auf 100%. Der untere Säulenabschnitt enthält jeweils den Anteil der Mikroorganismen unter den Sekundärsiedlern, der obere Abschnitt denjenigen der Makroorganismen. - Abb. 30 - Korallen; Abb. 31 - Hydrozoen; Abb. 32 - Kalkschwämme; Abb. 33 - Tabulozoen und Bryozoen.

Diversity diagrams for the secondary overgrowth on the distinct species and groups among the reef frame builders. Left diagrams: diversity of epi- and endobionts on the distinct frame building species. - Middle diagrams: diversity of epi- and endobionts on the distinct groups of frame building organisms. - Right diagrams: diversity of epi- and endobionts, referred to 100%. The lower part of each column contains the proportion of the microorganisms among the organisms of the secondary overgrowth, the upper part that of the macroorganisms.

nismen fehlen vollständig. Die Gruppen C und D besitzen geringe Diversität des Bewuchses, hoch bis mäßig hoch ist der Anteil an Makroorganismen. Den Arten der Gruppen E und F fehlt jeglicher Bewuchs.

#### 4. Tabulozoen (Abb. 33)

Die Gruppen A und B sind bezüglich der Artenzahl und der Homogenität des Bewuchses und des Verhältnisses zwischen den Mikro- und den Makroorganismen sehr einheitlich strukturiert. Relativ unterschiedlich ist das Epilithion auf den Bryozoen der Gruppe C zusammengesetzt, großwüchsige Organismen fehlen hier und in Gruppe B nahezu vollständig. Gruppe D ist durch mangelhaften Bewuchs gekennzeichnet, die wenigen Epibionten sind auf zwei Formen beschränkt.

#### Zusammenfassung der Beobachtungen

1. Bei allen Riffgerüstbildnern treten sowohl Gruppen mit geringer als auch mit hoher Diversität auf.
2. Hohe Diversität des Bewuchses ist auf Hydrozoen, Kalkschwämme und Tabulozoen konzentriert.
3. Korallen und Bryozoen (letztere müssen bereits zu den Epizoen gerechnet werden) zeigen im allgemeinen eine geringe Diversität des Bewuchses.
4. Ein hoher Anteil an Makroorganismen unter den Epibionten ist bei denjenigen Arten bzw. Gruppen zu verzeichnen, die bereits durch eine große Diversität des Epi- und Endolithions gekennzeichnet sind. Dies trifft zu bei den Korallen (Gruppe D), den Hydrozoen (Gruppe A), den Schwämmen (Gruppe A) und den Tabulozoen.
5. Geringe Diversität und gleichzeitig hohe Anteile an Makroorganismen sind auf einzelne Arten unter den Riffgerüstbildnern beschränkt.
6. Gruppen unter den Riffbildnern mit geringem Anteil an Makroorganismen unter den Sekundärsiedlern zeigen meist einen hohen Grad an Homogenität (hohe Ähnlichkeitskoeffizienten innerhalb der Gruppe).
7. Der hohe Prozentsatz der Makroorganis-

men an Epi-/Endolithion ist ein Maß für den Grad der organogenen Bindung und damit für die Dichte des Riffgerüsts.

8. Nehmen Makroorganismen die Funktion von Sekundärsiedlern auf anderen Gerüstbildnern wahr, so sind sie häufig durch kleinwüchsige Formen ausgebildet. Dies trifft im besonderen für die Kalkschwämme zu (Annaecoelien, Colospongien), aber niemals für die Tabulozoen.

9. Frei bis nahezu frei von Bewuchs durch andere, auch kleinwüchsige Riffbildner, sind die Gruppen und Arten mit dendroider und buschartiger Kolonieform (Korallen und Hydrozoen).

10. Die Diversität und qualitative Zusammensetzung des Epi-/Endolithions ist zusätzlich abhängig von der Größe des Substrates. Dies wird besonders deutlich bei einem Vergleich der Tabulozoen mit den Bryozoen. Zwar besiedelten sie nahezu den gleichen Biotop, aber infolge ihrer eigenen Koloniegroße und ihrer Wahl spezieller Kleinbiotope boten sie in sehr unterschiedlichem Grad anderen Organismen die Möglichkeit zum Bewuchs.

11. Die größte Diversität sowohl des Bewuchses auf den einzelnen Arten als auch auf den Gruppen, denen sie angehören, ist bei denjenigen Riffbildner-Gruppen gegeben, die die zentralen Areale der Riffknospen besiedeln. Diese Bereiche sind durch die größte Heterogenität sowohl der Riffgerüstbildner als auch der auf ihnen lebenden Sekundärsiedler ausgezeichnet, wobei ein Teil von ihnen bereits wieder zu den Riffbildnern zu rechnen ist (vgl. Punkt 4). Zusätzlich liegen die Werte für beide Ähnlichkeitskoeffizienten in diesen Gruppen relativ niedrig. Die Kalkschwämme mit den Gruppen A und C, die Tabulozoen/Bryozoen mit den Gruppen A und B, die Hydrozoen mit den Gruppen A und A' und die Korallen mit der Gruppe D werden in diesen Bereich gestellt.

12. Geringe Diversität des Bewuchses auf einzelnen Riffgerüstbildnern, hohe Homogenität innerhalb der Gruppen und geringe Prozentsätze an Makroorganismen unter den Epi-/Endobionten zeigen diejenigen Arten



und Gruppen der Riffbildner, die in den peripheren Bereichen der Riffknospen anzusiedeln sind. Ihre Ähnlichkeitskoeffizienten liegen sowohl für das Epi-/Endolithion als auch für die Wuchsformen der Kolonien

relativ hoch. In diesen Bereich gehören an erster Stelle die Korallen mit den Gruppen A, B und C, außerdem auch die Kalkschwämme mit den Gruppen B und D.

## 10 FORAMINIFEREN-VERTEILUNG INNERHALB DER RIFFKOMPLEXE - DISTRIBUTION PATTERN OF

### FORAMINIFERA IN THE REEF - COMPLEXES

The benthic foraminifera show a specific distribution pattern, which generally corresponds in both reef structures. Some ecologic-systematic groups occur in nearly all facies units. An ecological interpretation is possible only at the base of the absolute abundance (duostominids, lagenids, sessile miliolids and the genus *Trochammina*). Some groups are restricted to specific facies-units. They can be used as indicators for distinct facies environments. *Alpinophragmium*, the involutinids (*Involutina*, *Triasina* and *Trocholina*), the vagile-benthonic miliolids (*Galeanella*, *Ophthalmidium* and *Sigmoilina*), *Agathammina*, *Glomospira*, "*Tetrataxis*" and "*Lituosepta*" belong to this group. Table 17 shows the typical assoziation of foraminifera for each of the facies units. The quantitative distribution of the foraminifera within the distinct reef communities of the Adnet reef (fig. 36) illustrates, that *Alpinophragmium* is absolutely restricted to the coral communities (*Pinacophyllum*, *Thecosmilia elathrata*, form A; compare fig. 35) beside its occurrence within the oncolitic facies, whereas the vagile miliolids are dominating in the fine-grained sediments of the innermost parts of the reef patches (calcisponge-hydrozoan-tabulozoan-solitary coral communities).

The distribution of the three main groups (*Miliolina*, *Textulariina* and *Rotaliina*) is illustrated by the triangular diagram after MURRAY (1973), fig. 37. The diagram shows a concentration of miliolids within the biolithite facies (no. 5 and 7; except no. 6: coral-communities with a dominance of texturariids). Within all other facies units the content of textulariids increases with the decrease of the miliolids. We interpret this

distributional pattern with a more shallow environment and a somewhat higher salinity of the central reef area in contrast to the deeper water sedimentation within the Kössen basin.

The relation between "diversity" and individual abundance of the foraminifers is demonstrated in fig. 40. The Kössen basin facies is characterized by a very low diversity and a low to very high individual abundance, while the individual abundance increases within the sediments of the algal-foraminiferal-detrital facies together with a very strong increase of the diversity. The field of the biolithite, the oncolitic and the detrital mud facies is located between these two values. They show a moderate diversity and individual abundance of the foraminifera.

The correlation index (correlation matrix, diagram 9 and 10) characterizes the degree of similarity between the different facies units. The Adnet reef structure is characterized by a very discontinuous distribution of facies units and the related correlation index of the foraminifera. Adjacent facies units (for example the coral community of the biolithite facies and the oncolitic facies) have very high positive correlation indices. In contrast to that correlation matrix the Rötélwand indicates a rather discontinuous distributional pattern. Adjacent facies units may show a very low positive or even a negative correlation index of the foraminiferal fauna. This can be explained by the isolated position of the Rötélwand reef complex within the Kössen basin and the rapid change of the facies units.

The distributional pattern of the foraminifera in both Upper Triassic reef structures depends on:

1. the morphology of the depositional environment (differentiation into reef patches, reef slopes, shallow water areas and basins);
2. the consistence of the bottom (hard-grounds, sandy or mud bottoms);
3. the synecology of the foraminiferal groups, and
4. perhaps on the water depth of the biotopes and the related chemism (salinity and availability of  $\text{CaCO}_3$ ).

The most obvious relation seems to have existed between the foraminiferal distribution and the types of sediment. The comparison with other Upper Triassic carbonate environments show, that similar associations of foraminifera occur within comparable types of sediments. These microfacies types may belong to the same or to different sedimentary environments.

In besonderem Maße eignen sich die benthonischen Foraminiferen als Anzeiger ökologisch definierter Faziesbereiche und spezifischer Faunen-Gemeinschaften innerhalb der Riffknospen des zentralen Riffbereiches. Die Verteilung der Foraminiferen in den durch sedimentologische und biologische Daten typisierten Faziesbereichen der Oberhät-Riff-Kalke von Adnet, der Röteland und des Feichtensteines bei Hintersee/Salzburg wurde bereits in einer vorweggenommenen Arbeit dargestellt (SCHÄFER & SENOWBARY-DARYAN, 1978). Auffallend war der Grad an Übereinstimmung in der Foraminiferenzusammensetzung in den vergleichbaren Faziesräumen aller drei Riffkomplexe. Sie gibt zu der Vermutung Hoffnung, daß die Foraminiferen zumindest innerhalb der alpinen Obertrias eine Bedeutung als zuverlässige Faziesindikatoren für bestimmte Ablagerungsräume besitzen.

Der systematischen Einteilung der Foraminiferen wurden die Arbeiten von LOEBLICH & TAPPAN (1964) und die zusammenfassende Darstellung aller bisher beschriebenen Arten der Trias (ausgenommen die Lagenidae) von ZANINETTI (1976) zugrunde gelegt, obwohl gerade in jüngster Zeit durch HOHENEGGER & PILLER (1975a, 1975 b und 1977) interes-

sante neue Impulse für die Vorstellungen über die Evolution und über die systematischen Beziehungen zwischen den verschiedenen Foraminiferen-Gruppen der Trias gegeben worden sind. Wir bemühten uns, eine Verbindung zwischen der herkömmlichen systematischen Einteilung der obertriadischen Foraminiferen (vgl. ZANINETTI, 1976) und ihrer Einteilung in ökologisch brauchbare Großgruppen herzustellen, wie diese erstmalig durch HOHENEGGER & PILLER (1975 c) für die Gliederung der gebankten Dachsteinkalke des Toten Gebirges Anwendung fand und sich als sehr sinnvoll erwiesen hat.

Bereits eine Bestimmung der Foraminiferen auf Gattungsebene ist im Dünnschliff mit Schwierigkeiten verbunden, diejenige auf Artenniveau ist nur in Ausnahmefällen möglich. Eine Liste aller bestimmbarer Formen umfaßt insgesamt 57 unterscheidbare Arten bzw. Gattungen. Bei intensiverem Studium zeigt sich, daß unter dem vorhandenen Material verschiedene Gattungen durch unterschiedliche Formtypen vertreten sind, (z.B. die Gattung *Galeanella*, "*Sigmoilina*" u.a.). Diese Formen auf ihre systematischen Unterschiede hin zu untersuchen, würde den Rahmen dieser Arbeit übersteigen. Die Gliederung der Foraminiferen in systematisch-ökologische Großgruppen reicht für die Typisierung der faziellen Einheiten aus.

Folgende Foraminiferen waren nach Gattung oder Art bestimmbar:

1. Unterordnung Rotaliina DELAGE & HEROUARD, 1896:  
*Nodosaria* div. sp., *Nodosaria strangulata* TERQUEM, *Fronicularia* (HOWCHIN), *Astrocolima canaliculata* (KRISTAN), *Dentalina* sp., *Lenticulina* sp., *Eoguttulina liassica* (STRICKLAND), *Geinitzina tenera* BOR., *Involutina communis* (KRISTAN), *Involutina tumida* (KRISTAN-TOLLMANN) *Involutina tenuis* (KRISTAN), *Involutina sinuosa* (WEINSCHENK), *Involutina gaschei* (KOEHN-ZANINETTI & BRÖNNIMANN), *Trocholina permodiscoides* OBERHAUSER, *Trocholina granosa* FRENZEN, *Trocholina* cf. *acuta* Oberhauser, *Triasina hantkeni* MAJZON, *Lasiodiscus* sp. und ? sessile Polymorphinidae.

2. Unterordnung Miliolina GELAGE & HERPUARD, 1896:

*Nubecularia* sp., *Calcitornella* sp., *Planinvoluta deflexa* LEISCHNER, *Planinvoluta carinata* LEISCHNER, *Ophthalmidium leischneri* (KRISTAN-TOLLMANN), *Ophthalmidium carinatum* (LEISCHNER), *Ophthalmidium martanum* (FARINACCI), *Ophthalmidium triadicum* (KRISTAN), "*Sigmoilina*" ? *triadica* LANGER, "*Sigmoilina*" sp. 1, *Miliolipora cuvillieri* BRÖNNIMANN & ZANINETTI, *Galeanella panticae* ZANINETTI & BRÖNNIMANN, *Galeanella* sp. 1 und *Quinqueloculina* sp..

3. Unterordnung Textulariina DELAGE & HEROUARD, 1896:

grobagglutinierende sessile Sandschaler, *Tolypamina* sp., *Glomospira kuthani* (SALAJ), *Glomospira tenuifistula*, *Glomospira / -spirella* div. sp., ? *Ammodiscus* sp., *Agathammina austroalpina* KRISTAN-TOLLMANN & TOLLMANN, *Trochammina jaunensis* BRÖNNIMANN & PAGE, *Trochammina alpina* KRISTAN-TOLLMANN, *Earlandia tintinniformis* (MISIK), *Rheophax* sp., *Bigenerina* sp., feinschalige Textularien (uni-, biserial), "Problematikum 3 FLÜGEL, 1964" und *Litiosepta* sp..

4. Unterordnung Fusulinina WEDEKIND, 1937

*Alpinophragmium perforatum* FLÜGEL, "*Tetrataxis*" *inflata* KRISTAN, "*Tetrataxis*" *humilis* KRISTAN, "*Tetrataxis*" *nana* KRISTAN-TOLLAMM, *Endothyra* sp., *Endothyranella* sp., *Variostoma coniforme* KRISTAN-TOLLMANN, *Diplostromina* cf. *subangulata* KRISTAN und *Duostomina* sp. indet..

Der prozentuale Anteil der 18 Foraminiferen-Gruppen innerhalb der faziell unterschiedenen Sedimenttypen und Riffbiozönosen wurde durch Auszählung aller erkennbaren Foraminiferen auf einer willkürlich gewählten Schlieffläche von 3 x 3 cm<sup>2</sup> ermittelt.

10.1 VERTEILUNG DER FORAMINIFEREN INNER -  
HALB DER 5 UNTERSCHIEDENEN FAZIES-  
EINHEITEN

Da die quantitative Verteilung der Foraminiferen in den Sedimenten der verschiedenen Faziesbereiche bereits im Detail beschrieben wurde (SCHÄFER & SENOWBARI-DARYAN, 1978), möchte ich nur in Form einer kurzen Zusammenfassung auf die Ergebnisse dieser Untersuchungen eingehen (vgl. Tab. 17, Abb. 35 und Abb. 36).

I. Biolithit-Fazies

Innerhalb der Riffknospen des zentralen Riffareals dominieren die miliolidschaligen Foraminiferen mit den Gattungen *Ophthalmidium*, *Galeanella* und "*Sigmoilina*". Gerade die dickwandigen Porzellanschaler als brauchbare Salinitäts-Anzeiger geben einen Hinweis dafür, daß im zentralen Riffareal normalmarine oder sogar schwach-hypersaline Bedingungen geherrscht haben mögen. Für ihre Autochthonie spricht das Fehlen der Formen in allen anderen Fazies-Bereichen. Unter den sessilen Foraminiferen kann *Alpinophragmium* als Indikator für die Biolithit-Fazies gewertet werden.

Die Riffknospen vereinigen meist mehrere Biotope mit sehr verschiedenartigen Gemeinschaften von Riffbildnern, deren jede eine andere charakteristische Foraminiferen-Assoziation enthält. Die beiden typischen Assoziationen besitzen ein gegenläufiges Verteilungsmuster, das heißt, die Zunahme der einen Gruppe ist mit der gleichzeitigen Abnahme der anderen Gruppe korreliert. Diese Entwicklung gipfelt in einer reinen Milioliden-Assoziation der Riffhöhlen und einer reinen *Alpinophragmium*-Assoziation der hochwüchsigen Korallen-Gemeinschaften an den Knospenträndern des Röteland-Riffes. Begleitformen sind einerseits *Litiosepta* und uni-/biserialen Textularien, andererseits "*Tetrataxis*", die Involutiniden, *Glomospira* und die Duostominiden. In beiden Assoziationen fehlen vollständig die Planinvolutinen, *Agathammina*

FAZIES - EINHEITEN	ASSOZIATION	BEGLEIT - FORMEN	FEHLENDE FORMEN
Biolithit- Fazies	Ophthalmidium Galeanella "Sigmoilina"	Lituosepta "Tetrataxis" Involutina Glomospira	Agathammina Planinvoluta Triasina
Kalkschwamm- Hydrozoen- Montlivaltia-G. Korallen-Gem.	Alpinophragmium		
onkoidische Riffdetritus - Fazies	"Tetrataxis" Duostominidae	Glomospira Involutina Trocholina	Ophthalmidium Galeanella "Sigmoilina" Lituosepta
Algen - Foraminiferen - Detritus - Fazies	Involutina Triasina	Trocholina Duostominidae Glomospira	Ophthalmidium Galeanella "Sigmoilina" Lituosepta
Detritus - Schlamm - Fazies	Lagenidae Trochammina Planinvoluta Agathammina	Nubecularia Duostominidae Ophthalmidium Trocholina	Involutina Triasina "Tetrataxis"
Becken -	- " -	- " -	Triasina, "Tetrataxis"
Fazies	Involutina, Glomospira	- - -	- - -
Pelmikrosparite	Lagenidae, Trochammina	- - -	- - -

Tab. 17. Foraminiferen-Assoziationen in den verschiedenen Fazies-Einheiten.  
Association of foraminifera within the different facies units.

und *Triasina*.

## II. Onkoidische Riffdetritus-Fazies bzw. Onkoid-Fazies

Dieser Faziesbereich ist durch das Vorherrschen der "Tetrataxiden" und Duostomiden typisiert. Hinzu treten die Involutiniden, *Glomospira* in mikritischen Sedimenten, häufiger auch die sandschaligen Trochamminen. Dagegen fehlen die miliolidschaligen Foraminiferen und auch *Lituosepta* nahezu vollständig, ebenso alle jenen Formen, die für die geschützten Riffknospensbereiche charakteristisch sind. Die echte Dominanz einer Gruppe ist in diesem Bereich nicht zu beobachten, im allgemeinen überwiegen aber grosse Formen mit kräftiger Gehäusewand.

## III. Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies

Dieser Faziesbereich ist eindeutig charakterisiert durch das Massenvorkommen involutinider Formen (*Involutina communis*, *Involutina sinuosa*, *Triasina hantkeni* und *Trocholina crassa*). Daneben sind teilweise auch die Duostominidae oder in mikritischen Arealen die Glomospiren häufiger anzutreffen. Typisch sind wiederum die Größe der Foraminiferen und ihre Dickschaligkeit in diesem Bereich. Noch mehr als in der Onkoid-Fazies fehlen hier die für das zentrale Riffgebiet signifikanten milioliden Typen.

## IV. Detritus-Schlamm-Fazies

Auffallendes Element dieser überwiegend mikritischen Kalke sind zartschalige Formen, an erster Stelle die Lagenidae, dann *Trochammina* und *Agathammina* und unter den sessilen Formen vor allem die Planinvolutinen. Als Begleitformen sind die Duostominidae mit zarter Gehäusewand und sehr kleinwüchsige Ophthalmidien (*Ophthalmidium martanum*) zu nennen. Vollständig fehlen die großwüchsigen, dickschaligen Formen *Involutina*, *Triasina* und "*Tetrataxis*" des luvseitigen Riffhanges.

## V. Becken-Fazies (Kössener Schichten)

Das sich lateral mit den Öberrhät-Riffkomplexen verzahnende Kössener Becken stellt einen sehr vielgestaltigen Ablagerungsraum mit einer Anzahl verschiedenartiger Sedimenttypen dar.

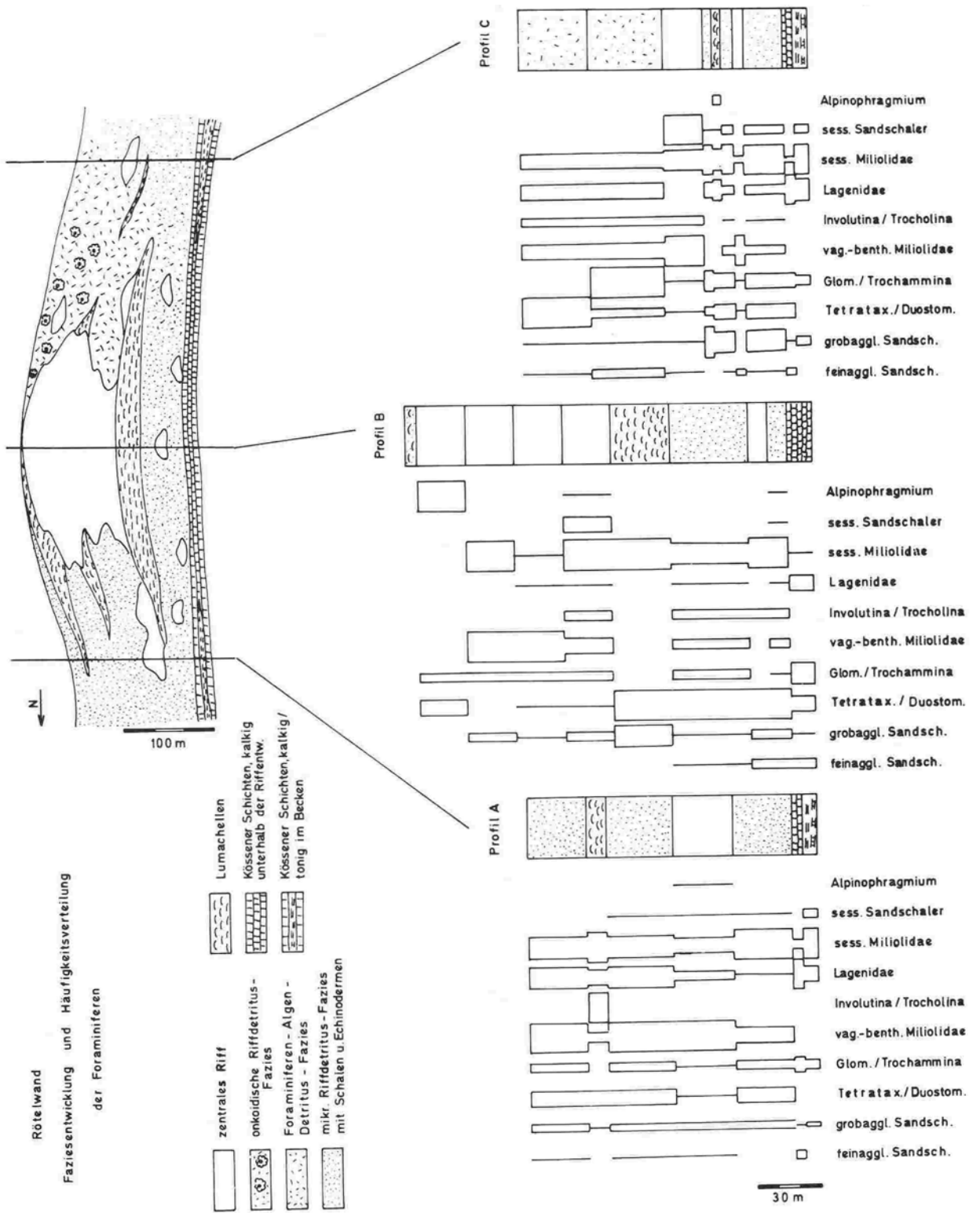
Die Kössener Korallenkalke, durch biostromale Thecosmilien-Riffe gekennzeichnet, zeigen die gleiche Foraminiferen-Assoziation wie die Detritus-Schlammfazies. In den mikritischen bis sparitischen Ooid- bis Lumachellen-Kalken dienen als Kerne der Ooide Involutinen (häufig *Involutina gaschei*) und Glomospiren. Die feinstkörnigen Pel-sparite enthalten als einzige Foraminiferen sehr feinschalige Lagenidae und *Trochammina*.

### 10.2 VERGLEICH VON DREI VERTIKAL-PROFILIEN DURCH DIE RIFFSTRUKTUR DER RÖTELWAND

Am Beispiel dreier Vertikal-Profile durch die Riffstruktur der Rötelswand wird die Verteilung der Foraminiferen im Entwicklungsverlauf der Riffstruktur dargestellt. Die beiden Profile A und C (bei SIEBER, 1937 Bachgraben L und R) zerschneiden die Flanken der Riffstruktur mit überwiegend mikritisch-gebankten Riffdetritus-Kalken (Detritus-Schlamm-Fazies), in welche kleine Riffknospen und Lumachellen eingeschaltet sind. Profil B verläuft durch den zentralen Teil der Steilwand (mud mound - Stadium) und die große Riffknospe in ihrem Hangenden (aufgeschlossen an MS und OS). Der Vergleich der drei Profile ergibt Gemeinsamkeiten und Unterschiede in Bezug auf die Häufigkeit und Verteilung einzelner Foraminiferen-Gruppen (Abb. 34).

1. Die Kössener Schichten (Biomikrite) sind stets durch sessile Miliolidae, Lagenidae und mäßig zahlreich feinschalige Trochamminen charakterisiert.

2. In den Kössener Biostromen (Biolithit bis Biomikrit) nimmt der Gehalt an Trochamminen und Duostominidae zu.



34

Abb. 34: Häufigkeitsverteilung der Foraminiferen in 3 Vertikalprofilen durch den Röteland-Riffkomplex. Profil A und C durchschneiden den Bereich der lateralen Verzahnung der Riffstruktur mit den umgebenden Kössener Beckensedimenten. Profil B durchläuft den zentralen Teil der Riffstruktur mit dem unteren "mud mound - Stadium" und dem oberen "Riff-Stadium".

Quantitative distribution of the foraminifers in 3 vertical profiles through the Röteland reef complex. Profile A and C cut through the area of the lateral intertonguing between the reef structure and the surrounding Kössen basin sediments. Profile B passes through the center of the reef structure with the lower "mud mound stage" and the upper "reef stage".

3. Auffallend ist die Abnahme der sessilen Miliolidae jeweils im Bereich der Riffknospen.

4. Die Lagenidae erreichen innerhalb der schlammreichen Sedimente ihre größte Häufigkeit.

5. *Trochammina* und die Duostominidae kommen in allen Riffknospen sehr selten vor. Sie kennzeichnen vor allem die mikritischen Feindetrituskalke. *Trochammina* erreicht ihr Maximum in den Riffdetritus-Kalken des Profils C, die Gruppe der Duostominidae in den Schlammkalken der Steilwand (Profil B, mud mound-Stadium) und im obersten Bereich des Profils C, dessen überwiegend sparitische, grobe, vereinzelt onkoidische Detrituskalke bereits als Schutt der großen Riffknospe des oberen Riff-Stadiums anzusehen sind.

6. Der wichtigste Unterschied zwischen den drei Profilen liegt in der Verteilung der vagil-benthonischen Miliolidschaler. Während sie in den Profilen B und C überwiegend auf die Riffknospen konzentriert sind, liegt ihre prozentuale Häufigkeit im Bereich des Profils A in mikritischen Feinschuttkalken (Detritus-Schlamm-Fazies) und Riffknospen (Biolithit-Fazies) annähernd gleich hoch. Allerdings überwiegen innerhalb der Knospen die dickschaligen Formen wie *Galeanella*, "*Sigmoilina*" und großwüchsige Ophthalmidien, während in den mikritischen Detrituskalken nur kleinwüchsige Ophthalmidien auftreten und somit doch ein signifikanter Unterschied in der Foraminiferen-Fauna zwischen diesen beiden Fazies-Bereichen besteht.

7. Die Sedimente des Profils A (Detritus-Schlamm-Kalke und Riffknospen) werden ebenso wie die in ihnen enthaltene Foraminiferen-Fauna stark durch das intensive Riffwachstum im S beeinflusst. Die Riffknospe zeigt als typische Erscheinung mäßiger Wasserenergie das Fehlen hochwüchsiger Korallen-Gemeinschaften und der sie begleitenden Mikrofauna und -flora. Die Sedimente des Profils C zeigen dagegen

schon im unteren Bereich durch das Vorherrschen der Trochamminen, der Duostominidae, den geringfügigen Prozentsatz an Involutinidae und vereinzelt Schutt von *Alpinophragmium* eine exponiertere Lage und die Nähe zur Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies im oberen Abschnitt der Riffentwicklung.

### 10.3 HÄUFIGKEITSVERTEILUNG DER FORAMINIFEREN IM ZENTRALEN RIFFAREAL DES ADNETER RIFFKOMPLEXES

Abbildung 36 zeigt die Foraminiferen-Verteilung innerhalb des gesamten Adneter Riffkomplexes. Dieser eignet sich im besonderen Maße für Untersuchungen des zentralen Riffgebietes, da hier die einzelnen Riffgemeinschaften bereits im Gelände klar voneinander abgrenzbar sind. Auf der stark schematisierten Darstellung wurde die das Riffgerüst umgebende Schuttfazies stark verkürzt wiedergegeben, obwohl sie das eigentliche Riff an Ausdehnung um ein Vielfaches übertreffen. Der Schnitt durch das zentrale Riff mit dem Inhalt und der Anordnung der einzelnen Riffbildner gibt eine Idee davon, wie das Riff zu einem beliebigen Zeitpunkt seiner Reife ausgesehen haben mag. Nicht berücksichtigt wurde, daß die einzelnen Riffgemeinschaften auf bestimmte Riffknospen konzentriert sind (vgl. Kap. 8), zwischen welchen grobe Riffschuttsedimente abgelagert wurden. Die Riffbildner sind in Gemeinschaften zusammengefaßt und dergestalt miteinander dargestellt, wie dies auf Grund von Geländebeobachtungen und mikroskopischen Untersuchungen (Verteilung der Mikroorganismen und Sedimenttypen) ihrer Position im zentralen Riffareal entspricht.

Die Häufigkeitsverteilung der Foraminiferen zeigt innerhalb der Riffknospen des zentralen Riffareales folgende Gesetzmäßigkeiten:

1. Auf den ersten Blick lassen sich drei Gemeinschaften von Riffbildnern unterscheiden, welche mit jeweils einer typischen

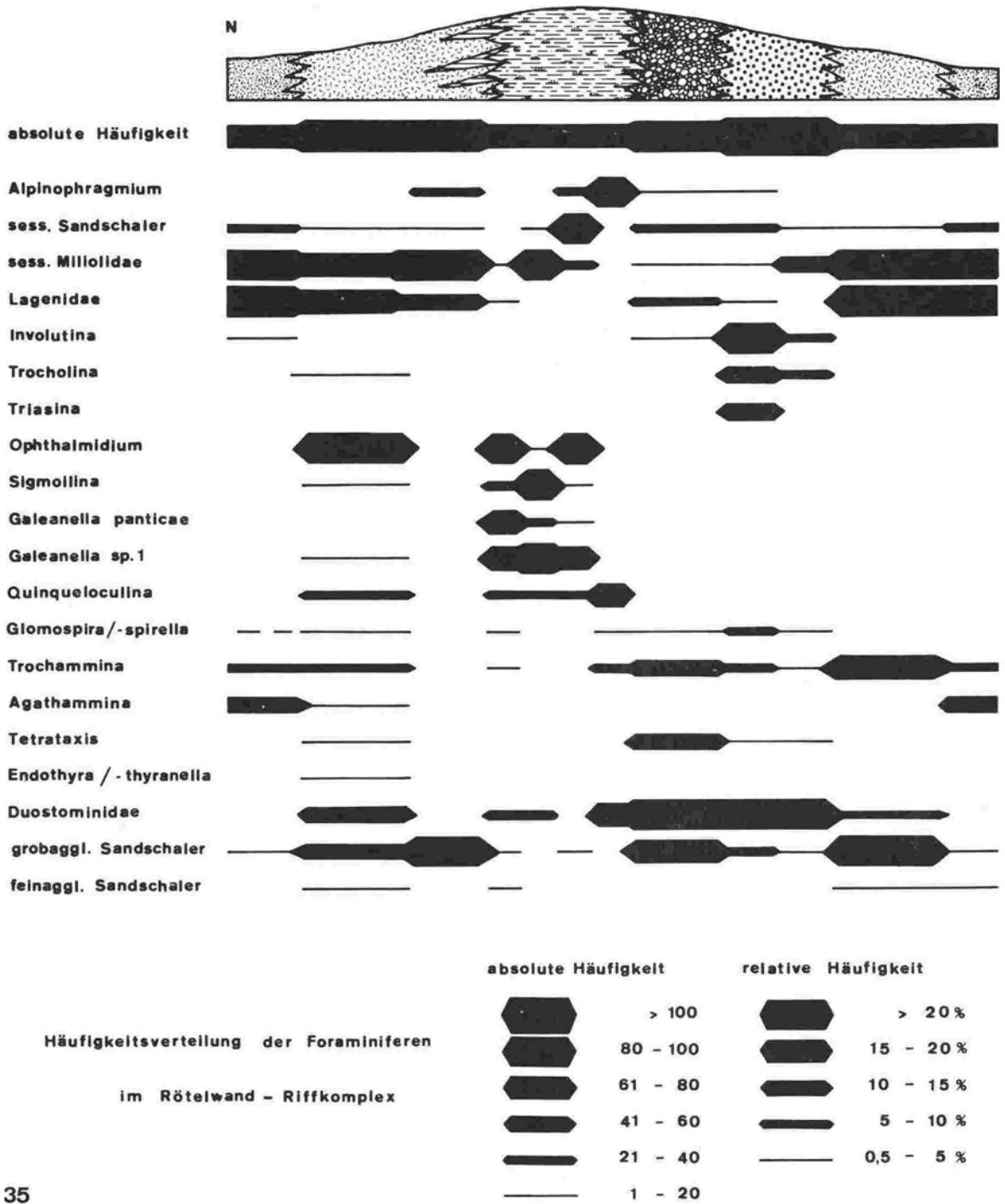


Abb. 35: Häufigkeitsverteilung der Foraminiferen im oberen Entwicklungsabschnitt des Röteland-Rifffkomplexes. 20 systematisch-ökologische Großgruppen wurden unterschieden.  
 Quantitative distribution of the foraminifera in the upper reef stage of the Röteland-reef complex. 20 systematic-ecological groups have been distinguished.



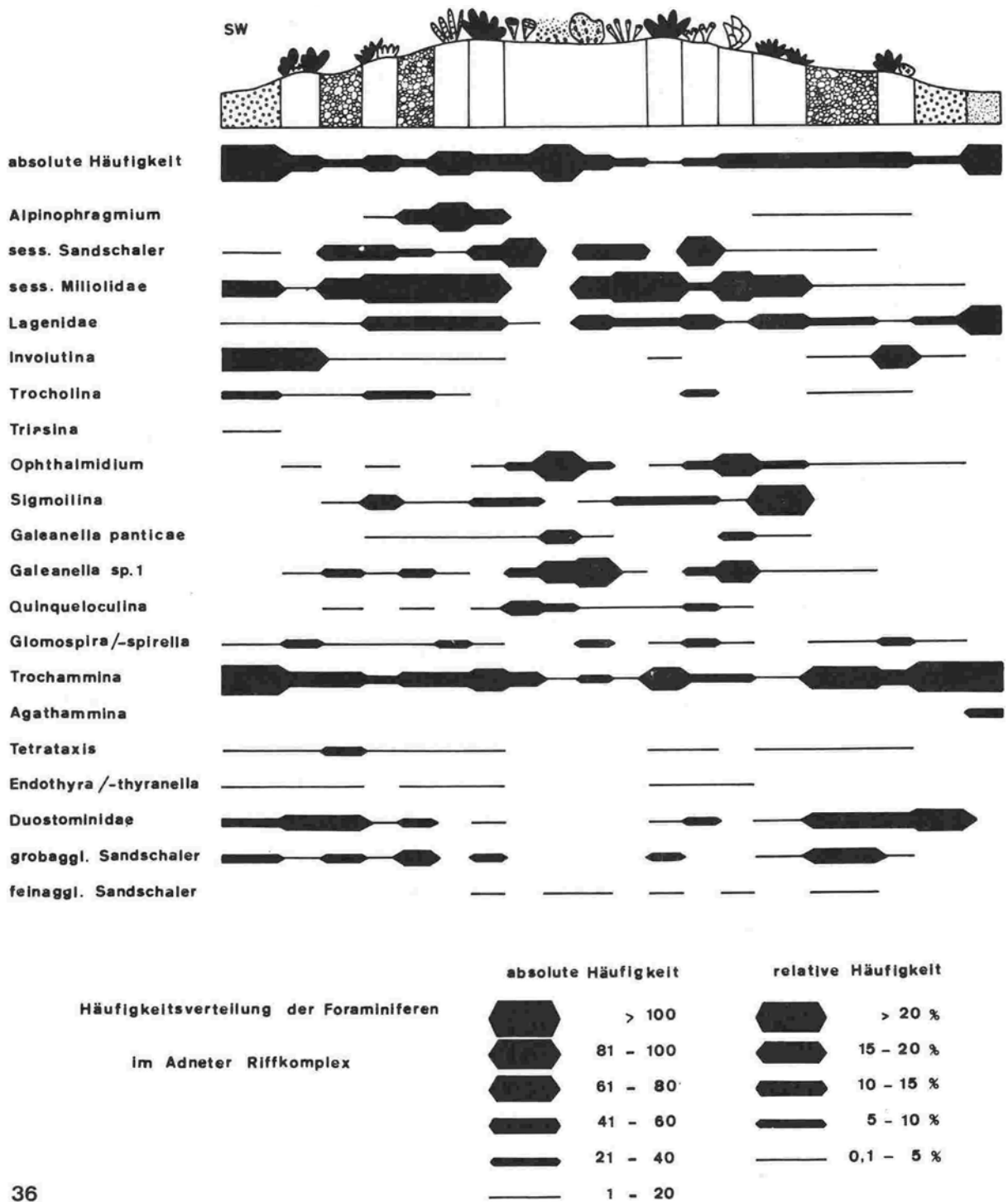


Abb. 36: Häufigkeitsverteilung der Foraminiferen im Adneten Riff-Komplex. Der zentrale Riffbereich ist in einzelne Organismen-Gemeinschaften untergliedert und gegenüber den umgebenden Fazies-Bereichen stark vergrößert dargestellt.

Quantitative distribution of the foraminifera in the Adnet reef complex. The central reef area is characterized by distinct organism communities. In comparison with the surrounding facies units the central reef is shown in an enlarged scale.

Foraminiferen-Assoziation korreliert sind (vgl. Kap. 10,1, auch SCHÄFER & SENOWBARI-DARYAN, 1978). Es sind dies 1. die hochwüchsigen phaceloiden Stockkorallen, 2. die niedrigwüchsigen, extrem heterotypischen Riffbildnergemeinschaften und deren Entwicklung 3. bis zur Ausbildung von Kleinhöhlen.

2. Foraminiferen-Gattungen einer Familie sind meist in gleichen Fazies-Bereichen (bezogen auf den gesamten Riffkomplex) und häufig auch in ähnlichen Riffgemeinschaften anzutreffen. Sie werden daher zu größeren, ökologischen Gruppen zusammengefaßt.

3. Einige Gruppen weisen eine parallele Verteilung auf, so z.B. die beiden Gruppen *Glomospira/Trochammina* und "*Tetratarxis*" Duostominidae. Andere Gruppen zeigen dagegen eine gegenläufige Verteilung wie etwa die sessilen Sandschaler und die sessilen Miliolidae oder auch *Trochammina/Duostominidae* und die vagil benthonischen Miliolidae.

4. Einige Gruppen treten stets gemeinsam auf, andere schließen sich gegenseitig aus (vgl. Tab. 16).

5. *Alpinophragmium* ist auf Gemeinschaften mit *Pinacophyllum* beschränkt und reicht nur als Schutt in die Riffknospen und Kolonien aus *Thecosmilia clathrata* Form A und in die groben onkoidischen Schuttsedimente hinein.

6. Sessile Sandschaler treten im gesamten zentralen Riffareal auf und sind hier in den Gemeinschaften von *Montlivaltia norica* und Tabulozoen, aber auch in denjenigen der gegabelten Form *Montlivaltia cf. reussi* besonders häufig. Auch in den randlichen, aus *Astraeomorpha confusa*, Solenoporaceen und *Spongiomorpha ramosa* auftretenden Riffknospen (vgl. Kap. 8, Riffknospen G und H) kommen sie zahlreicher vor.

7. Sehr viel häufiger als die sessilen Sandschaler findet man die sessilen miliolidschaligen Foraminiferen. Im zentralen

Riff erreichen sie ihre maximale Verbreitung und verhalten sich gegenläufig zu den sessilen Sandschalern, mit denen sie um den Lebensraum (das Substrat) konkurrieren. Das Maximum fällt in die Gemeinschaft mit *Pinacophyllum*, *Thecosmilia clathrata* Form A, *Paradeningeria*, *Seriastraea* und die kleinstwüchsigen reinen *Thecosmilia clathrata* Form B-Biozöosen. Mit gleicher Häufigkeit reichen sie aber auch über den zentralen Riffbereich hinaus und nehmen erst mit weiterer Entfernung vom Riff mit Verringerung des zur Verfügung stehenden Substrates an Zahl ab.

8. Die lageniden Foraminiferen kommen im zentralen Riffgebiet nur in geringen Prozentsätzen vor. Grobschalige Foraminiferen treten dabei generell in größeren Sedimenten (also in den randlich gelegenen, hochwüchsigen Korallen-Gemeinschaften) auf, während die zartschaligen Formen in den schlammreichen inneren Teilen der Riffknospen (aber nicht im Bereich der Riffhöhlen) überwiegen.

9. Im besonderen charakterisieren die Involutinidae die Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies, in welche sie gemeinsam mit Dasycladaceen, porostromaten Blaualgen das fazielle Bild bestimmen. Ihr Vordringen über die Onkoid-Fazies hinaus bis in die Riffgemeinschaften mit *Pinacophyllum* und auch noch *Thecosmilia clathrata* Form A spricht für die randliche Lage dieser Riffbildner innerhalb der Riffknospen.

10. Als zuverlässiger Anzeiger des zentralen Riffes und hier speziell der geschützten Areale kann die Gruppe der vagil-benthonischen Porzellanschaler angesehen werden, da sie sowohl in den vom Riff beeinflussten Schuttsedimenten als auch in den Kössener Schichten nahezu vollständig fehlen.

Sie treten bevorzugt in Gemeinschaften mit *Montlivaltia norica*, Tabulozoen und Hydrozoen, mit *Seriastraea* und *Thecosmilia clathrata* Form B auf. Ihre Häufigkeit nimmt dagegen in reinen *Paradeningeria*-Biozöosen ab bis hin zu einem fast vollständigen Ver-

schwinden in den hochwüchsigen Korallengemeinschaften (*Pinacophyllum* und *Thecosmilia clathrata* Form A). Ihre Bindung an feinkörniges Sediment wird durch ihr erneutes Auftreten in den randlich gelegenen Riffknospen mit *Astraeomorpha confusa*, Solenoporaaceen und *Spongiomorpha ramosa* -Gemeinschaften deutlich.

Die Milioliden stellen eine sehr heterogene Gruppe dar, die in den Obertrias-Riffen eine größere Zahl verschiedenartig angepaßter Gattungen umfaßt. Mit ihnen kann eine weitere Untergliederung des zentralen Riffes und eine Typisierung der Riffgemeinschaften vorgenommen werden.

a) Die erste Assoziation, bestehend aus *Ophthalmidium carinatum* (untergeordnet auch *Ophthalmidium leischneri*) und den beiden Arten *Galeanella panticae* und *Galeanella* sp. 1 kennzeichnet die feindetritischen Pelbiosparite (MF-Typ 1/C) und in Form reiner Massenpopulationen die kleinen primären Riffhöhlen. Die Assoziation ist typisch für die Gemeinschaften mit *Montlivaltia norica*, *Disjectopora* und Tabulozoen und für *Seriastraea*.

b) Die dickschalige, großwüchsige Gattung "*Sigmoilina*", zum Teil assoziiert mit größeren Ophthalmidien (z.B. *Ophthalmidium triadicum*), findet man dagegen gehäuft in den feinkörnigen, pigmentierten Sedimenten, (MF-Typ I/D), in Gemeinschaft mit *Thecosmilia clathrata* Form B und *Astraeomorpha confusa*, mit *Spongiomorpha ramosa* und Solenoporaaceen, außerdem auch in Feinschlammkalken (MF-Typ I/B) z.B. innerhalb der *Paradeningeria*-Kolonien. Typisch ist die Gruppe auch für hochwüchsige Korallengemeinschaften und für alle Bereiche, die durch arenitische Riff-Detritus-Kalke (MF-Typ I/A) gekennzeichnet sind. Zwar treten sie nicht mit der gleichen Häufigkeit auf wie in den bunten, mikritischen Kalken, doch ist ihr sporadisches Auftreten gerade für diese Bereiche signifikant.

11. Auffallend gleichsinnig verhalten sich *Glomospira/Trochammina* und die Gruppe der

fusuliniden Foraminiferen mit "*Tetrataxis*" und den Duostominidae. Seltener treten sie im Riff auf, kommen dagegen in den riffnahen Schuttkalken gehäuft vor. Im Riff selbst sind sie ebenfalls an die Riffgemeinschaften in arenitischen Sedimenten gebunden.

12. Von besonderer Bedeutung sind die Gattungen *Glomospira*/- *spirella* und "*Tetrataxis*", die beide nur in äußerst geringen Prozentsätzen auftreten. Sie charakterisieren den Übergangsbereich Riffknospe/Riffschuttkalk. Während die zartschaligen *Glomospiren* innerhalb der Riffknospen und dort in den feindetritischen Sedimenten noch etwas häufiger vorkommen und ihre Verteilung in den *Pinacophyllum*-Stöcken ein Maximum erreicht, ist "*Tetrataxis*" fast ausschließlich auf die riffnahen Schuttkalke beschränkt. In den Riffknospen tritt die Gattung nur dort auf, wo das Sediment, welches die Riffbildner umgibt, demjenigen der riffnahen, onkoidischen Riffdetritus-Kalke entspricht.

13. Die großwüchsigen Duostominidae dominieren in der Onkoid- und in der Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies und reichen nur randlich in die Riffknospen hinein.

14. Grobe Sandschaler findet man in allen Kalken mit groben, arenitischem Sediment in mäßiger Häufigkeit (am Rande von Riffknospen, im Bereich der *Thecosmilia clathrata* Form A - Stöcke und denjenigen mit *Montlivaltia cf. reussi*).

15. Feinschalige, uni- bis biserialer Textularien sind sehr selten. Von Bedeutung sind sie lediglich in den Riffhöhlen zentraler Riffknospenbereiche (gradierte Pelbiosparite, MF-Typ I/C), in welchen sie zusammen mit *Ophthalmidium*, Galeanellen und der signifikanten Form *Lituosepta* eine charakteristische Assoziation bilden.

In ihren wesentlichen Punkten stimmt die Foraminiferen-Verteilung im zentralen Riffareal der Röteland mit derjenigen der Adnetter Riffknospen überein (vgl. Abb. 34 und Abb. 35). Unterschiede in der Verteilung treten vor allem dort auf, wo bestimmte Ge-

meinschaften von Riffgerüstbildnern fehlen oder neu auftauchen. Auffällig ist aber, daß die Foraminiferen-Assoziationen selbst, also das gemeinsame Auftreten bestimmter Arten in einem Biotop, als in sich geschlossene Einheiten bestehen bleiben. Es ergeben sich folgende Unterschiede:

- 1) Unter den sessilen Foraminiferen dominiert statt der Porzellanschaler *Alpinophragmium*, ist aber nahezu vollständig auf die Korallen-Gemeinschaften, bestehend aus *Thecosmilia cyclica*, *Pinacophyllum* und *Stylophyllum polyacanthum* beschränkt. Die Form ist also noch viel ausgeprägter im Rötelwand-Riff auf die Riffknospen-Ränder konzentriert. Das Fehlen von *Alpinophragmium* in Adnet (die Form tritt nur in *Pinacophyllum*-Gemeinschaften auf) kann entweder durch seine spezielle Bindung an bestimmte Riffbildner oder aber - und dies erscheint wahrscheinlicher - durch seine bevorzugte Besiedlung stark exponierter Riffbereiche erklärt werden. Im letzteren Falle würde das Rötelwand-Riff eine exponiertere, weil isoliertere, Position einnehmen als das Adnet-Riff.
- 2) Die Nubecularien werden durch *Alpinophragmium* aus dem Lebensraum der hochwüchsigen Korallenstöcke verdrängt. Ihre maximale Häufigkeit erreichen sie vielmehr in der Detritus-Schlamm-Fazies, wo die Einzeller in den Muscheln- und Brachiopoden-Schalen reichlich Substrat zum Besiedeln fanden.
- 3) In Abb. 35 kommt sehr deutlich die Raumkonkurrenz unter den sessilen Foraminiferen im Bereich des Riffknospen-Gerüsts zum Ausdruck. Die Dominanz einer Gruppe schließt die anderen beiden nahezu vollständig aus. Diese Gesetzmäßigkeit ist in den Riffbiozöosen des Adneter Riffes weniger deutlich ausgeprägt.
- 4) Die im Rötelwand-Riff typische Gemeinschaft von *Thecosmilia clathrata* Form B und *Paradeningeria* ist durch pelbiosparitische Sedimente (MF-Typ I/C) mit einer Assoziation von *Ophthalmidium* und *Galeanella* gekennzeichnet.
- 5) Riffbildnergemeinschaften, bestehend aus Kalkschwämmen, Hydrozoen, Tabulozoen

und einem Massenvorkommen von *Cheilosporites*, sind neben *Galeanella* vor allem durch "*Sigmollina*" charakterisiert.

#### 10.4 DIE VERTEILUNG DER FORAMINIFEREN-GROSSGRUPPEN

Nach GREINER (1969 und 1970) ist die Verfügbarkeit von Kalziumkarbonat der wichtigste Faktor bei der Verteilung der drei rezenten Foraminiferen-Großgruppen. So wird die Verteilung der Sandschaler (Textulariina), der hyalinschaligen (Rotaliina) und der porzellanschalenigen Foraminiferen (Miliolina) in erster Linie durch die Salinität gesteuert, die im ursächlichen Zusammenhang mit der Wassertiefe und der Temperatur steht. MURRAY (1973:241) setzt die 3 Foraminiferen-Großgruppen mit bestimmten, durch unterschiedliche Salinität charakterisierten Ablagerungsräumen in Beziehung und stellt sie in einem Dreiecksdiagramm graphisch dar. Jeder Punkt innerhalb des Diagrammes kennzeichnet ein prozentuales Verhältnis zwischen den Rotaliina, den Textulariina und den Miliolina, welches einem bestimmten, ökologisch definierten Lebensraum zugeordnet werden kann.

Bei einer Anwendung dieser Darstellungsmethode ist zu beobachten, daß die fossil sehr umfangreiche Gruppe der fusuliniden Foraminiferen rezent nicht auftritt und daher in dem Diagramm von MURRAY nicht berücksichtigt werden kann.

Lassen wir also zunächst die fusuliniden Foraminiferen (also in erster Linie "*Tetrataxis*" und die Duostominidae) und außerdem die ökologische Sammelgruppe der sessilen Foraminiferen außer acht, so zeigt das prozentuale Verhältnis zwischen den anderen drei Gruppen (auf 100% gebracht) eine sehr weite Streuung innerhalb des Diagrammes in Abhängigkeit von den verschiedenen Faziestypen (Abb. 37).

Die Kössener Schichten und die Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies sind durch

den geringsten Prozentsatz an Porzellanschälern gekennzeichnet, während der Gehalt an Rotaliina und Textulariina variiert. Im allgemeinen zeigt sich aber in den Kössener Schichten eine Tendenz in Richtung der Sandschaler (*Trochammina* und *Agathammina*), in der Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies jedoch in Richtung der Rotaliina (Involutinidae). Die Onkoid-Fazies zeigt in beiden Riffkomplexen einen Anstieg der Miliolina, bedingt durch die Annäherung an das Riff und die damit verbundene Verflachung des Lebensraumes und den Anstieg des Salzgehaltes. Ebenso ist die Detritus-Schlamm-Fazies des Rötelswand-Riffes durch einen höheren Anteil an Milioliden ausgezeichnet. Diese Faziesausbildung tritt im Adnet-Riff zugunsten einer detritischen Foraminiferen-Fazies zurück, die aus der Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies hervorgeht und nach Norden zur Kössener Beckenfazies überleitet. Durch die größere Entfernung dieses Faziesbereiches vom eigentlichen Riffgebiet und durch die zunehmende Wassertiefe sind einerseits der geringere Prozentsatz an Miliolina und andererseits die Abnahme der Rotaliina im Vergleich zur Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies zu erklären.

Alle vier soeben erwähnten faziell unterschiedenen Ablagerungsräume müssen nach MURRAY (1973:241) in den normal - bis leicht hypersalinen Bereich gelegt werden. Berücksichtigen wir, daß sich unter den sessilen Formen gerade die massenhaften Vorkommen miliolidischer Nubecularien verbergen und möglicherweise auch die triassischen "Fusuliniden" eine porzellanschalige Wand besitzen, so verlagert sich das Verhältnis noch etwas zu Gunsten der Miliolina und wir können für die das zentrale Riffareal umgebenden detritischen Sedimente normalmarine Bedingungen annehmen. Am geringsten wäre der Salzgehalt im Beckenbereich dort, wo die feinkörnigen Kössener Schichten ohne biogenen Detritus oder gar Riffwachstum sedimentiert wurden.

Deutlich von dieser, durch die Rotaliina und die Textulariina bestimmten Ver-

teilung weicht diejenige der Biolithit-Fazies, also des zentralen Riffareals, ab (Abb. 37). Auf den ersten Blick sind die zwei Foraminiferen-Assoziationen unterscheidbar, einerseits diejenige der hochwüchsigen Korallengemeinschaften (Index 6) mit hohem Gehalt an Sandschälern und / oder Hyalinschälern, andererseits diejenige der niedrigwüchsigen Riffgemeinschaften (Kalkschwämme, Hydrozoen etc. Index 7) und der reinen Riffhöhlen (Index 5), welche durch die deutliche Dominanz der Porzellanschaler charakterisiert sind. Da innerhalb der Riffknospen einheitliche Salinarverhältnisse in allen Riffgemeinschaften geherrscht haben müssen, wird die Verteilung der Foraminiferen gerade in diesen sehr vielgestaltigen Lebensräumen durch eine Vielzahl anderer biologischer Faktoren gesteuert, welche diejenigen der Salinität überlagern. Daher erscheint es zweckmäßig, in Diagramm Abb. 37 die Mittelwerte über alle drei unterschiedenen Biotope zu verwenden. Aber auch die auf diese Weise gewonnenen Verhältnisse zeigen einen auffallend hohen Prozentsatz der Miliolina an. Es wird vermutet, daß im zentralen Riffareal zumindest normalmarine, wenn nicht sogar leicht hypersaline Bedingungen geherrscht haben. Der Salzgehalt des Meerwassers befand sich allerdings unterhalb der Toleranzgrenze für optimales Korallenwachstum, welches für rezente Scleractinia bei 36‰ liegt.

In den Abbildungen 38 und 39 wird das Verhältnis der fünf ökologisch-systematischen Großgruppen in den verschiedenen Faziesbereichen noch einmal durch Säulen-Diagramme dargestellt, wobei neben den Rotaliina, den Textulariina und den Miliolina zusätzlich die Fusulina und die ökologisch bedeutsame Gruppe der sessilen Foraminiferen Berücksichtigung finden. Die letztere Gruppe enthält alle unbeweglichen, festgehefteten Formen ohne Rücksicht auf ihre systematische Zugehörigkeit (also alle Nubecularien, sessilen Sandschaler und *Alpinophragmium* als fusulinide oder miliolid-schalige Form).

Das Vorkommen der sessilen Foraminiferen

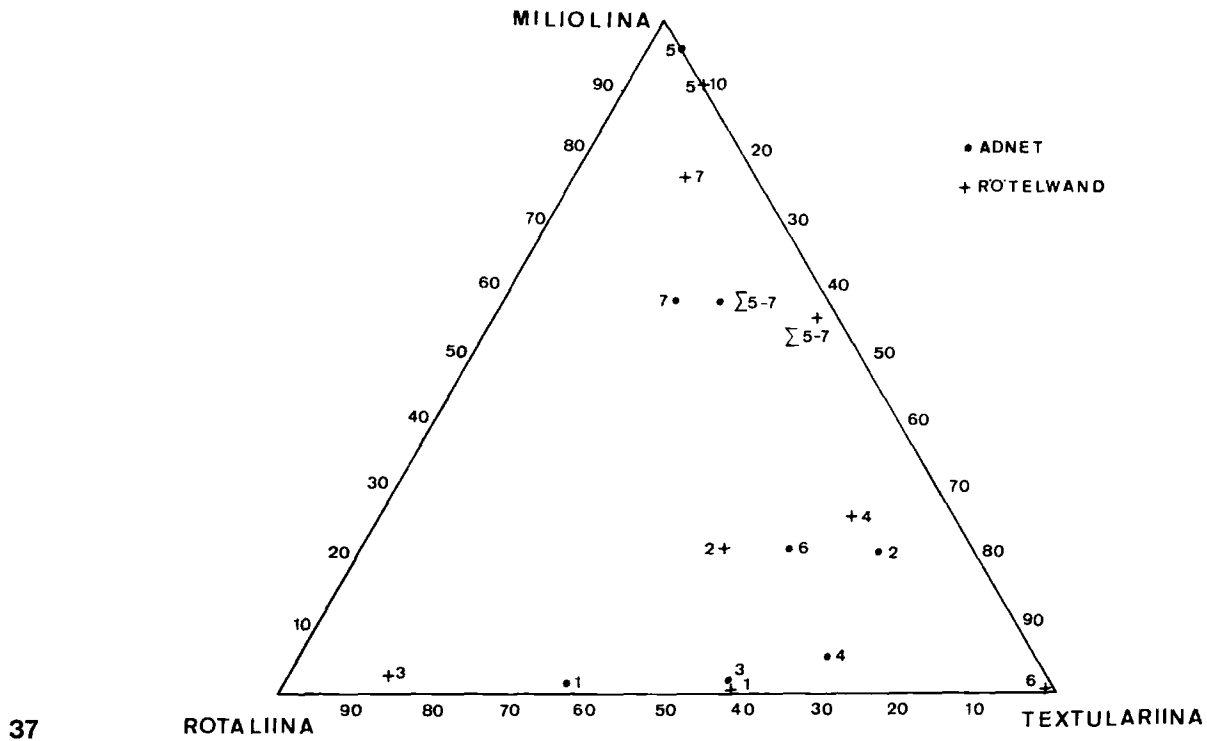


Abb. 37: Dreiecksdiagramm mit den prozentualen Anteil der 3 Foraminiferen-Großgruppen Rotaliina, Textularia und Miliolina in den einzelnen Fazies-Bereichen (Darstellungsmethode nach MURRAY, 1971: Kössener Beckenfazies; 2: Detritus-Schlamm-Fazies; 3: Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies; 4: Onkoid-Fazies; 5: Biolithit-Fazies der Riffhöhlen; 6: Biolithit-Fazies der hochwüchsigen Korallen-Gemeinschaften; 7: Biolithit-Fazies der niedrigwüchsigen Riff-Gemeinschaften.

Ration of the foraminiferal groups Rotaliina, Textulariina and Miliolina within the distinct facies units. (MURRAY-Diagram). 1: Kössen basin facies; 2: detrital mud facies; 3: algal-foraminiferal facies; 4: oncolithic facies; 5: biolithite facies of the reef cavities; 6: biolithite facies of the large coral communities; 7: biolithite facies on the reef communities.

ist vom Angebot an festem Substrat abhängig. Das Maximum an Substrat und gleichzeitig an sessilen Foraminiferen ist außer in der Biolithit-Fazies (hier erreichen die sessilen Foraminiferen ihre größte Häufigkeit), in den Biomikriten bzw. Biolithiten der Kössener Schichten und in der Detritus-Schlamm-Fazies (hoher Gehalt an Schalen mit Bewuchs durch Nubecularien) gegeben. Geringer ist der Gehalt in der Onkoid-Fazies und in der Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies, am geringsten in Pel-spariten der Kössener Schichten und in der feindetritischen Foraminiferen-Fazies (Übergangsfazies) von Adnet.

Die Rotaliina erreichen ihr Verteilungs-

maximum in den Kössener Schichten durch das Vorherrschen der Lagenidae und in der Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies durch die Dominanz der Involutinidae.

Die Gruppe der Miliolina sind in den Kössener Schichten am seltensten anzutreffen und nehmen mit der Annäherung an das zentrale Riffgebiet (Onkoid-Fazies und Detritus-Schlamm-Fazies) zu, um dann in der Biolithit-Fazies ihr absolutes Verteilungsmaximum zu erreichen.

Die Textulariina besitzen im Riff selbst eine geringe Bedeutung und sind auch in denjenigen, das Riffgerüst umgebenden Schutt-sedimenten in allen Fazies-Bereichen mit

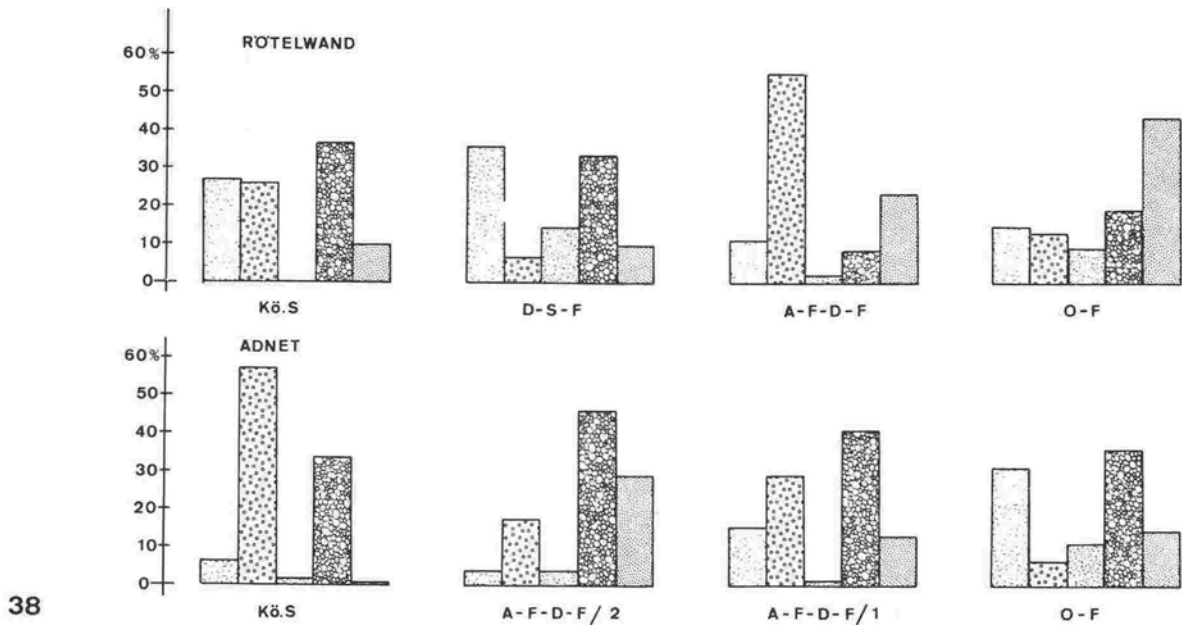


Abb. 38: Häufigkeitsverhältnis der 5 Foraminiferen-Großgruppen in den einzelnen Fazies-Bereichen der beiden Riffkomplexe. In den einzelnen Blockdiagrammen werden von links nach rechts unterschieden: die Gruppe der sessilen Foraminiferen, die Rotaliina, die Miliolina, die "fusuliniden" Foraminiferen und die Textulariina.

Quantitative abundance of the 5 foraminiferal groups within the facies areas of both reef complexes. The block diagrams indicate (from the left to the right): sessile foraminifera, Rotaliina, Miliolina, the "fusulinid" foraminifera and the Textulariina.

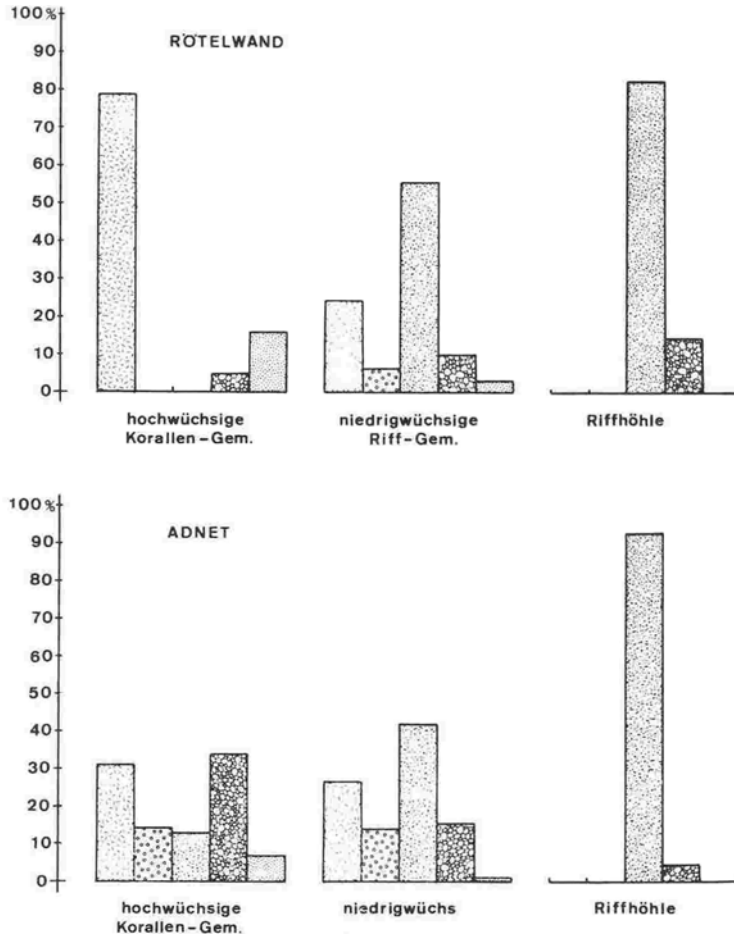


Abb. 39: Häufigkeitsverhältnis der 5 Foraminiferen-Großgruppen in den 3 übergeordneten Gemeinschaften des zentralen Riffareales der beiden Riffkomplexe.

Quantitative abundance of the 5 foraminiferal groups within the 3 superordinate communities of the central reef area of both reef complexes.

mittlerer Häufigkeit anzutreffen. Auffallend ist ihr Verteilungsmaximum in den Kössener Schichten (Adnet), in welchen sie gemeinsam mit den Lageniden (*Rotaliina*) dominieren.

Die Gruppe der *Fusulina* enthält besonders großwüchsige, meist dickschalige Formen mit breiter Mündungsfläche, die von HOHENEGGER & PILLER (1975c) als Anpassung an hochenergetische Bereiche gewertet werden. Ihre maximale Häufigkeit erreichen vor allem die Duostominidae und "*Tetrataxis*" in der Onkoid- und Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies (die Onkoid-Fazies wird ebenfalls als Bildung im hochenergetischen Bereich gedeutet), *Endothyra/Endothyranella* kommt dagegen häufiger in den mikritischen Kalken der Detritus-Schlamm-Fazies in den Kössener Schichten vor. Die Verteilung der fünf Foraminiferen-Großgruppen innerhalb der Biolithit-Fazies (Abb. 39) zeigt, daß die drei Biofaziesbereiche 1. der hochwüchsigen Korallengemeinschaften, 2. der niedrigwüchsigen Riff-Gemeinschaften und 3. der reinen Riffhöhlen durch typische Foraminiferen-Assoziationen unterschieden sind. Die Fauna der reinen Riffhöhlen ist auf die vavil-benthonischen *Miliolina* beschränkt, denen vereinzelt Sandschaler (*Lituosepta* und uni- /biseriale Textularien) beigeordnet sein können. Die hochwüchsigen Korallengemeinschaften zeigen stets kräftigen Bewuchs durch sessile Foraminiferen. Je nach der Dominanz von *Alpinophragmium* (Rötelwand) fehlen die übrigen Gruppen und es tritt eine relativ homogene Verteilung aller Gruppen auf (Adnet). Dagegen überwiegen in den niedrigwüchsigen Riffgemeinschaften eindeutig die *Miliolina*, gefolgt von den sessilen Foraminiferen, während die übrigen Gruppen nur sehr untergeordnet in Erscheinung treten.

#### Ähnlichkeitsanalyse (Diagramm 9-10)

Die in den Diagrammen 9 und 10 dargestellten Korrelationskoeffizienten ergeben auf der Basis der Foraminiferen-Verteilung innerhalb der 7 unterscheidbaren Fazies-Bereiche und Riff-Gemeinschaften ein Maß für die Ähnlichkeit zwischen den verschie-

denen Ablagerungsräumen. Diese Ähnlichkeitsanalyse berücksichtigt nur diejenigen ökologischen Faktoren, die für die Verteilung der Foraminiferen in den einzelnen Biotopen von Bedeutung sind. Da aber die Verteilung der Foraminiferen im hohen Grade von der Ausbildung des Sedimentes abhängt, gibt der auf der Foraminiferen-Verteilung basierende Korrelationskoeffizient einen guten Eindruck von der Ähnlichkeit zweier Fazieseinheiten.

In Diagramm 9 und 10 bedeuten: O-F = Onkoid-Fazies; A-F-D-F = Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies; D-S-F = Detritus-Schlamm-Fazies; B-F = Biolithit-Fazies; D-F/1 = Bereich mit hochwüchsigen Korallengemeinschaften; D-F/2 = Bereich der Riffhöhlen; B-F/3 = Bereich mit Kalkschwamm-Hydrozoen-Einzelkorallen-Gemeinschaften (niedrigwüchsige Riffgemeinschaften); Kö S = Kössener Schichten.

Die Werte der Korrelationskoeffizienten von 0,100 bis 1,000 kennzeichnen eine positive Abhängigkeit zwischen zwei Vergleichsgruppen, der Wert 0,000 eine fehlende Korrelation, d.h. Abhängigkeit und solche zwischen - 0,100 und -1,000 eine negative Korrelation, die besagt, daß die gerichtete Entwicklung eines Vergleichspartners mit der entgegengesetzt gerichteten des anderen korreliert ist.

Der Adneter Riffkomplex ist durch eine kontinuierliche Abänderung der Foraminiferen-Fauna innerhalb der einzelnen Fazies-Bereiche gekennzeichnet. Benachbarte Ablagerungsräume besitzen in Bezug auf die Foraminiferen die höchsten Korrelationskoeffizienten. Die höchste Übereinstimmung ergibt sich bei einem Vergleich von B-F/1 mit O-F, erklärbar durch die randliche Lage der hochwüchsigen Korallengemeinschaften innerhalb der Riffknospen. Stark positive Korrelation zeigt zudem die niedrigwüchsige Riffgemeinschaft (B-F/3) mit den Riffhöhlensedimenten (BF/2), da diese Riffgemeinschaften auf den zentral gelegenen, geschützten Teile der Riffknospen konzentriert sind. Auffallend ist der hohe Grad an Ähnlichkeit zwischen den Kössener Schichten



	O-F	A-F-D-F/1	A-F-D-F/2	Kö S	B-F/1	B-F/2	B-F/3
O-F		6	7	13	1	17	12
A-F-D-F/1	0,454		4	3	5	21	20
A-F-D-F/2	0,385	0,760		8	9	19	15
Kö S	-0,37	0,763	0,339		11	18	14
B-F/1	0,901	0,561	0,217	0,175		16	10
B-F/2	-0,335	-0,651	-0,472	-0,404	-0,296		2
B-F/3	0,010	-0,478	-0,662	-0,268	0,200	0,804	

Diagramm 9: Korrelationsmatrix für die Verteilung der Foraminiferen in den Fazies-Bereichen des Adnet Riffkomplexes.

Correlation matrix for the distribution of the foraminifera within the facies areas of the Adnet reef complex.

	O-F	A-F-D-F	D-S-F	Kö S	B-F/1	B-F/2	B-F/3
O-F		7	12	11	9	15	17
A-F-D-F	0,078		19	5	13	16	18
D-S-F	-0,249	-0,609		3	2	20	6
Kö S	-0,152	0,228	0,584		4	20	10
B-F/1	-0,015	-0,251	0,622	0,237		14	8
B-F/2	-0,464	-0,540	-0,662	-0,662	-0,384		1
B-F/3	-0,525	-0,605	0,083	-0,085	0,010	0,902	

Diagramm 10: Korrelationsmatrix für die Verteilung der Foraminiferen in den Fazies-Bereichen des Röteland-Riffkomplexes.

Correlation matrix for the distribution of the foraminifera within the facies areas of the Röteland reef complex.

(KÖ S) und der Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies (A-F-D-F/1 und A-F-D-F/2 bzw. Übergangsfazies), worin der kontinuierliche Übergang des Flachwasserbereiches in das Kössener Becken zum Ausdruck kommt (vgl. Kap. 13). Gering dagegen ist die Ähnlichkeit in der Foraminiferen-Zusammensetzung zwischen den inneren Teilen von Riffknospen (B-F/2 und B-F/3) und allen anderen Fazies-Bereichen, außerdem diejenige zwischen den Kössener Schichten als dem Beckensediment und Onkoid-Fazies die neben der Biolithit-Fazies die hochenergetische Zone innerhalb des gesamten Riffkomplexes darstellt.

Im Röteland-Riffkomplex erreichen die beiden Vergleichspaare B-F/B-F/2 und B-F/3 bzw. KÖ S und D-S-F die höchsten Korrelationskoeffizienten auf Grund der Verzahnung der Sedimentationsbereiche und der ihnen angehörenden Fazies-Typen. Das relativ hohe Maß an Übereinstimmung zwischen den Kössener Schichten (KÖ S) bzw. mehr noch der Detritus-Schlamm-Fazies (D-S-F) und hochwüchsigen Korallen-Gemeinschaften (D-F/1) ist durch das gehäufte Auftreten sessiler Foraminiferen in diesem Bereich erklärbar. Die Fauna der Riffhöhlen-Sedimente (B-F/2) ist mit derjenigen aller anderen Fazies-Bereiche negativ korreliert und besitzt gleichzeitig die höchste überhaupt auftretende Übereinstimmung mit den zentral gelegenen Riff-Gemeinschaften der Riffknospen (B-F/3).

Im Gegensatz zur Ähnlichkeitsmatrix für das Adneter Riffgebiet zeigt diejenige für den Röteland-Riffkomplex eine sehr diskontinuierliche Faunenverteilung. Unmittelbar aneinandergrenzende Fazies-Bereiche besitzen häufig eine sehr viel unterschiedlichere Foraminiferen-Zusammensetzung als solche, die weit auseinander liegen. Diese Erscheinung ist dadurch erklärbar, daß für den Adneter Riffkomplex ein ausgeglicheneres Relief des Meeresbodens und eine stärkere Verzahnung der Fazies-Einheiten über einen weiten Bereich angenommen wird, während im Riffgebiet der Röteland größere Reliefunterschiede, bedingt durch

die isolierte Position der Riffstruktur, zu einem rascheren Wechsel der Ablagerungs- und Lebensräume führte (vgl. Abb. 44, 45, und 46).

#### 10. 5 ABSOLUTE HÄUFIGKEIT DER FORAMINIFEREN

Die Untersuchungen haben gezeigt (SCHÄFER & SENOWBARI-DARYAN, 1978), daß die Foraminiferen innerhalb der Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies mit der größten Individuendichte auftreten und geradezu gesteinsbildende Bedeutung erlangen können. So konnten auf einer Fläche von  $3 \times 3 \text{ cm}^2$  bis zu 200 Individuen gezählt werden. Während im Röteland-Riff die Detritus-Schlamm-Fazies und die Onkoid-Fazies in Bezug auf die Foraminiferen-Häufigkeit an zweiter Stelle kommen, gefolgt von der Biolithit-Fazies und den Kössener Schichten, wurden im Adneter Riffkomplex besonders in den Pelspariten der Kössener Schichten Massenvorkommen von *Lagenidae/Trochammina* beobachtet (gleiche Massenvorkommen sind natürlich auch in vergleichbaren Faziestypen der Kössener-Schichten im Röteland-Gebiet zu erwarten). Mäßig groß ist in Adnet die Zahl der Foraminiferen im zentralen Riffgebiet selbst und in der Onkoid-Fazies, am geringsten in der rifffernen detritusreichen Foraminiferen-Fazies (Übergangsfazies).

Deutlich wird, daß die Individuenzahl in der Biolithit-Fazies nicht ihr absolutes Maximum besitzen. Die Foraminiferen sind dort sehr unregelmäßig verteilt, fehlen teilweise vollständig, treten nur als Epizoen auf Riffgerüstbildnern auf oder kommen als Massenpopulationen innerhalb kleiner Riffhöhlen vor. Gesteinsbildend wichtig sind sie 1. in der Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies als Produzent des Kalksand und 2. in der Biolithit-Fazies einmal als Sekundärbesiedler des Riffgerüsts (Erhöhung der Stabilität und Verdichtung des Riffgerüsts) und zum anderen als vagiles Benthos der Riffhöhlen (Massenvorkommen von Porzellanschalern als biogene Komponenten des Höhlensedimentes).

Das Verhältnis von Artenzahl (Diversität)

zur Individuenzahl als biologische Größe mit ökologischer Aussagekraft kann nur mit Vorbehalt Anwendung finden, da Arten nur in Einzelfällen bestimmbar waren und sich die Untersuchungen auf die Verteilung der insgesamt 18 Großgruppen beschränkte. Jede Gruppe, so z.B. diejenige der Lagenidae innerhalb der Kössener Schichten, enthält aber auch eine im Schliff nicht erfassbare Fülle verschiedener Spezies, so daß von einer echten Diversität der Anzahl der Arten innerhalb eines Biotopes nicht gesprochen werden kann.

Vergleichen wir in den jeweiligen Fazies-Bereichen das Verhältnis der Anzahl der auftretenden Gruppen, hier als "Diversität" bezeichnet, mit der Individuendichte (Zahl der Individuen auf einer Schliff-Fläche von 3 x 3 cm), so ergibt sich trotz der Ungenauigkeit in der technischen Auszählung eine deutliche Gesetzmäßigkeit. Das Diagramm in Abb. 40 stellt die Verhältniswerte für die einzelnen Fazies-Bereiche graphisch dar.

Im Verteilungsmuster der Wertepaare stellen die Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies und die Kössener Schichten zwei gegensätzlich Pole dar, zwischen welchen das Feld der Biolithit-Fazies und der sie unmittelbar umhüllenden Detritus-Kalke (Onkoid- und Detritus-Schlammfazies) liegt.

Die Kössener Schichten sind durch eine auffallend geringe Anzahl systematisch bis ökologischer Gruppen mit geringer bis sehr hoher Individuenzahl charakterisiert, während in der Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies die Zahl der Individuen sehr hoch ist und gleichzeitig die Zusammensetzung eine große Vielgestaltigkeit zeigt.

Die Biolithit-Fazies hebt sich von beiden soeben beschriebenen Bereichen deutlich von der Detritus-Schlamm-Fazies und von der Onkoid-Fazies dagegen kaum ab. Die Foraminiferen-Fauna ist in allen drei Riff-Bereichen durch gleichmäßig hohe Individuenzahlen gekennzeichnet. Die "Diversität" liegt in den Schliffen aus der

Schuttfazies etwas über derjenigen innerhalb der Biolithit-Fazies. Dies ist durch die Vielzahl der Biotope innerhalb der Riff-Knospen erklärbar, deren jedes sich durch eine signifikante, aber häufig nicht sehr formenreiche Foraminiferen-Assoziation auszeichnet. Die Gesamt"Diversität" (entstanden durch die Summierung über alle Assoziationen) liegt in der Biolithit-Fazies jedoch über derjenigen der Onkoid-Fazies und der Detritus-Schlamm-Fazies.

Optimale Lebensbedingungen waren für die Foraminiferen im zentralen Riffareal und in denjenigen, durch das Riff beeinflussten Detrituskalken gegeben, bedingt durch die hohe Differenzierung des inneren Riffgebietes in die verschiedenartigsten Lebensräume. Sie finden ihren Ausdruck in der hohen Diversität der Fauna und in den hohen innerhalb von Einzelbiotopen aber beträchtlich schwankenden Individuenzahlen. Ebenfalls günstig waren die Bedingungen in der Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies, doch zeigt das Vorherrschen der Gruppe der Involutinidae bereits die Dominanz bestimmter, selektierender Umweltfaktoren (? Salinität, Wasserbewegung) in diesem Ablagerungsraum an. Die schlechteren Lebensbedingungen in der Becken-Fazies der Kössener Schichten zeigen sich nicht nur in dem beschränkteren Riffwachstum, in der allgemeinen sehr zartschaligen Fauna und in der Bioturbation der schlammreichen Sedimente (Fraßspuren), sondern drücken sich auch in der Monotonie der Foraminiferen-Fauna aus. Diese ungünstigen Verhältnisse bewirken aber gleichzeitig, daß ökologisch angepaßte Formen (z.B. zartschalige Lagenidae oder auch dünnwandige Sandschaler) in individuenreichen Populationen auftreten konnten.

Wie die Untersuchungen ergeben haben (vgl. SCHÄFER & SENOWBARI-DARYAN 1978b), zeigt die Verteilung der Foraminiferen innerhalb der beiden Oberrhät-Riff-Komplexe eine deutliche Abhängigkeit:

1. von der Morphologie des Ablagerungsraumes (Untergliederung in Riffknospen, Riffhang bzw. Flachwasserbereich und Becken),

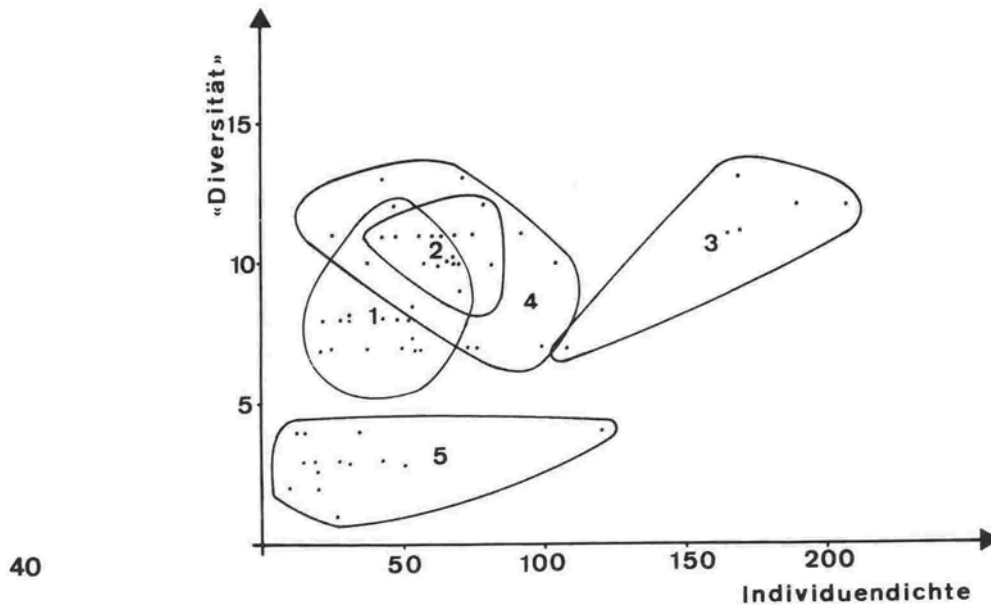


Abb. 40: Verhältnis von "Diversität" der Foraminiferen zu ihrer Individuendichte (Zahl der Individuen je  $3 \times 3 \text{ cm}^2$ ) in den verschiedenen Fazies-Bereichen der beiden Riffkomplexe. Die Werte stammen überwiegend von Proben der Rötelwand.

Relation between "diversity" of the foraminifera and their individual abundance (number of individuals per  $9 \text{ cm}^2$ , within the different facies units of both reef complexes.

2. von der Bodenbeschaffenheit (festes Riffgerüst, Sandböden oder Schlamm Böden) und
3. von der speziellen Lebensweise der einzelnen Gruppen.

Hinzu tritt offensichtlich als 4. Größe eine Abhängigkeit der Foraminiferen von der Wassertiefe und dem damit im Zusammenhang stehenden Chemismus (Salinität und Verfügbarkeit von Kalziumkarbonat) des Meeresswassers.

Die auffälligste Beziehung scheint zwischen den Sedimenttypen und der Verteilung der Foraminiferen zu bestehen. Dies kommt besonders deutlich im zentralen Riffbereich zum Ausdruck. In ihm werden die Anordnung der Riffknospen, die Lage der Riffbildner

im Riffgerüst, die charakteristische Ausbildung der Sedimenttypen in Abhängigkeit vom Ort ihrer Entstehung und natürlich auch die Verteilung der Foraminiferen-Faunen durch die unterschiedlichen Grade der Wasserenergie in den einzelnen Arealen gesteuert.

Ein Vergleich mit anderen obertriadischen Karbonatgebieten der Alpen hat gezeigt, daß ähnliche Foraminiferen-Assoziationen immer wieder in vergleichbaren Sedimenttypen auftreten. Diese Sedimente, als Mikrofazies-Typen charakterisiert, können dabei sowohl in gleichen als auch in andersartigen Ablagerungsräumen entstanden sein.

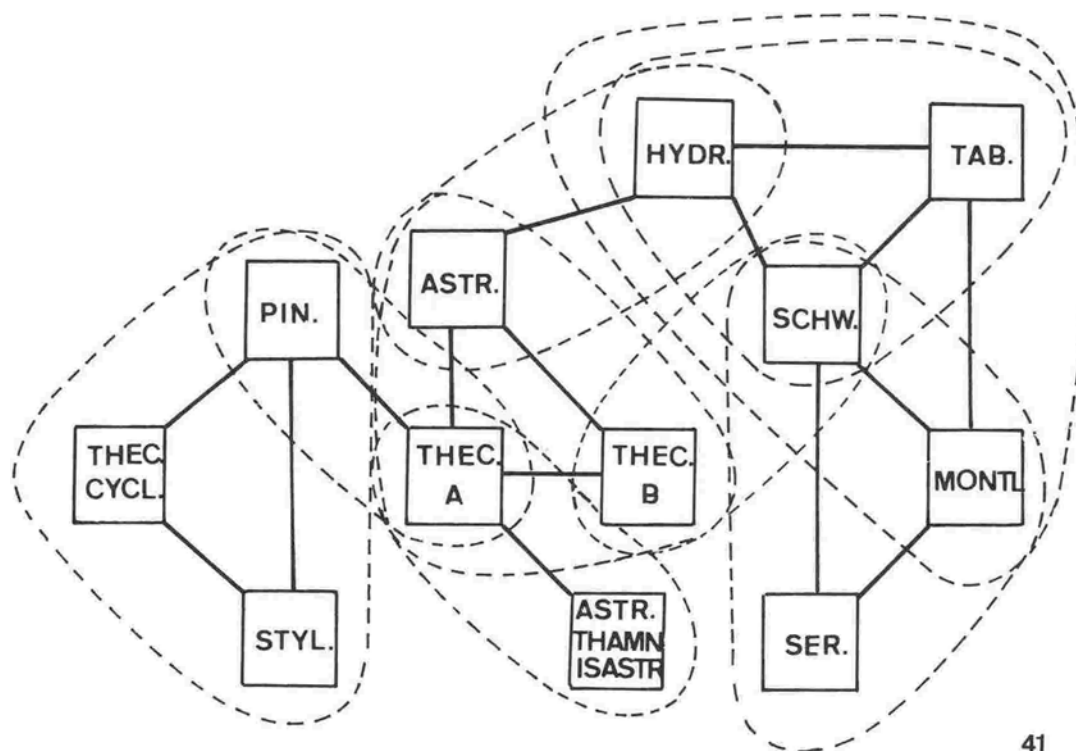
## 11 ASSOZIATIONSMODELLE - ASSOCIATION MODELS

Alltogether 9 associations of reef-frame building organisms can be distinguished in the field as well as in the section. Fig. 41 shows the relation between distinct frame builders belonging to these associations. The frame builders can be separated into two main groups. The group of corals occur within a lot of different associations according to the distinct biotopes of the reef patches, whereas the very heterogenous group of calcisponges, hydrozoans, tabulozoans/bryozoans and solitary corals always seems to be concentrated in the central part of the patches.

Each association of the reef builders is also characterized by a significant association of epi- and endobionts. Fig. 42 shows the relation between the reef associations and the procentual distribution of foraminifers.

In den Kapiteln 7 bis 10 wurden der strukturelle Aufbau der Riffknospen und die Verteilung der Riffgerüstbildner, ihres Sekundärbewuchses (Epi- und Endolithion, RIEDL, 1966) und der vagil-benthonischen Foraminiferen besprochen.

Es können insgesamt 9 Assoziationen von Riffgerüstbildnern sowohl im Gelände als auch im Dünnschliffbereich unterschieden werden. Auf Abb. 41 werden die Beziehungen der einzelnen Riffbildner in einer schematischen Darstellung veranschaulicht. In seiner Grundform läßt sich dieses Schema auf beide Riffgebiete anwenden. Die einzelnen Assoziationen sind in beiden Riffen in unterschiedlicher Deutlichkeit entwickelt, vereinzelt können sie auch fehlen (z.B. die



41

Abb. 41: Schematische Darstellung der Beziehungen zwischen den einzelnen Riffgerüstbildnern in den beiden Riffgebieten. Durchgezogene Striche verbinden jeweils zwei Organismen bzw. Organismengruppen und zeigen an, daß diese in einer Vergesellschaftung zusammen auftreten. Gestrichelte Linien umfassen die einzelnen Vergesellschaftungen.

Schematical illustration of the relation between the single frame builders within both of the reef areas. Lines combine two organisms or groups of organisms belonging to one community. Broken lines indicate the distinct communities.

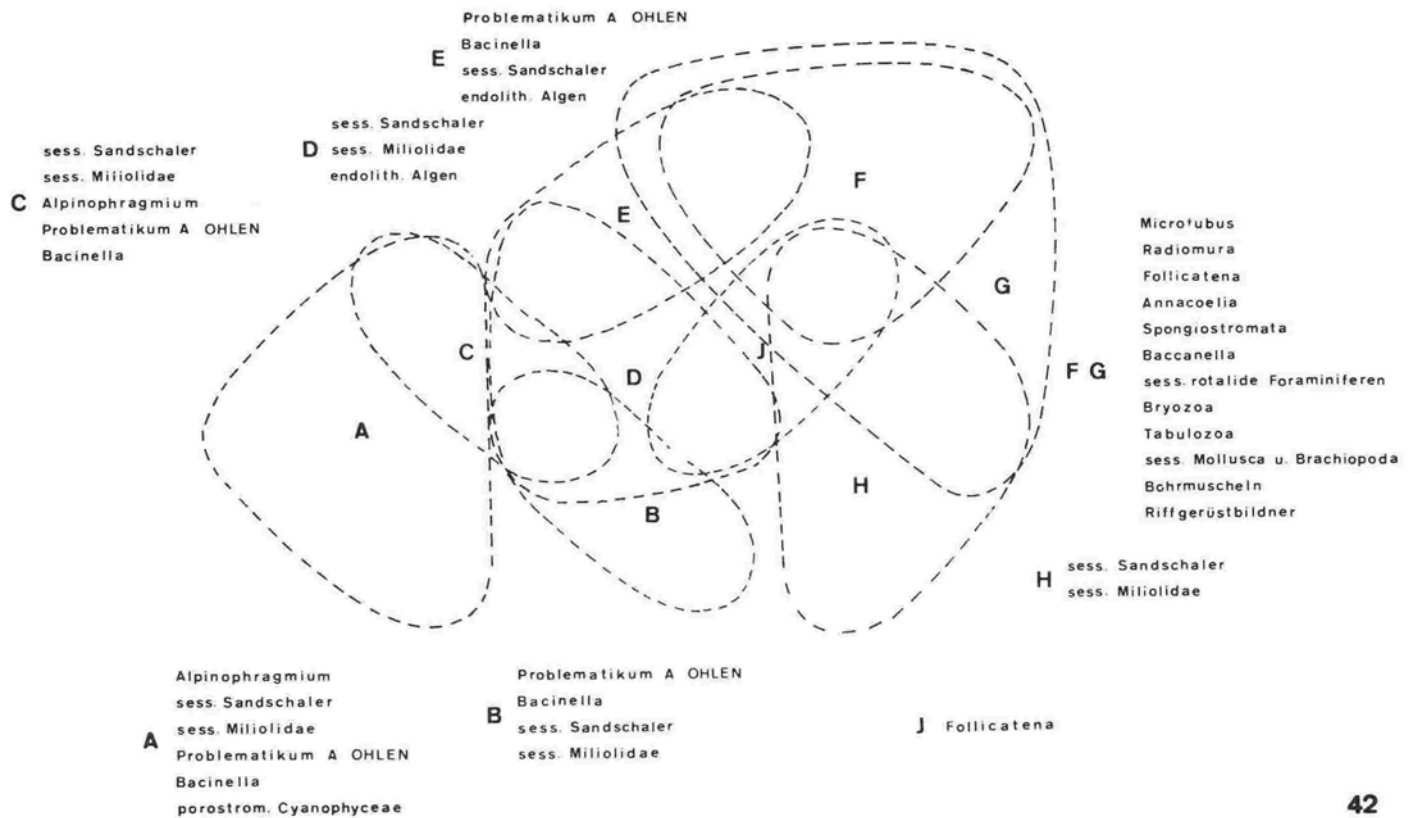


Abb. 42: Die Charakterisierung der 9 unterscheidbaren Vergesellschaftungen von Riffgerüstbildnern (A bis J) erfolgt zusätzlich durch eine typische Gemeinschaft von Sekundärsiedlern. Ihrer großen Formenvielfalt in den Kalkschwamm-Hydrozoen-Tabulozoen-Einzelkorallen-Gemeinschaften steht eine sehr geringe in den reinen Korallen-Gemeinschaften gegenüber.

The significance of the 9 communities, which have been distinguished by the frame builders (A to J) is intensified by typical communities of epi- and endobionts. The calcisponge-hydrozoan-tabulozoan-solitary coral community shows the greatest abundance of the epilithion, whereas that of the pure coral communities is very rare.

Gemeinschaft mit *Thecosmilia cyclica* als kennzeichnender Form oder diejenige zwischen *Thecosmilia clathrata* Form B und *Paradeningeria* im Adnet Riff).

Prinzipiell können die Riffbildner in zwei übergeordnete Gruppen untergliedert werden: auf der einen Seite stehen die Korallen, auf der anderen die Kalkschwämme, Hydrozoen und Tabulozoen. Während diese eine sehr beständige Faunengemeinschaft bilden und in den inneren geschützten Teilen der Riffknospen anzutreffen sind, lassen sich die Korallen in verschiedene Untergruppen trennen. Auf Abb. 41 ist rechts der auffällig stabile Block der Schwämme,

Hydrozoen und Tabulozoen zu erkennen, während links die Vielzahl der Linien und Kreise die verschiedenen Gruppierungen der Korallen anzeigt.

In dieses Schema können die verschiedenen Vergesellschaftungen der Sekundärsiedler eingefügt werden, welche typische Assoziationen von Riffgerüstbildnern charakterisieren. In Abb. 42 kommt das Überwiegen von sessilen Foraminiferen, kavernösen Algenkrusten (Problematikum A OHLEN und *Bacinella irregularis*) und verschiedenen Algentypen in den Gemeinschaften der Korallen deutlich zum Ausdruck. Die Fülle aller anderen Epi- und Endobionten ist aber

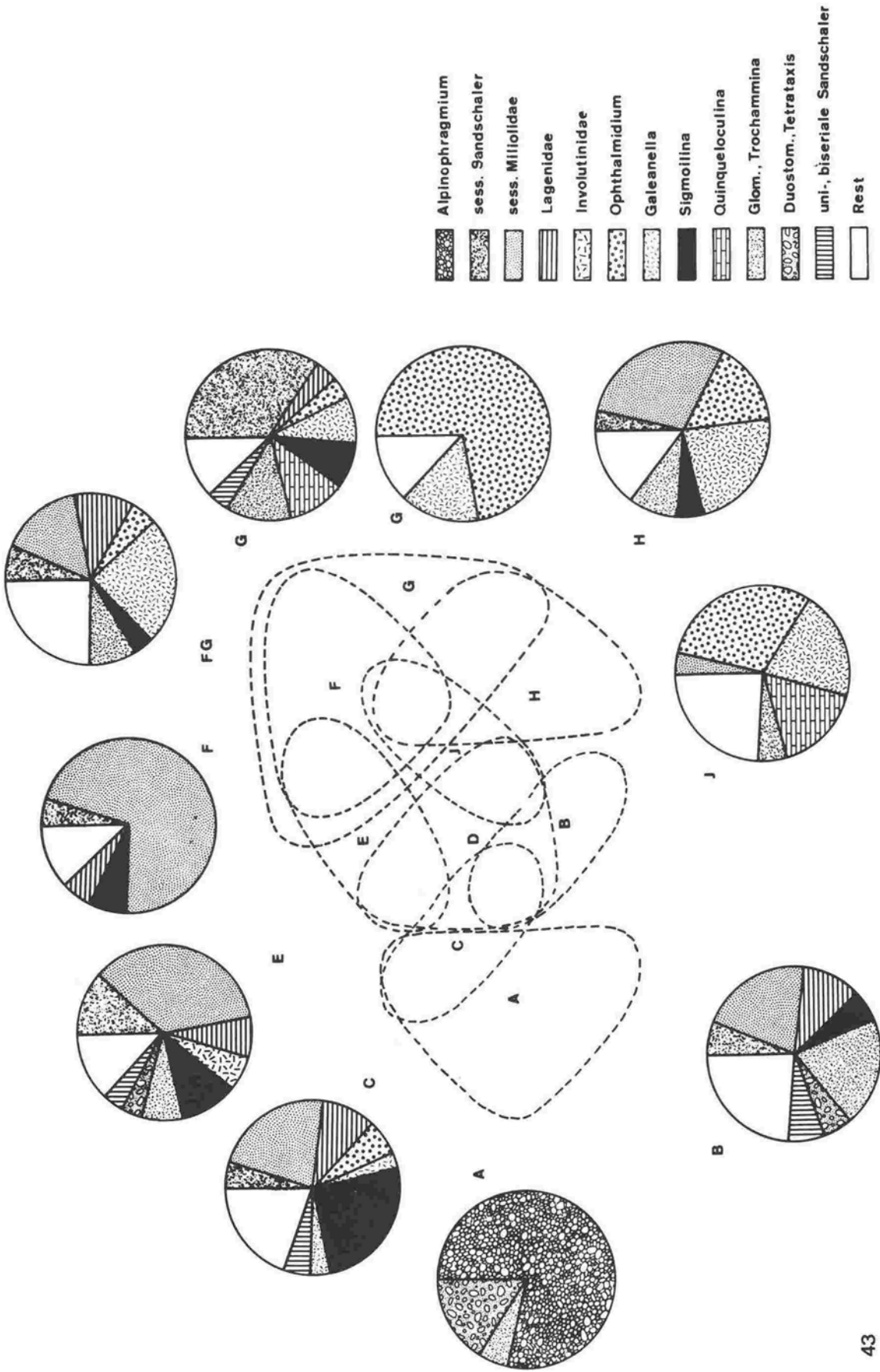


Abb. 43: Beziehungen zwischen den 9 Riffbildner-Vergesellschaftungen (A bis J) und der prozentualen Verteilung der Foraminiferen-Gruppen, dargestellt in einzelnen Kreisdiagrammen.  
 Relation between the 9 reef building communities (A to J) and the procentual distribution of the foraminiferal groups, illustrated by circle diagrams.

auf die Kalkschwamm-Hydrozoen-Tybulozoen - Gemeinschaften und solche mit einem Anteil an Einzelkorallen und *Seriastraea multiphylla* konzentriert.

In einer dritten Darstellung zeigt Abb. 43 den prozentualen Anteil der Foraminiferengruppen in den verschiedenen Riffbildner-Assoziationen. Als Indikator-Gruppen können *Alpinophragmium*, *Ophthalmidium/Galeanella*, "*Sigmoilina*", die Duostominidae/"Tetrataxidae" und die Involutinidae angesehen werden. Sie sind auf bestimmte Riffbildnergemeinschaften beschränkt oder erreichen zumindest deutliche Maxima in ihrer Verteilung. Die Kalkschwamm-Hydrozoen-Tabulozoen-Einzelkorallen-Gemeinschaften sind durch ein Vorherrschen der Gruppe *Ophthalmidium/Galeanella* charakterisiert. Die verschiedenen Korallen-Assoziationen zeigen in

wechselnder Zusammensetzung ein Vorherrschen von *Alpinophragmium* oder auch ein Verteilungsmaximum der Duostominidae/"Tetrataxidae", der miliolidschaligen Form "*Sigmoilina*" und der Involutinidae.

Die Gruppierung der Riffgerüstbildner in voneinander getrennte oder durch einzelne Arten miteinander verbundene Assoziationen spiegelt sich deutlich in der Verteilung des Sekundärbewuchses und der vagil-benthonischen Foraminiferen wider. Die Assoziationen sind an bestimmte Bereiche innerhalb der Riffknospen und des gesamten Riffgebietes gebunden (vgl. Kap. 7 und 8) und zusätzlich durch verschiedene Sedimenttypen als Ausdruck der jeweils herrschenden Umweltbedingungen charakterisiert.

## 12 VERGLEICHENDE DARSTELLUNG DER UNTERSCHIEDE IM AUFBAU DER BEIDEN RIFFSTRUKTUREN UND EIN

### VERSUCH IHRER DEUTUNG - COMPARISON AND INTERPRETATION OF THE REEF COMPLEXES

The differences concerning the facies development and the ecological zonation of the Adnet and the Rötelwand reef structure have been summarized in table 18.

Both reef structures differ in:

1. their vertical development,
2. the distribution of the facies units,
3. the colour of the interstitial reef sediment within the reef frame work,
4. the deposition of red, pelitic sediment in the Adnet reef structure,
5. the facies differentiation of the overlaying liassic deposits,
6. the type of the biogenous construction of the central reef areas,
7. the main extension of the reef growth,
8. the faunal and floral content,
9. the degree of organism diversity, and
10. in the ecologic categories (population, heterotypic communities taking part in the construction of the distinct reef patches).

All these differences result in the interpretation of the local environmental situation during the uppermost Triassic in the Hallein area:

The Rötelwand reef-structure developed out of the Kössen basin during a deeper water mud-mound stage. During the stage the reef structure shows strong lateral and linear zonation of different facies units, which can be explained by one prevailing direction of the water currents and wave action. The reef growth spread out on an extended area, the large reef patches were formed by loose settlements of frame-building organisms (fig. 44).

The Adnet reef structure developed on a platform of a shallow water carbonate of the type of the bedded, far backreef Dachstein limestones. The sediment of algal foraminiferal detrital facies occur in the southern part of the reef structure within layers of the same and of older stratigraphic age. The shallow water sediments interfinger to the north and east with the Kössen basin sediments in a transition facies. The reef patches are completely sur-



rounded by sediments of the oncolitic and of the algal-foraminiferal-detrital facies. Because of growing on an extended platform with shallow water conditions, constant water currents and a distinct zonation of the facies units were lacking. The reef-framework consists of single, very dense reef patches, which show a strong internal zonation of the reef organisms. The vertical growth is caused by numerous reef communities, growing one above the other.

The differences in overlaying Jurassic sediments and hints to an emersion phase of the Adnet reef structure (solution, surfaces, borings and colouring of the interstitial reef sediment) supports the idea, that the Adnet reef complex has grown in more shallow water depth than that of the Rötelwand.

Differences in the organic of the reef framework of both reef structures (differences in the composition of the organism communities in their diversity and in the construction of the reef patches) can be explained by the more prominent exposition of the Rötelwand reef with regard to the water energy level.

Because of its marginal position on an extended shallow water area, the growth of reef organisms was restricted within the Adnet reef. The diversity is lowered and homotypic reef communities prevail. The Rötelwand reef is orientated in one main direction, while each of the numerous reef patches of Adnet shows its own preferred growth direction according to that of the specific current directions.

A region with shallow water sedimentation (Dachstein facies) existed in the south of the investigated area. This shallow-water platform interfingers with the limestone-marl facies of the Kössen basin in the north and east. The Adnet reef structure is situated on the northern ramp of the shallow water bank. The Rötelwand reef structure developed out of a deeper water mud-mound stage and is completely surrounded by the Kössen basin sediments (fig. 46).

Die beiden Riffstrukturen der Rötelwand und Adnets gehören paläogeographisch gesehen dem gleichen, übergeordneten Ablagerungsraum an. Sie entwickelten sich im Schutze einer ausgedehnten Karbonatplattform und stehen durch gleiche fazielle Einheiten, durch die Art der Organismenbeteiligung am

Aufbau des Riffgerüsts und durch die biologisch/ökologischen Gesetzmäßigkeiten, denen diese Organismen unterworfen sind, mit dieser und untereinander in genetischem Zusammenhang.

Trotz des prinzipiell übereinstimmenden Aufbaus sind die beiden Riffstrukturen aber durch zahlreiche Unterschiede gekennzeichnet, die in Tabelle 18 zusammengestellt werden.

### 1. Die Entwicklung der Riffstruktur:

An der Rötelwand ist die Ausbildung der Riffstruktur über zwei klar voneinander abgrenzbare Stadien, ein "Tiefer-Wasser-mud-mound-Stadium" und "Flach-Wasser-Riff-Stadium" zu verfolgen, die sich aus einem Becken mit unteren Kössener Schichten heraus entwickeln.

Im Adnet Riffgebiet erfolgte die Ausbildung des Riffes, soweit der Beobachtung überhaupt zugänglich, auf Flachwasserkarbonaten in Dachstein-Fazies (Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies).

2. Die fazielle Gliederung des oberen Riff-Stadiums ist im Rötelwand-Riffkomplex sehr ausgeprägt. Demgegenüber können die 5 Fazies-Einheiten im Adnet Riffgebiet nur unvollständig auskartiert werden. Eine klare Abfolge hintereinander gereihter Zonen wie im Rötelwand-Riffkomplex ist im Adnet Riffgebiet nicht ausgebildet.

3. Die Onkoid- und die Detritus-Schlamm-Fazies umgeben unmittelbar das zentrale Riffgebiet des Rötelwand-Riffes und liegen sich diametral gegenüber. Sie kennzeichnen den luv- und den leeseitigen Riffhang. Das Riffgerüst des Adnet-Riffes wird dagegen nahezu vollständig von Onkoidkalken umgeben, wobei die Onkoide selbst beträchtliche Größen erlangen können.

Die Detritus-Schlamm-Fazies ist nur in einem kleinen Bereich im NW des aufgeschlossenen Riffgebietes anzutreffen.

Diese unvollständige Ausbildung und undeut-

	R Ö T E L W A N D	A D N E T
Vertikal - Entwicklung	ausgeprägt: 2. Riff-Stadium 1. mud mound-Stadium unt.Kössener Schicht	Riffentwicklung auf Flachwasser- Sedimenten
Fazies-Gliederung (horizontal)	ausgeprägt: 5 Fazies-Einheiten	nicht ausgeprägt: 5 Fazies-Einheiten
Onkoid-Fazies	einseitig	nahezu allseitig
Detritus-Schlamm-F.	ausgeprägt	nicht ausgeprägt
Liasüberdeckung	überwiegend Graufazies	überwiegend Rotfazies
Buntfärbung	fehlt	vorhanden, beschränkt auf best. Knospen
Rotpelitische Einschwemmungen	vorhanden	fehlen
Aufbau des zentralen Riffareales	<u>Großzonierung</u> ausgedehntes Areal mit Riffwachstum, Dominanz spez. Riffbildner in einzelnen Bereichen, ohne Feinzonierung einzelner Knospen  horizontal betontes Wachstum	<u>Feinzonierung</u> zahlreiche, deutlich begrenzte Knospen, jede mit charakteri- stischer Internzo- nierung  vertikal betontes Wachstum
Diversität der Riffbildner	hoch	relativ gering
Reihenfolge der Riffbildner nach ihrer Wichtigkeit	Korallen/Schwämme Hydrozoen Algen	Korallen Schwämme/Hydrozoen Algen
Thecosmilia clathrata Typ A	selten	dominiert als Haupt- Gerüstbildner
Thecosmilia cyclica	häufig, zusammen mit anderen phaceloiden K.	fehlt
Schwämme	hohe Diversität	geringe Diversität, nur Paradenigeria in dichten Beständen

Tab. 18. Unterschiede im Aufbau des Rötelwand- und des Adnet-Riffkomplexes.  
Differences in the internal structures of the Rötelwand-reef and the Adnet-reef.

liche Verteilung der Fazies-Einheiten im Adnet-Riff einerseits und ihre deutlich zonare Anordnung im Rötelwand-Riffgebiet andererseits, kann durch die isolierte Position des Rötelwand-Riffes erklärt werden. Die mit der isolierten Lage im Zusammenhang stehende klare Topographie mit dem allseitig raschem Abfall der Riffstruktur in das Kössener Becken führte zur Ausbildung einheitlicher Strömungsverhältnisse. Die größere Nähe des Adnet-Riffes zur Karbonat-Plattform verhinderte dagegen die Entstehung eines ausgeprägten Reliefs und führte zu uneinheitlichen Strömungsverhältnissen im Bereich eines ausgedehnteren Flachwassergebietes.

4. Buntfärbung, also die Ausbildung roter bzw. grüner Biomikrite (MF-Typ I/D), ist auf das Adnet-Riff und dort auf bestimmte Riffknospen-Typen beschränkt. Die Infiltration des Riffgerüsts mit bunten, mikritischen Sedimenten und die häufig gerade dort auftretenden Lösungsflächen und transgressiven Überlagerungen durch Riffschutt-Kalke deuten auf ein zeitweiliges Auftauchen dieser Riffknospen hin. Dies wäre als Hinweis auf geringere Wassertiefe im Adnet-Riffkomplex im Vergleich zu derjenigen des Rötelwand-Riffes zu werten. Die bunten Sedimente enthalten eine obernorische Holothurien-Fauna, somit ist eine spätere, sedimentäre Verfüllung mit Liassedimenten auszuschließen.

5. Einschwemmung eines ziegelroten Pelits sind dagegen auf das Rötelwand-Riff beschränkt. Sie treten bevorzugt als Scherben und gradierte Höhlensedimente an seiner luvwärtigen Seite im Übergang der Riffknospe in die onkoidische Detritus-Fazies auf. Von FLÜGEL & FLÜGEL-KAHLER (1973) wurden Rotpelit-Einschwemmungen im Sauwand-Riff als Hallstätter Fazies gedeutet und als Indiz für die enge Nachbarschaft von Dachstein-Riffkalken und Hallstätter-Kalken angesehen. Ihr Vorkommen an der Vorderseite des Rötelwand-Riffes zeigt die freie, allseitig isolierte Lage des Riffkomplexes an, durch welche auf dem Wege über Wasserströmungen und Transport eine sedimentäre

Einflußnahme durch die Karbonat-Plattform im S auf die rückseitigen Fleckenriffe möglich war.

6. Lias-Überdeckung: Im Hangenden des Rötelwand-Riffes überwiegen graue, liassische, als Tiefwasser-Sedimente gedeutete Hornsteinknollenkalke im Gegensatz zum Adnet-Riffgebiet, in welchem ein diskontinuierlicher Fazies-Übergang an der Trias/Jura-Wende mit der Ausbildung mächtiger Adnet-Knollenkalke ausgebildet ist. Der "Adnet-Scheck" als Variante des bunten Adnet-Liaskalkes wird von HUNDSON & JENKINS (1969) als resedimentiertes Konglomerat gedeutet, welches von einer nahe gelegenen Tiefschwelle herantransportiert worden war. Der Bildungsraum des "Adnet-Schecks" ist offensichtlich an das Grenzgebiet zwischen Tiefschwelle und Becken gebunden. Im Untersuchungsgebiet wäre dieses durch das Abtauchen eines größeren Flachwassergebietes mit Riffentwicklung (Adnet) nach N in ein Becken mit Riffentwicklung (Kössener Becken) mit Rötelwand-Riffkomplex) erklärbar.

Auch im Aufbau des zentralen Riffareals selbst und im Auftreten und in der Zonierung der Rifforganismen sind Unterschiede zwischen den beiden Riffkomplexen zu vermerken.

7. Aufbau des zentralen Riffareales: Der Zentralteil des Rötelwand-Riffkomplexes besteht aus einem ausgedehnten Areal, rund 300 m Durchmesser) mit allgegenwärtigem Riffwachstum. Zwar herrschen in einzelnen Bereichen bestimmte Riffbildner vor und sind charakteristischen Gemeinschaften miteinander assoziiert, doch sind keine kleineren, kompakten Riffknospen mit einer typischen Interzonierung voneinander abzugrenzen. Es überwiegt ein betont horizontales Riffwachstum.

Dagegen heben sich die Riffknospen im Adnet-Riff deutlich vom sie umgebenden Riffdetritus-Kalk ab (auch wenn sie im Kern des zentralen Riffgebietes sehr dicht liegen oder sogar miteinander in Verbindung stehen). Jede Riffknospe zeigt für sich eine charakteristische vertikale und hori-

zontale Zonierung der Riffbildner-Gemeinschaften, die nach bestimmten Gesetzmäßigkeiten, d.h. in regelmäßiger Wiederkehr, angeordnet sind. Es herrscht ein betont vertikales Riffwachstum vor.

8. Das Rötelwand-Riff zeigt eine sehr viel höhere "Diversität" der riffbauenden Organismen als das Adnet-Riff.

9. An der Rötelwand herrschen Korallen gemeinsam mit Kalkschwämmen (Sphinctozoen) vor, gefolgt von Hydrozoen und Kalkalgen. Demgegenüber stehen im Adnet-Riff die Korallen eindeutig an erster Stelle, während die Schwämme, Hydrozoen und auch die Kalkalgen an Artenvielfalt und Individuen- (bzw. Kolonien-) zahl eine deutlich untergeordnete Rolle spielen.

10. *Thecosmilia clathrata* Form A dominiert im Adnet-Riff vor allen anderen Riffbildnern und muß als Haupt-Gerüstbauer bezeichnet werden. Die Art ist dagegen im Rötelwand-Riff äußerst selten und wird in ihrem Biotop (meist exponierte Außenränder von Riffknospen) durch die Art von *Thecosmilia cyclica* vertreten, eine Form, die wiederum im Adnet-Riff gänzlich fehlt.

11. Zudem ist *Thecosmilia cyclica* im Bereich aktivsten Riffwachstums stets mit anderen phaceloiden Stockkorallen (*Pinacophyllum*, *Stylophyllum*) vergesellschaftet und von starkem Sekundärbewuchs befallen, während *Thecosmilia clathrata* Form A im Adnet Riff gerade im zentralen Teil durch intensives Vertikalwachstum ausgedehnte, homotypische Riffbestände bilden, denen ein Bewuchs durch Epibionten fehlt.

12. So erfolgt im Rötelwand-Riff ein flächenhaftes, horizontales Wachstum der Riffgerüstbildner über ein ausgedehntes Areal. Es ist auf eine relativ kurze Zeitspanne beschränkt wie aus der geringen Mächtigkeit des gesamten zentralen Riffgebietes hervorgeht. Im Adnet-Riff ist dagegen das vertikale Riffwachstum stärker betont, bedingt durch die enorme Wuchsergie von *Thecosmilia clathrata* Form A.

Immer wieder komme es zur Ausbildung neuer Riffknospen auf Riffschuttkalken, welche ältere, unterlagernde Riffknospen bereits begraben hatten.

13. Bedingt durch die größere "Diversität" der Organismen im Rötelwand-Riff sind in ihm zahlreiche Arten unter den Korallen, Hydrozoen, Algen, Mikroproblematika, vor allem aber unter den Kalkschwämmen anzutreffen, die im Adnet-Riff fehlen. Von Bedeutung sind im Adnet-Riff unter den Schwämmen nur die Arten *Paradeningeria weyli*, *Colospongia* sp. 1 und *Colospongia* sp. 2, unter welchen speziell *Paradeningeria* im Zentralteil von Riffknospen dichte, häufig homotypische Bestände bilden.

Die Zusammenstellung aller abweichenden Merkmale belegt für das Riffgebiet der Rötelwand und Adnets einen unterschiedlichen strukturellen Aufbau, wenn nicht sogar eine unterschiedliche paläogeographische Position (Abb. 44, 45 und 46).

Die Rötelwand-Riffstruktur entwickelt sich in Beckenposition aus den Kössener Schichten heraus über ein Tiefwasser-Schlammstadium. Die Riffstruktur läßt in ihrem oberen Abschnitt eine deutliche Zonierung der Fazies-Bereiche erkennen, welche durch die exponierte Lage der gesamten Struktur und die der damit verbundenen einheitlichen Strömungsverhältnisse erklärt werden kann. Das Riffwachstum dehnt sich über ein weites Areal aus und wird aus lockeren Beständen von Riffgerüstbildner aufgebaut. Die horizontale Ausdehnung des Riffgerüsts überwiegt gegenüber seinem Vertikalwachstum (Abb. 44).

Demgegenüber entwickelt sich das Adnet Riff auf einer Bank aus Flachwasser-Karbonaten vom Typ der gebankten, riffernen Dachsteinkalke. Die Sedimente der Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies sind im gesamten S-Teil der Riffstruktur in stratigraphisch älteren und mit dem eigentlichen Riff gleichaltrigen Schichten aufgeschlossen. Die Flachwassersedimente verzahnen sich im Norden und Osten über eine Übergangsfazies mit den

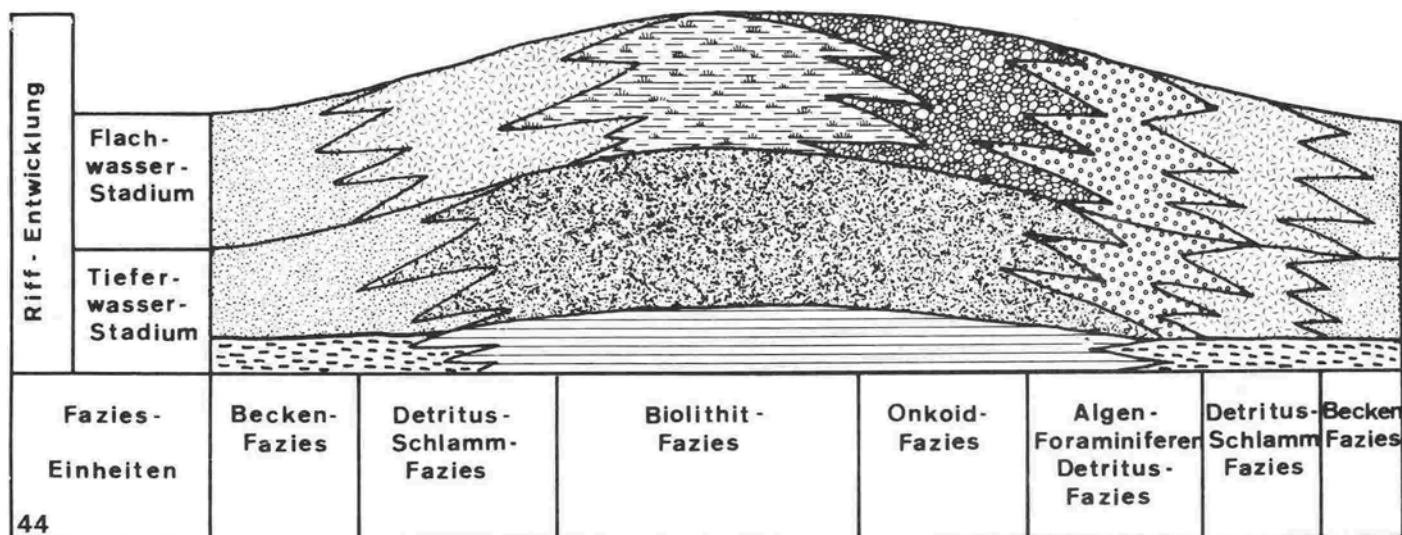


Abb. 44: Entwicklungsmodell der Röteland-Riffstruktur. Das Wachstum erfolgt in 2 Entwicklungsstadien in Abhängigkeit von Wassertiefe und Wasserenergie. 1. Tiefer-Wasser-Stadium mit Ausbildung eines Karbonatschlammhügels; 2. Flachwasser-Stadium mit Ausbildung eines echten Riffes und einer zonaren Gliederung der Sedimente in sich lateral miteinander verzahnenden Fazies-Bereiche.

Developmental model of the Röteland reef structure. The growth of the reef takes place in 2 developmental stages depending on the water depth and the water energy; 1. Deeper-water stage with the formation of a carbonate mud-mound; 2. Shallow water stage with the formation of a real ecologic reef and a zonary distribution of the sediments. That results in a lateral interfingering of facies units.

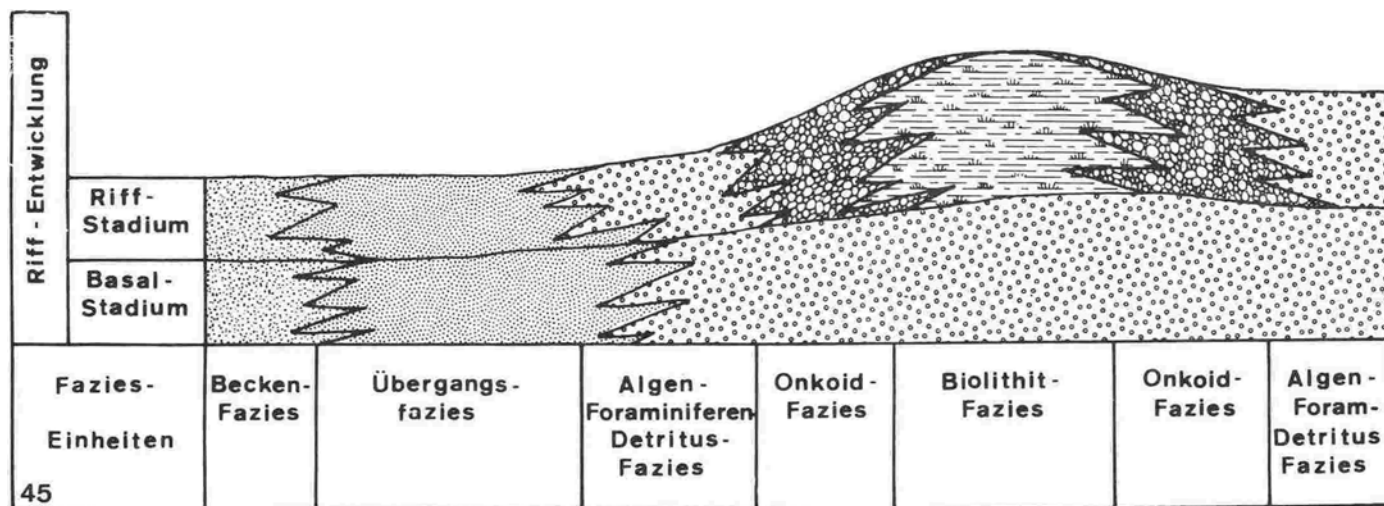


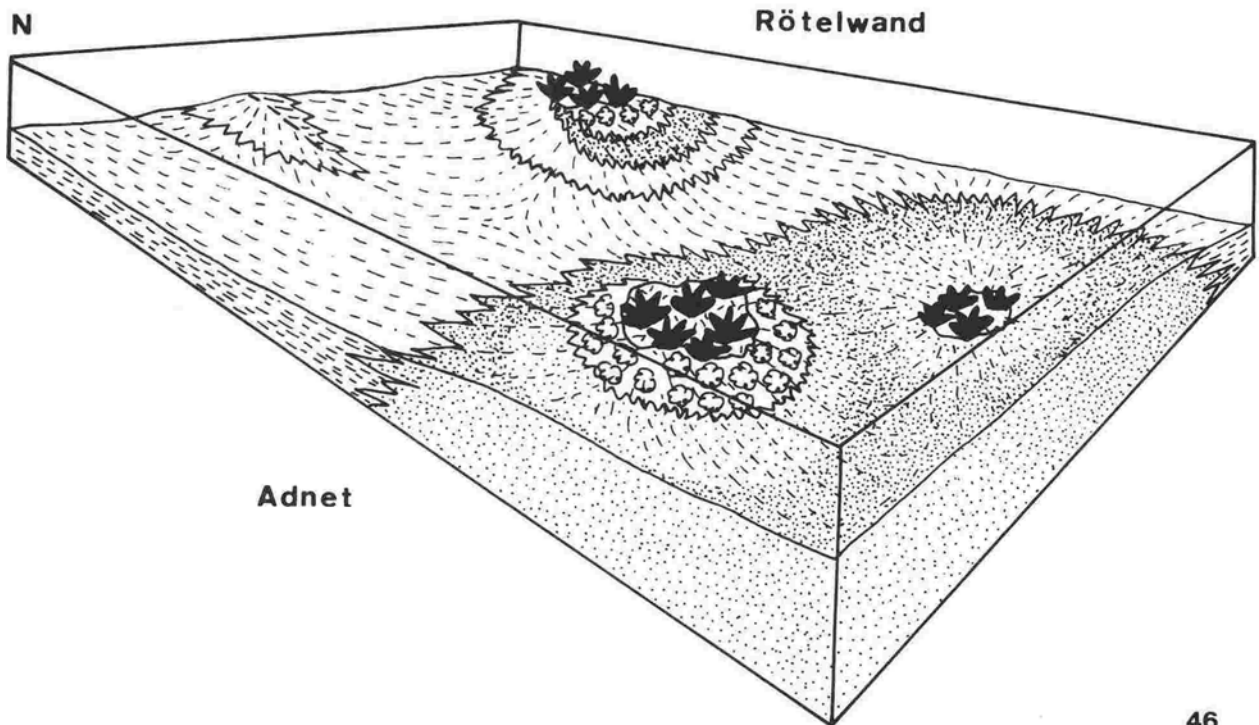
Abb. 45: Entwicklungsmodell der Adnet Riffstruktur. Der Riffkomplex entwickelt sich auf einer Bank aus Flachwasserkarbonaten vom Typ der Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies, die sich im N mit den Kössener Beckensedimenten verzahnt. Die "Riff"-Sedimente dehnen sich über ein weites Areal aus. Eine deutliche zonare Anordnung der Fazies-Bereiche wie im Röteland-Riffkomplex fehlt.

Developmental model of the Adnet reef structure. The reef complex develops on a shallow water carbonate bank of the type of the algal-foraminiferal-detrital facies, which interfingers with the Kössen basin sediments in the north. The "reef" sediments have been found in an extended area. A clear zonation of the facies areas like that of the Röteland reef complex is lacking.

Kössener Beckensedimenten. Die Riffe liegen in onkoidischen Riffschutt-Sedimenten oder solchen der Algen-Foraminiferen- Detritus-Fazies. Bedingt durch die im Flachwassergebiet ständig wechselnden Strömungsverhältnisse kann sich keine klare Zonierung der Fazieseinheiten ausbilden. Das Riffgerüst besteht aus einzelnen, sehr dicht aufgebauten Riffknospen, mit einer auffallenden Zonierung der Organismen im Kleinbereich. Das Vertikalwachstum wird durch die zahlreichen, übereinander wachsenden Riffbildner-Gemeinschaften betont (Abb. 45).

Die unterschiedliche Jura-Überdeckung im Adnet- und Röteland-Riff und die gelegentlichen Andeutungen eines Trockenfallens im Adnet-Riff (Lösungsfläche, Anbohrungen, Buntfärbung) sprechen dafür, daß sich das Adnet-Riff in geringerer Wassertiefe ausbildete als dasjenige der Röteland.

Die Unterschiede in der Konstruktion des Riffgerüsts wie die abweichenden Organismenzusammensetzungen und Diversitäten, und die Unterschiede im Aufbau der Riffknospen können ihre Begründung in der stärkeren Expositi-



46

Abb. 46: Rekonstruktion der paläogeographischen Verhältnisse in der obersten Trias im Raume Hallein bei Salzburg. Den Flachwasserkarbonaten (Dachsteinkalk-Fazies) im S sitzt der Adnet-Riffkomplex auf. Im N und E schließt sich das Kössener Becken an, in welchem sich auf kleineren Schwellen (Lumachellen- und Crinoidenbänke, links im Bild) echte, sedimentologisch und ökologisch reich differenzierte Riffe vom Typ des Röteland-Riffes entwickeln konnten.

Reconstruction of the palaeogeographic situation during the uppermost Triassic in the area of Hallein/Salzburg. The Adnet reef complex is situated on a platform with shallow water carbonates (Dachstein facies) in the south. To the N and E this platform lies adjacent to the Kössen basin, in which on smaller shoals (coquinas and crinoidal banks, left of the picture) reefs of the Röteland type could develop. These reefs were strongly differentiated ecologically as well as sedimentologically.

tion des Röteland-Riffes haben. Dagegen müssen im Adneter Riffbereich, bedingt durch seine Lage am Rande eines ausgedehnten Flachwassergebietes, bereits das Wachstum der Rifforganismen einschränkende Bedingungen geherrscht haben. Hierdurch findet die geringere Diversität der Riffgerüstbildner im Adnet-Riff eine Erklärung. Die Fauna ist bereits reduziert, die angepaßten Formen bilden jedoch noch große Riffknospen, welche sich häufig aus mehreren Generationen homotypischer Riffgemeinschaften zusammensetzen. Während im Röteland-Riffgebiet der gesamte zentrale Riffbereich in eine Hauptrichtung hin orientiert ist, weisen die einzelnen Riffknospen im Adneter Riffkomplex infolge der uneinheitlichen Strömungsverhältnisse die dem extremen Flachwassergebiet die verschiedenartigsten Orientierungen auf.

Die Zusammenfassung aller Teilaspekte zu einem Bild ergibt eine Rekonstruktion

#### D A N K

Die Arbeit wurde als Dissertation am Institut für Paläontologie der Universität Erlangen durchgeführt. Herrn Prof. Dr. E. Flügel danke ich für die Themenstellung, für sein freundliches Interesse und für seine immerwährende Unterstützung bei allen Problemen, welche sich im Laufe der Untersuchungen stellten. Die ständigen Diskussionen waren mir eine große Hilfe.

Herrn Baba Senowbari-Daryan bin ich in Dankbarkeit für seine kameradschaftliche Zusammenarbeit verbunden.

Die Untersuchungen waren Teil des Forschungsprojektes Fl 42/25-27, "Palökologische Typisierung mesozoischer Riff- und Flachwasserbiotope in den Alpen", welches von der Deutschen Forschungsgemeinschaft finanziert wurde.

des Ablagerungsraumes für die beiden untersuchten obertriadischen Riffstrukturen von Adnet und der Röteland, wie sie in Abb. 46 dargestellt wird.

Im Süden überwiegt ein Bereich mit Flachwassersedimentation in Dachsteinkalk-Fazies, welcher sich im Norden und Osten mit Kalk-Mergel-Fazies des Kössener Beckens verzahnt. Der Adneter Riffkomplex sitzt auf einem Nordrand der Flachwasserbank auf. Die Röteland-Riffstruktur entwickelt sich dagegen über ein Schlammhügel-Stadium aus dem Tiefwasser-Bereich heraus und ist allseitig von Kössener Beckensedimenten umgeben.

Für die Unterstützung bei der Foraminiferenbestimmung und ihrer ökologischen Auswertung möchte ich den Herrn Dr. J. Hohenegger und Dr. W. Piller (Wien) meinen besonderen Dank aussprechen. Die gemeinsamen Exkursionen mit Herrn Prof. Dr. H. Zankl (Marburg) und Herrn Dr. H. Lobitzer (Wien) gaben mir zahlreichen Anregungen für die Arbeit. Bei Herrn Dr. E. Ott (München) bedanke ich mich für die hilfreiche Diskussion über die Sphinctozoen der alpinen Trias.

Herzlich bedanken möchte ich mich bei allen Angehörigen des Erlangen Paläontologischen Institutes. Sie haben mir durch zahlreiche Diskussionen und auch durch ihre Unterstützung bei der Fertigstellung der Arbeit sehr geholfen. Insbesondere danke ich Frau Chr. Sporn und Herrn F. Grimmer für die Herstellung der Photos. Herr Grimmer half mir zudem bei der quantitativen Auswertung

der Fauna und Flora und bei der Korrektur der Arbeit. Besonders danken möchte ich auch den Herren Prof. Dr. J.-Th. Groß und Dr. H. Keupp für zahlreichen interessante Diskussionen und Herrn Prof. Dr. A. Zeiß für die Bestimmung einiger Ammoniten. Herrn U. Mager vom Geologischen Institut Erlangen bin ich für seine Hilfe bei der Probennahme im Steilgelände der Rötelwand dankbar.

Für die mit der Publikation verbundenen Schreibarbeiten danke ich Frau U.Scholl und Herrn Dipl.Geol. T. Steiger. Nicht zuletzt gilt mein Dank den Familien Breinlinger in der Gaissau und Moltinger in Andnet für ihre warmherzige Gastfreundschaft während der Geländearbeiten in den Sommern 1975 und 1976.



## L I T E R A T U R

- ABATE, B., CATALANO, R., D'ARGENIO, B., DI STEFANO, P. & RICCOBONO, B. (1977): Relationship of algae with depositional environments and faunal assemblages of the Panormide Carbonate Platform, Upper Triassic, Northwestern Sicily.- In: FLÜGEL, E. (Ed.): *Calcareous Algae*; 301-313, 4 Abb., 4 Taf., Berlin-Heidelberg-New York (Springer-Verlag)
- ABBOIT, B.M. (1973): Terminology of Stromatoporoid Shapes.- *J. Paleont.*, 47, 805-806, Tulsa
- ALBERSTADT, L.P. & WALKER, K.R. (1976): A receptaculid-echinoderm pioneer community in a Middle Ordovician reef.- *Lethaia*, 9, 3, 261-272, 8 Abb., Oslo
- ALTENKIRCH, W. (1977): *Ökologie*.- 234 S., Frankfurt/M.-Berlin-München (Diesterweg-Salle-Sauerländer)
- BACHMAYER, F. & FLÜGEL, E. (1961): Die "Chaetetiden" aus dem Ober-Jura von Ernstbrunn (Niederösterreich) und Stramberg (CSR).- *Palaeontographica*, A, 116, 5/6, 144-174, 6 Abb., Taf. 15-18, 1 Tab., Stuttgart
- BATHURST, R.G.C. (1966): Boring algae, micrite envelopes and lithification of molluscan biosparites.- *Geol. J.*, 5, 15-32, 3 Taf., Liverpool
- (1967): Depth indicators in sedimentary carbonates.- *Marine Geol.*, 5, 447-471, 4 Tab., Amsterdam
- (1971): Carbonate Sediments and their Diagenesis.- *Development in Sedimentology*, 12, 620 S., Amsterdam (Elsevier)
- BORZA, K. (1975): Microproblematica aus der oberen Trias der Westkarpaten.- *Geol. Zbornik, Geol. Carpathica*, 26, 2, 199-236, 8 Taf., Bratislava
- BOSENCE, D.W.J. (1976): Ecological Studies on two unattached Coralline Algae from Western Ireland.- *Paleont.*, 19, 2, 295-365, 13 Abb., Taf. 52-53, 1 Tab., London
- BOSELINI, A., & GINSBURG, R.N. (1971): Form and internal structure of recent algal nodules (rhodolithes) from Bermuda.- *J. Geol.*, 79, 669-692, 13 Abb., Chicago
- CHEETHAM, A.H. & HAZEL, J.E. (1969): Binary (Presence Absence) Similarity Coeffizients.- *J. Paleont.*, 43, 5, 1130-1136, 1 Tab., Tulsa
- CLOUD, P.E. jr. (1942): Notes of stromatolites.- *Amer. J. Sci.*, 240, 5, 2 Taf., Washington
- (1952): Facies relationships of organic reefs.- *Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol.*, 36, 11, 2125-2149, Tulsa
- CUFFES, R.J. (1972): The Roles of Bryozoans in Modern Coral Reefs.- *Geol. Rundschau*, 61, 2, 542-550. 1 Abb., Stuttgart
- CUMINGS, E.R. (1932): Reefs or Bioherms?- *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 43, 1, 331-352, New York
- CUIF, J.-P. (1965): Sur les rapports des genres de Madréporaires Montlivaltia LAM. et Thecosmilia M.-EDW. & HAIME et leur présence au Trias.- *Bull. Soc. Geol. France*, 7, 4, 530-736, 2 Abb., 1 Taf., Paris
- (1972): Recherches sur les Madréporaires du Trias. I. Famille des Stalophyllidae.- *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, (3), 97, *Sci. Terre*, 17, 211-291, 33 Abb., Paris
- (1976): Recherches sur les Madréporaires du Trias.- IV. Formes cério-méandroides et thamnastérioides du Trias des Alpes et du Taurus sudanatolien.- *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, (3), 381, *Sci. Terre*, 53, 65-196, 3 Abb., 17 Taf., Paris
- CZURDA, K. & NICKLAS, L. (1970): Zur Mikrofazies und Mikrostratigraphie des Hauptdolomites und Plattenkalk-Niveaus der Klostertaler Alpen und des Rhätikons (Nördliche Kalkalpen, Vorarlberg).- *Festb. Geol. Inst. 300-Jahr-Feier Univ. Innsbruck*, 165-253, 23 Abb., 13 Taf., 5 Tab., Innsbruck
- DARWIN, CH. (1876): Über den Bau und die Verbreitung der Corallen-Riffe.- Stuttgart (Schweizerbart)
- DRAGASTAN, O. (1970): New Species of Dasycladaceae (Calcareous Algae) in the Lower Cretaceous of the Eastern Carpathians (Romania).- *Rev. Paleobot. Palynol.*, 10, 117-129, Amsterdam
- (1975): Upper Jurassic and Lower Cretaceous Microfacies from the Bicaz Valley Basin (East Carpathians).- *Mem. Inst. Geol. Geophys.*, 21, 87 S., 103 Taf., 2 Tab., Bucarest
- DUFAURE, PH. (1958): Contributions à l'Etude Stratigraphique et Micropaléontologique du Jurassique et du Néocène de l'Aquitaine à la Provence.- *Rev. Micropaléont.*, 1, 2, 87-115, Paris
- DUNHAM, R.J. (1962): Classification of Carbonate Rocks According to Depositional Texture.- *Mem. Amer. Ass. Petrol. Geol.*, 1, 108-121, 7 Taf., 1 Tab., Tulsa
- EMBRY, A.F. & KLOVAN, E. (1972): Absolute water depth limits of Late Devonian Paleocological Zones.- *Geol. Rundschau*, 61, 2, 672-686, 10 Abb., Stuttgart
- ELLIOTT, G.F. (1956): Further records of fossil calcareous algae from the Middle East.- *Micropaleont.*, 2, 4,

- 327-334, 2 Taf., New York
- ELLIOTT, G.F. (1963): Problematical microfossils from the cretaceous and paleocene of the Middle East.- *Paleont.* 6, 2, 293-300, Taf.46-47, London
- (1964): Zonotrichites (calcareous algae) from the Arabian Triassic.- *Eclog.Geol.Helv.*, 56, 179-181, 2 Taf., Basel
- (1975): Transported Algae as Indicators of different Marine Habitats in the English Middle Jurassic.- *Paleont.* 18, 2, 351-366, Taf.48-50, London
- FABRICIUS, F. (1962): Faziesentwicklung an der Trias/Jura-Wende in den mittleren Nördlichen Kalkalpen.- *Z.dt.geol. Ges.*, 113, (1961), 311-319, 3 Abb., Hannover
- (1966): Beckensedimentation und Riffbildung an der Wende Trias/Jura in den Bayerisch-Tiroler Kalkalpen.- *Int.Sed.Petrogr.Ser.*, 9, 143 S., 24 Abb., 27 Taf., 7 Tab., Leiden (Brill)
- (1974): Die stratigraphische Stellung der Rät-Fazies.- *Schriften Erdwiss.Komm. Öster.Akad.Wiss.*, 2, 87-9 Wien
- FABRICIUS, F., FRIEDRICHSEN, H. & JACOBSHAGEN, V. (1970): Paläotemperaturen und Paläoklima im Obertrias und Lias der Alpen.- *Geol.Rundschau*, 59, 805-826, 5 Abb., 1 Tab., Stuttgart
- FISCHER, A.G. (1962): Fossilien aus Riffkomplexen der alpinen Trias: Cheilosporites WÄHNER, eine Foraminifere?- *Paläont.Z.*, 36, 1/2, 118-124, Taf.13-14, Stuttgart
- (1964): The Lofer cyclothems of the Alpine Triassic.- *Kansas Geol.Surv.Bull.*, 169, 107-149, 38 Abb., Lawrence
- FLÜGEL, E. (1960): Untersuchungen im obertriadischen Riff des Gosaukammes (Dachsteingebiet, Oberösterreich). II Untersuchungen über die Fauna und Flora des Dachsteinriffkalkes der Donnerkogel-Gruppe.- *Verh.Geol.Rundschau*, 1960, 241-252, Wien
- (1964): Mikroproblematika aus rhätischen Riffkalken der Nordalpen.- *Paläont.Z.*, 38, 1/2, 74-87, 1 Abb., Taf. 8-9, 1 Tab., Stuttgart
- (1972): Mikroproblematika in Dünnschliffen von Trias-Kalken.- *Mitt.Ges.Geol.Bergbaustud.*, 21, 957-988, 5 Taf. 2 Tab., Innsbruck
- (1975a): Kalkalgen aus Riffkomplexen der alpin-mediterranen Obertrias.- *Verh.Geol.Rundschau*, 1974, 297-346 4 Taf., Wien
- (1975b): Fossile Hydrozoen - Kenntnisstand und Probleme.- *Paläont.Z.*, 49, 4, 396-406, 13 Abb., 3 Tab., Stuttgart
- (1977): Verkalkungsmusterporostromater Algen aus dem Malm der südlichen Frankenalb.- *Geol.Bl.NO-Bayern*, 27 3/4, 131-140, 11 Abb., Erlangen
- (1978): Mikrofazielle Untersuchungsmethoden von Kalken.- 454 S., 68 Abb., 33 Taf., 57 Tab., Berlin-Heidelberg-New York (Springer-Verlag)
- FLÜGEL, E. & FLÜGEL-KAHLER, E. (1963): Mikrofazielle und geochemische Gliederung eines obertriadischen Rifffes der nördlichen Kalkalpen (Sauwand bei Gußwerk, Steiermark, Österreich).- *Mitt.Mus.Geol.Paläont.Bergbau, Joanneu* 24, (1962) 129 S., 11 Abb., 10 Taf., 19 Tab., Graz
- FLÜGEL, E. & HÖTZL, H. (1976): Paläökologische und statistische Untersuchungen in mitteldevonischen Schelf-Kalken (Schwelmer Kalk, Givet, Rheinisches Schiefergebirge).- *Bayer.Akad.Wiss.math.-natuw.Kl.Abh.*, N.F. 156, 1-70, 29 Abb., München
- FLÜGEL, E. & SY, E. (1959): Die Hydrozoen der Trias.- *N.Jb.Geol.Paläont.Abh.*, 109, 1, 1-108, 3 Taf., 2 Tab., Stuttgart
- FOLK, R.L. (1962): Spectral Subdivision of Limestone Types.- *Mem.Amer.Ass.Petrol.Geol.*, 1, 62-84, 7 Abb., 1 Taf. 2 Tab., Tulsa
- FRECH, F. (1890): Die Korallen der Trias. Die Korallen der juvavischen Triasprovinz.- *Paläontographica*, 37, 1-11 Taf.1-21, Stuttgart
- GARRET, P., SMITH, D.L., WILSON, A.O. & Patriquin, D. (1971): Physiography, ecology and sediments of two Bermuda patch reefs.- *Journ.Geol.*, 79, 647-668, 21 Abb., 3 Tab., Chicago
- GOREAU, T.F. (1959): The Ecology of Jamaican Coral Reefs. I. Species Composition and Zonation.- *Ecology*, 40, 67-9 21 Abb., 4 Tab., Brooklyn, N.Y.
- REINER, G.O.G. (1969): Recent benthonic foraminifera: environmental factors controlling their distribution.- *Nature*, 223, No. 5202, 168-170, London
- (1970): Distribution of major benthonic foraminiferal groups on the Gulf of Mexico continental shelf.-

- Micropal., 16, 1, 83-101, 15 Abb., 1 Tab., New York
- GWINNER, M.P. (1971): Geologie der Alpen.- 447 S., 394 Abb., Stuttgart (Schweizerbart)
- HARTMANN, W.D. & GOREAU, T.F. (1970): Jamaican coralline sponges, their morphology, ecology and fossile relatives. Symp.zool.Soc., 25, 205-243, London
- HECKEL, P.H. (1974): Carbonate buildups in the geologic record: a review.- Soc.Econ.Paleont.Min.Spec.Publ., 18, 90-154, 9 Abb., Tulsa
- HOHENEGGER, J. & LOBITZER, H. (1971): Die Foraminiferen-Verteilung in einem obertriadischen Karbonatplattform-Becken-Komplex der östlichen Nördlichen Kalkalpen.- Verh.Geol.Bundesanstalt, 1971, 3, 458-485, 4 Abb., 3 Taf., Wien
- HOHENEGGER, J. & PILLER, W. (1975a): Wandstrukturen und Großgliederung der Foraminiferen.- Sitzungsber.Öster. Akad.Wiss., math.-naturw.Kl., Abt.I, 184, 1/5, 67-96, 6 Abb., 11 Taf., Wien
- (1975b): Ökologische und systematische Stellung der Foraminiferen im gebankten Dachsteinkalk (Obertrias) des Nördlichen Toten Gebirges (Oberösterreich).- Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 18, 241-276, 5 Abb., 8 Taf., Amsterdam
- (1977): Die Stellung der Involutinidae BÜTSCHLI und Spirillinidae REUSS im System der Foraminiferen.- N.Jb.Geol.Paläont.Mh., 1977, 7, 407-418, 1 Abb., Stuttgart
- HUDSON, J.D. & JENKINS, H.C. (1969): Conglomerates in the Adnet Limestones of Adnet (Austria) and the origin of the "Scheck".- N.Jb.Geol.Paläont.Mh., 1969, 552-558, 2 Abb., Stuttgart
- JOHNSON, H.M. (1966): Silurian Girvanella from the Welch Borderland.- Paleont., 9, 1, 48-63, Taf.6-12. London
- JOHNSON, H.W. (1961): Limestone Building Algae and Algal Limestones.- Publ. Colorado School of Mines, 297 S., 139 Taf., Golden
- (1969): A Review of the Lower Cretaceous Algae.- Prof.Contrib.Colorado School Mines, 6, 110 S., 68 Taf., Golden
- JOHNSON, J.H. & KONISHI, K. (1960): An interesting late Cretaceous alga from Guatemala.- J.Paleont., 34, 6, 1099-1105, Taf. 134, Tulsa
- JURGAN, H. (1969): Sedimentologie des Lias der Berchtesgadener Kalkalpen.- Geol.Rundschau, 58, 464-501, 15 Abb., Stuttgart
- KIESLINGER, A. (1964): Die nutzbaren Gesteine Salzburgs.- 436 S., 127 Abb., 2 Beilg., Salzburg-Stuttgart (Bergland-Buch)
- KOZUR, K. (1972): Vorläufige Mitteilungen zur Parallelisierung der germanischen Trias sowie einige Bemerkungen zur Stufen- und Unterstufengliederung der Trias.- Mitt.Ges.Geol.Bergbaustud., 21, 361-412, 1 Tab., Innsbruck
- KRAUSS, O. & OTT, E. (1968): Eine ladinische Riff-Fauna im Dobratsch-Gipfelkalk (Kärnten, Österreich) und Bemerkungen zum Faziesvergleich von Nordalpen und Drauzug.- Mitt.Bayer.Staatssammlg.Paläont.hist.Geol., 8, 263-290, 3 Abb., Taf.17-20, München
- KREBS, W. (1971): Devonian Reef Limestones in the Eastern Rheinisch Schiefergebirge.- In: MÜLLER, G. (Ed.): Sedimentology of parts of Central Europe, Guidebook. VIII. Int.Sediment.Congr. 1971, Heidelberg, 47-81, 32 Abb., Frankfurt/M. (Kramer)
- KRYSTYN, L. (1974): Probleme der biostratigraphischen Gliederung der Alpin-Mediterranen Obertrias.- Schriftenr. Erdwiss.Komm.Öster.Akad.Wiss., 2, 137-144, 1 Abb., 1 Tab., Wien
- KÜHN, O. (1942): Zur Kenntnis des Rhät in Vorarlberg.- Mitt.alpenländ.geol.Ver.Wien, 33, 111-157, 6 Abb., 2 Taf., Wien
- LAUBENFELS, M.W.de (1957): Marine Sponges. Annotated Bibliography.- Mem.Geol.Soc.Amer., 67, 1, 1083-1086, New York
- LECOMPTE, M. (1970): Die Riffe im Devon der Ardennen und ihre Bildungsbedingungen.- Geologica et Paleontologica, 4, 25-71, 20 Abb., 4 Taf., 3 Tab., Marburg/Lahn
- LOBITZER, H. (1974): Fazielle Untersuchungen an norischen Karbonatplattform-Beckengesteinen (Dachsteinkalk-Aflenzler Kalk im südöstlichen Hochschwabgebiet, Nördliche Kalkalpen, Steiermark).- Mitt.Geol.Ges.Wien, 60/67 (1973/1974), 75-92, 1 Abb., 4 Taf., Wien
- LOEBLICH, A. & TAPPAN, H. (1964): Protista 2, 1/2, Treatise on Invertebrate Paleontology, Part C, C1-C900, 653 Abb., Lawrence
- LOMBARD, A. (1937): Microfossiles d'attribution incertaine de Jurassique supérieur alpin.- Eclogae geol.Helvet., 30, 2, 320-331, 1 Abb., Taf.19-20, Basel
- LOWENSTAM, H.A. (1950): Niagaran Reefs of the Great Lakes Area.- J.Geol., 58, 4, 430-487, 11 Abb., Chicago

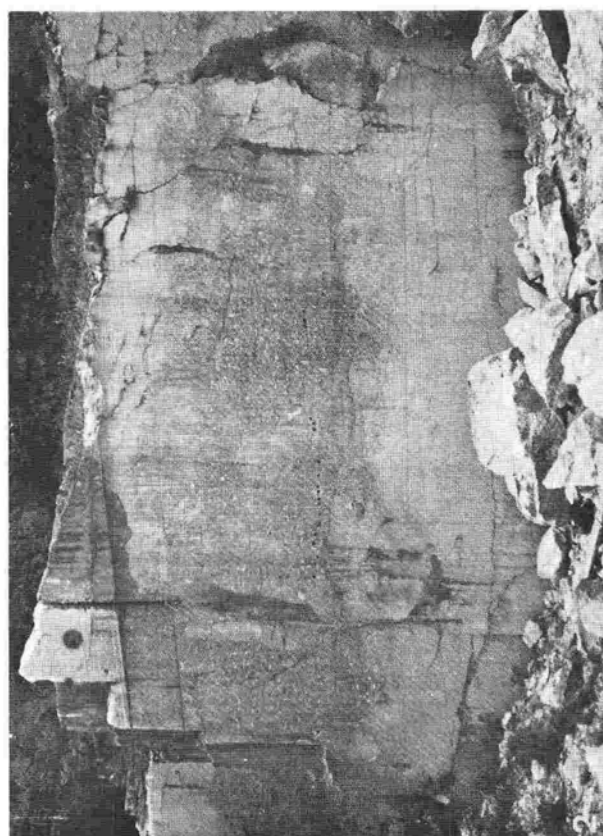
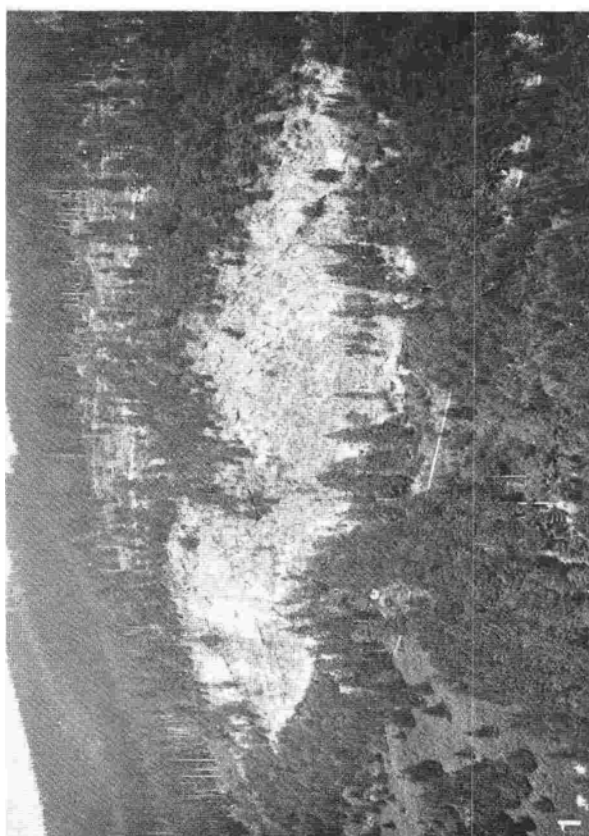
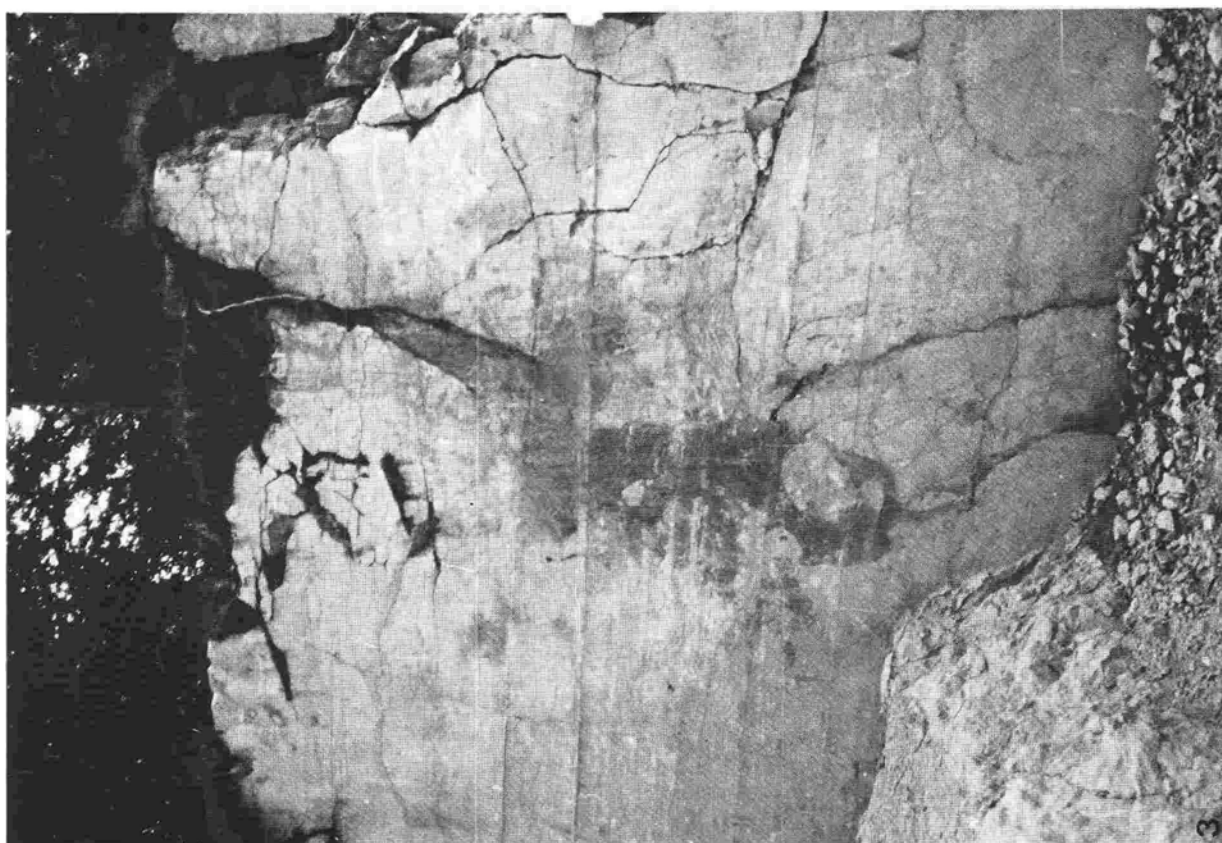
- MASLOV, V.P. et al. (1963): Vodorosli.- In: ORLOV, Y.A. (Ed.): Osnovy Paleontologii.- Akad. Nauk, SSR, Min. Geol., 19-312, 22 Taf., Moskau
- MERGNER, H. (1971): Structure, Ecology and Zonation of Red Sea Reefs (in Comparison with South Indian and Jamaican Reefs).- Symp. Zool. Soc. London, 28, 141-161, 8 Abb., London
- MERGNER, H. & SCHEER, G. (1973): The physiographic zonation and ecological conditions of some south Indian and Ceylon Coral Reefs.- Proc. Second. Internat. Coral Reef Symposium Australia, 3-30, 12 Abb., Brisbane
- MERGNER, H. & SCHUMANCHER, H. (1974): Morphologie, Ökologie und Zonierung von Korallenriffen bei Alpha (Golf von Agaba, Rotes Meer).- Helgoländer wiss. Meeresunters., 26, 238-258, 13 Abb., 20 Tab.,
- MOSTLER, H. (1972a): Die stratigraphische Bedeutung von Crinoiden-Echiniden- und Ophiuren-Skelettelementen in triassischen Karbonatgesteinen.- Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud., 21, 711-728, 3 Abb., 3 Taf., Innsbruck
- (1972b) Holothuriensklerite der alpinen Trias und ihre stratigraphische Bedeutung.- Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud., 21, 729-744, 6 Abb., Innsbruck
- (1972c): Neue Holothurien-Sklerite aus der Trias der Nördlichen Kalkalpen.- Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, 2, 7, 1-32, 2 Taf., Innsbruck
- MÜLLER-JUNGBLUTH, W.-U. (1970): Sedimentologische Untersuchungen des Hauptdolomits der östlichen Lechtaler Alpen Tirol.- Festbd. Geol. Inst. 300-Jahr-Feier Univ. Innsbruck, 255-308, Abb. 26-31, Taf. 1-8, Innsbruck
- MURRAY, J.W. (1973): Distribution and Ecology of Living Benthic Foraminiferids.- 274 S., 103 Abb., New York (Crane, Russak)
- NELSON, H.F., BROWN, Ch.W.M., & BRINEMAN, J.H. (1962): Skeletal Limestone Classification.- Mem. Amer. Ass. Petrol. Geol. 1, 224-252, 4 Abb., 1 Taf., Tulsa
- NEWELL, N.D., PURDY, E.G. & IMBRIE, J. (1960): Bahamian oolitic sand.- J. Geol., 68, 5, 481-497, 3 Abb., 4 Taf., Chicago
- OHLEN, H.R. (1959): The Steinplatte Reef Complex of the Alpine Triassic (Rhaetian) of Austria.- Unveröff. Diss. Univ. Princeton, 123 S., 40 Taf., 20 Tab., Princeton
- OSBURN, R.C. (1957): Marine Bryozoa.- Mem. Geol. Soc. Amer., 67, 1, 1109-1112, New York
- OTT, E. (1967): Segmentierte Kalkschwämme (Sphinctozoen) aus der alpinen Mitteltrias und ihre Bedeutung als Riffbildner im Wettersteinkalk.- Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl. Abh., N.F. 131, 96 S., 9 Abb., 10 Taf., 5 Tab., München
- (1967b): Die Beziehungen zwischen Colospongia LAUBE, Takreamina FONTAINE, Girtycoelia KING und Dictyococelia n.g. (segmentierte Kalkschwämme).- N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 1967, 44-58, 3 Abb., Stuttgart
- PANTIC, S. (1971): Baccanella floriformis n. gen., n. sp. from the Middle Triassic of the Dinarids.- Bull. Sci., A, 16 9/10, 269-270, 1 Abb., Beograd
- PIA, J. (1927): Thallophyta.- In: HIRMER, M. (Ed.): Handbuch der Palaeobotanik, 1, 31-136, München (Oldenbourg)
- PILLER, W. (1976): Fazies und Lithostratigraphie des gebankten Dachsteinkalkes (Obertrias) am Nordrand des Toter Gebirges (S Grünau/Almtal, Oberösterreich).- Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud., 23, 113-152, 15 Abb., Taf. 4, Wien
- RADOICCI, R. (1959): O malo poznatoj vrsti Thaumapoporella parvovesiculifera (Rain).- Zavod geol. geofiz. istraz., Vesnik, A, 18, 133-140, 2 Taf., Beograd
- REMANE, A., STORCH, V. & WELSCH, U. (1972): Kurzes Lehrbuch der Zoologie.- 459 S., 280 Abb., Stuttgart (Fischer)
- REUSS, A.E. (1864/65): Über einige Anthozoen der Kössener Schichten und der alpinen Trias.- Sitzungsber. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., 61, 1-16, 4 Taf., Wien
- RIDING, R. (1975): Girvanella and other algae as depth indicators.- Lethaia, 8, 173-179, Oslo
- (1977): Reef Concepts.- Proc. Third Internat. Coral Reef Symp. Miami, 2, 209-213, Miami
- RIEDL, R. (1966): Biologie der Meereshöhlen. Topographie, Faunistik und Ökologie eines unterseeischen Meeresraumes.- 636 S., 16 Taf., 328 Abb., Hamburg-Berlin (Parey)
- RÜTZLER, K. (1965): Systematik und Ökologie der Porifera aus Litoral-Schattengebieten der Adria.- Z. Morph. Oek. Tiere, 55, 41 Abb., Berlin-Göttingen-Heidelberg
- (1972): Principles of sponge distribution in Indo-Pacific Coral-Reefs: Results of the Austrian Indo-Westpac Expedition 1959/60.- Proc. First Internat. Coral Reef Symposium, India, 315-332, 6 Abb., 5 Tab., Madras
- SCHÄFER, P. & SENOWBARI-DARYAN, B. (1978a): Neue Korallen (Scleractinia) aus Oberrhät-Riffkalken südlich von Salzburg (Nördliche Kalkalpen, Österreich).- Senck. leth., 59, 1/3, 117-135, 5 Abb., 3 Taf., Frankfurt/M.
- (1978b): Die Häufigkeitsverteilung der Foraminiferen in drei oberrhätischen Riff-Komplexen der Nördlichen Kalkalpen (Salzburg, Österreich).- Verh. Geol. Bundesanstalt, 1978/2, 73-96, 2 Abb., 4 Taf., Wien

- SCHÄFER, W. (1965): Aktuopaläontologische Beobachtungen, 5. Anreicherungen von Mollusken-Gehäusen im Korallenriff von Sarso (Rotes Meer).- Natur u. Museum, 95, 9, 375-382, 7 Abb., Frankfurt/M.
- SCHLAGER, M. (1965): Bericht über geologische Aufnahmen auf den Blättern Hallein (94) und Salzburg (63).- Verh. Geol. Bundesanstalt, 1965, 3, A70-A80, Wien
- SCRUTTON, C.T. (1964): Periodicity in Devonian Coral Growth.- Paleont., 7, 4, 552-558, Taf. 86-87, London
- SCHUMACHER, H. (1976): Korallenriffe. Ihre Verbreitung, Tierwelt und Ökologie.- 275 S., 107 Abb., München-Bern-Wien (BLV-Verlagsgesellschaft)
- SCHWERTFEGGER, F. (1963): Autökologie.- 461 S., Hamburg-Berlin (Parey)
- SEILACHER, A. (1961): Die Sphinctozoa, eine Gruppe fossiler Kalkschwämme.- Abh. math.-naturwiss. Kl., Akad. Wiss. Lit. Mainz, 1961, 10, 1-70, 8 Abb., 9 Taf., Mainz
- SENOWBARI-DARYAN, B. & SCHÄFER, P. (1978): *Follicatena irregularis* n.sp., ein segmentierter Kalkschwamm aus den "Oberrhät"-Riffkalcken der alpinen Trias.- N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 1978, 5, 314-320, 10 Abb., Stuttgart
- (1979): Weitere kalkschwämme (Sphinctozoen) aus den "Oberrhät"-Riffen bei Salzburg (Nördliche Kalkalpen, Österreich). - Mitt. Österr. geol. Ges. Wien (im Druck).
- SICKENBERG, O. (1932a): Ein rhätisches Korallenriff aus der Osterhorngruppe.- Verh. Zool. Botan. Ges. Wien, 82, 50-60, Wien
- SIEBER, R. (1937): Neue Untersuchungen über die Stratigraphie und Ökologie der alpinen Triasfaunen. I. Die Fauna der nordalpinen Rhättriffkalke.- N. Jb. Min. Geol. Paläont., B, 78, Stuttgart
- STEARNS, C.W. (1972): The relationship of the stromatoporoids to the sclerosponges.- *Lethaia*, 5, 369-388, 9 Abb., Oslo
- STEARNS, C.W. & RIDING, R. (1973): Form of the hydrozoan *Millepora* on a recent coral reef.- *Lethaia*, 6, 187-199, 9 Abb., Oslo
- SQUIRES, D.F. (1964): Fossil coral thickets in Wairarapa, New Zealand.- *J. Paleont.*, 38, 5, 904-915, 3 Abb., 2 Taf., 3 Tab., Tulsa
- TASCH, P. (1973): Paleobiology of the Invertebrates. Data Retrieval from the Fossil Record.- 946 S., New York-London-Sydney-Toronto (Wiley)
- TERMIER, H. & TERMIER, G. (1973): Stromatopores, Sclérosponges et Pharétrones: les *Ischyrospongia*.- *Ann. Mines Geol.*, 26, 285-297, 1 Abb., 3 Taf., Tunis
- TOLLMANN, A. (1972): Die Neuergebnisse über die Trias-Stratigraphie der Ostalpen.- *Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud.*, 21, 65-113, Innsbruck
- (1976): Analyse des klassischen nordalpinen Mesozoikums. Stratigraphie, Fauna und Fazies der Nördlichen Kalkalpen.- 580 S., 256 Abb., 3 Taf., Wien (Deuticke)
- TSIEN, H.H. & DRICOT, E. (1977): Devonian Calcareous Algae from the Dinant and Namur Basis, Belgium.- In: FLÜGEL, E. (Ed.): *Calcareous Algae*, 344-350, 2 Abb., 1 Taf., Berlin-Heidelberg-New York (Springer)
- TURNSEK, D. & MASSE, J.P. (1973): The lower Cretaceous Corals, Hydrozoans and Chaetetidae from Provence (South-Eastern France).- *Slovenska Akad. Znanosti Umetnosti, Cl. IV, Razprave*, 16, 6, 217-244, 4 Abb., Taf. 1-27, 1 Tab., Ljubljana
- ULRICH, M. (1972): Ostracoden aus den Kössener Schichten und ihre Abhängigkeit von der Ökologie.- *Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud.*, 21, 661-710, 8 Abb., Taf. 1-4, Innsbruck
- VAUGHAN, T.W. & WELLS, J.H. (1943): Revision of the Suborders, Families and Genera of the Scleractinia.- *Spec. Papers, Geol. Soc. Amer.*, 44, 363 S., 51 Taf., Baltimore
- VOGEL, K. (1963): Riff, Bioherm, Biostrom - Versuch einer Begriffserklärung.- *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 1963, 680-688, Stuttgart
- WALTHER, J. (1888): Die Korallenriffe der Sinaihalbinsel.- *Abh. kgl. sächs. Ges., math.-phys. Kl.* 14, 439-506, Abb. 1-34, Taf. 1-8, 1 Geol. Karte, Leipzig
- WELLS, J.W. (1956): Scleractinia.- In: MOORE, R.C. (Ed.)/ *Treatise on Invertebrate Paleontology, F. Coelenterata*, 328-444, Kansas Press, Lawrence
- WELLS, J.W. (1957): Corals.- *Mem. Geol. Soc. Amer.*, 67, 1, 1087-1104, 1 Abb., New York
- WENDT, J. (1971): Die Typlokalität der Adneter Schichten (Lias, Österreich).- *Ann. Inst. Geol. Publ. Hungarici*, 54, 2, 105-116, 4 Abb., Budapest
- WENDT, J. (1975): Aragonitische Stromatoporen der alpinen Obertrias.- *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 150, 1, 111-125, 9 Abb., Stuttgart

- WIEDMANN, J. (1972): Ammoniten-Nuclei aus Schlammproben der nordalpinen Obertrias - ihre stammesgeschichtliche und stratigraphische Bedeutung.- Mitt.Ges.Geol.Bergbaustud., 21, 561-622, 21 Abb., 6 Taf., 1 Tab., Innsbruck
- (1974): Zum Problem der Definition und Abgrenzung von Oberrhin (Secat) und Rhät.- Schriftenr.Erdwiss.Komm. Österr.Akad.Wiss., 2, 229-235, 1 Abb., 1 Taf., Wien
- WILCKENS, O. (1937): Korallen und Kalkschwämme aus dem obertriadischen Pharetronenkalk von Seran (Molukken).- N. Jb. Geol.Paläont.Abh., 77, 2, 171-211, Taf. 6-13, Stuttgart
- WILSON, J.L. (1975): Carbonate Facies in Geologic History.- 410 S., 183 Abb., 30 Taf., Berlin-Heidelberg-New York (Springer)
- WINKLER, G.G. (1861): Der Oberkeuper nach Studien in den bayerischen Alpen.- Z.dt.geol.Ges., 13, 458-521, Taf.5-9, Berlin
- WRAY, J.L. (1972): Environmental distribution of calcareous algae in Upper Devonian reef complexes.- Geol.Rundschau, 61, 578-584, 2 Abb., 1 Taf., Stuttgart
- (1977): Calcareous Algae.- 185 S., 170 Abb., 8 Taf., Amsterdam (Elsevier)
- ZANINETTI, L. (1976): Les Foraminifères du Trias.- Riv.Ital.Paleont.Strat., 82, 1, 1-758, Taf.1-24, Mailand
- ZANKL, H. (1966): Holothurien-Sklerite aus dem Dachsteinkalk (Obertrias) der nördlichen Kalkalpen.- Paläont.Z., 40, 1/2, 70-88, 3 Abb., Taf.5-7, Stuttgart
- (1969): Der Hohe Göll, Aufbau und Lebensbild eines Dachsteinkalk-Riffes in der Obertrias der nördlichen Kalkalpen.- Abh. senckenberg.naturf.Ges., 519, 1-123, 74 Abb., 15 Taf., Frankfurt/M. (Kramer)
- (1971): Upper Triassic Carbonate Facies in the Northern Limestone Alps.- In: MÜLLER, G. (Ed.): Sedimentology of Parts of Central Europe, Guidebook. VIII Intern.Sedimentol.Congr.Heidelberg, 147-185, 20 Abb., Frankfurt/M. (Kramer)
- ZAPFE, H. (1962): Untersuchungen im obertriadischen Riff des Gosaukamms (Dachsteingebiet, Oberösterreich).IV. Bisher im Riffkalk des Gosaukamms aufgesammelte Makrofossilien (excl. Riffbildner) und deren stratigraphische Auswertung.- Verh.Geol.Rundschau, 1962, 2, 346-352, Wien
- (1963): Beiträge zur Paläontologie der nordalpinen Riffe. Zur Kenntnis der Fauna des oberrhätischen Riffkalkes von Adnet, Salzburg (excl. Riffbildner).- Ann.Naturhist.Mus.Wien, 66, 207-259, Wien
- (1974): Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias.- Schriftenr.Erdwiss.Komm.Österr.Akad.Wiss., 2, 245-251, 1 Tab., Wien
- ZIEGLER, B. (1964): Bewuchs auf Spongien.- Paläont.Z., 38, 1/2, 88-97, 5 Abb., Taf.10, Stuttgart

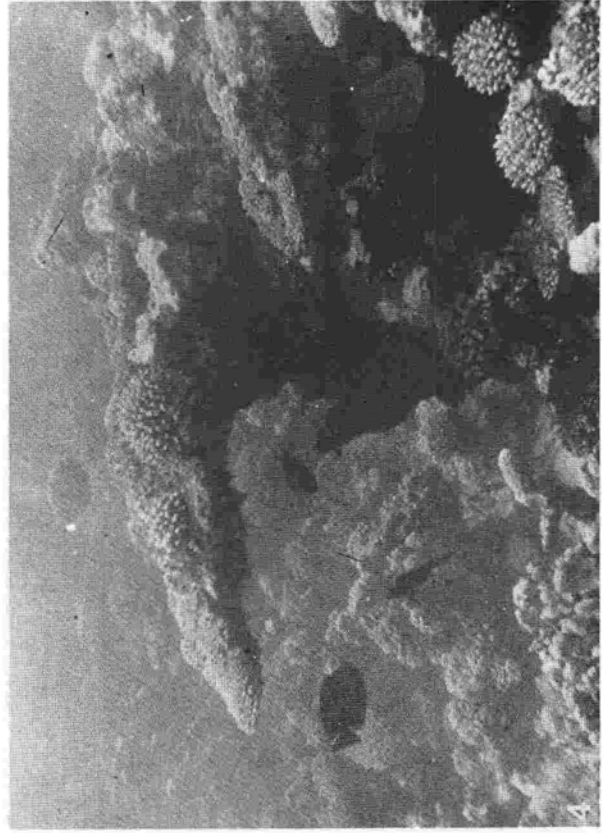
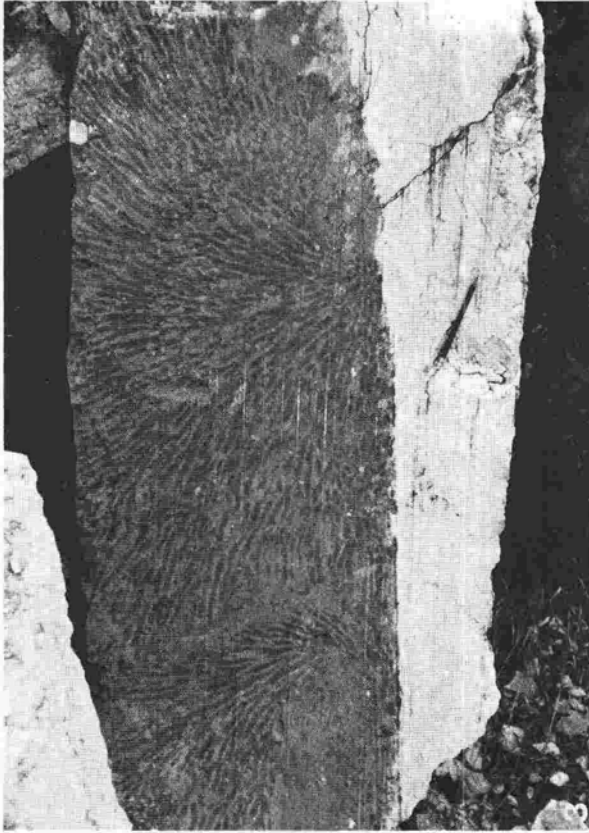
## T a f e l 1

- Fig. 1. Übersichtsaufnahme vom Gebiet der Rötelswand im Talschluß des Mörtelbachtals bei Gaissau (Hallein). Höhe der Steilwand etwa 80 m. Blick in Richtung ENE.
- Fig. 2. Geländeansicht vom Tropfbruch bei Adnet. Randlich gelegene Riffknospe (Tropfwand) mit transgressiver Verzahnung mit Riffschuttkalken. Höhe der Wand 4 bis 5 m.
- Fig. 4. Geländeansicht vom Tropfbruch bei Adnet. Zentral gelegene Riffknospe (Spaltenwand), durchsetzt von einer mit jurassischen Sedimenten gefüllten Spalte. Höhe der Wand 7 bis 8 m.
- Fig. 1. Outline view of the area of the Rötelswand in the background of the Mörtelbach valley near Gaissau (Hallein). Steep wall about 80 m high. View in ENE direction.
- Fig. 2. Quarry "Tropfbruch" near Adnet. Marginal situated reef patch at the "Tropfwand" with transgressive interfingering with reefdetrital limestones. Height of the wall 4 to 5 m.
- Fig. 3. "Tropfbruch" near Adnet. Reef patch at the "Spaltenwand", situated in the center of the reef area and cut by a fissure filled with jurassic sediments. Height of the wall 7 to 8 m.

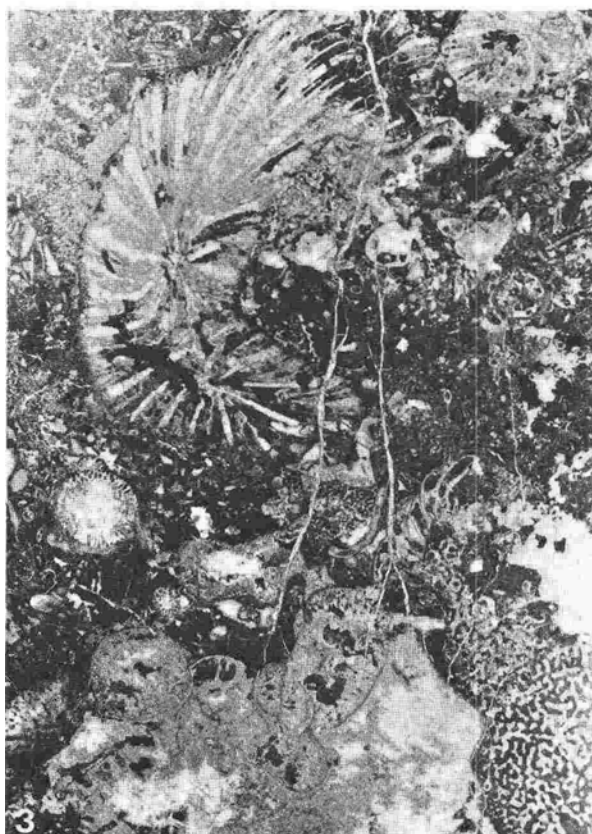
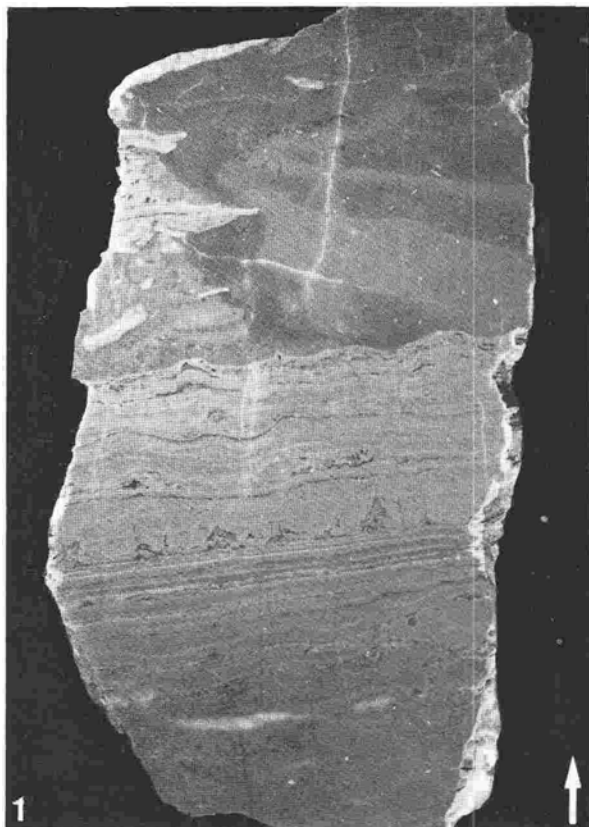




- Fig. 1. Übersichtsaufnahme von Steinbruchsohle B, Tropfbruch, Adnet. Die Pfeile zeigen die bevorzugte Wuchsrichtung der *Thecosmilia* -Kolonien an (vgl. Abb. 24). E: Zone der Einzelkorallen (*Montlivaltia norica* und *Montlivaltia cf. reussi*) und der großen Colospongien.
- Fig. 2. Steinbruchsohle B im Tropfbruch, Adnet. Ausschnitt aus dem Bereich der *Thecosmilia clathrata* Form A-Reihen. Diesen im SE vorgelagert die foliate Stockkoralle *Seriastraea multiphylla*, deren aufrecht stehenden Blätter parallel zu den *Thecosmilia*-Reihen und dem Riffknospenrand angeordnet sind. Gitterabstände des Zählnetzes 2,5 cm.
- Fig. 3. Geländeaufnahme Tropfbruch, Adnet. Locker stehende Gemeinschaften von *Thecosmilia clathrata* Form A bilden buschartige, allseitig divergierende Kolonien (rechts). Bei seitlicher Behinderung verkümmern die Stöcke und die Koralliten werden in ihrer Wuchsrichtung umgelenkt (links). Ein Ineinandergreifen verschiedener Kolonien wie bei *Thecosmilia clathrata* Form B findet nicht statt.
- Fig. 4. Tischartiges Vorwachsen einer rezenten *Acropora*-Kolonie in die Strömung. Dahab-Lighthouse, Sinai, Golf von Aqaba. Sekundärbesiedlung der bereits abgestorbenen Kolonie durch Kalkalgen und kleine Stöcke von *Stylophora pistillata*.
- Fig. 1. Outline view of quarry floor B, "Tropfbruch", Adnet. The arrows show the prevailing growth direction of the *Thecosmilia* colonies (compare fig. 24, right side). E: zone of solitary corals (*Montlivaltia norica* and *Montlivaltia cf. reussi*) and of the large *Colospongia*.
- Fig. 2. Quarry floor B, Tropfbruch Adnet. *Thecosmilia clathrata*, form A, and the foliate colony of *Seriastraea multiphylla*. The corallites of *Seriastraea* are orientated parallel to the colonies of *Thecosmilia* and to the periphery of the "Riffknospen". Side of the grit 2,5 cm.
- Fig. 3. Quarry wall, Tropfbruch Adnet. Loosely arranged associations of *Thecosmilia clathrata*, form A, form bush-like, strongly divergent colonies (at the right). Colonies which growth is stopped by a neighbouring colony, are changing the form of the corallum and the growth direction of the corallites. The colonies show no interfingering as it is seen in *Thecosmilia clathrata*, form B.
- Fig. 4. Plate-like growth of a recent colony of *Acropora*. Parts of the dead colony are overgrown by calcareous algae and by *Stylophora pistillata*.

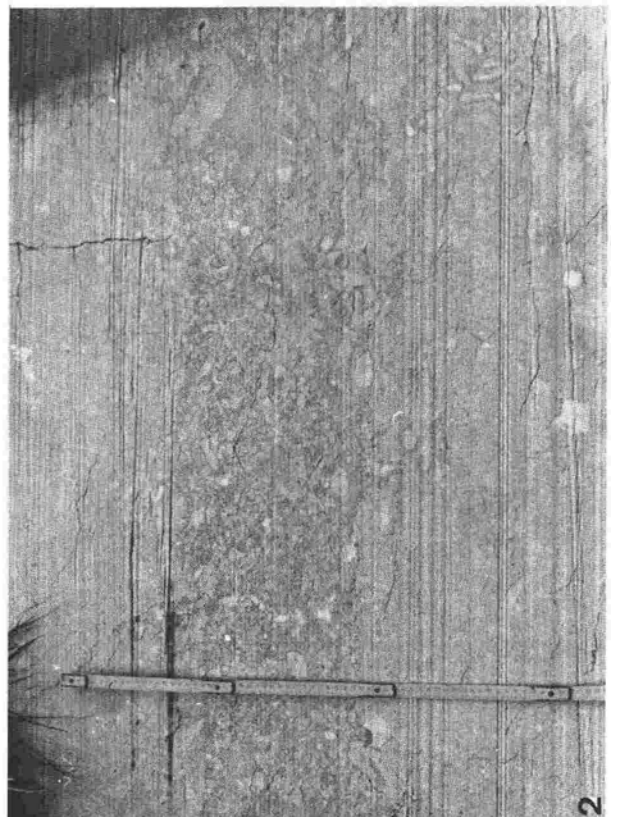
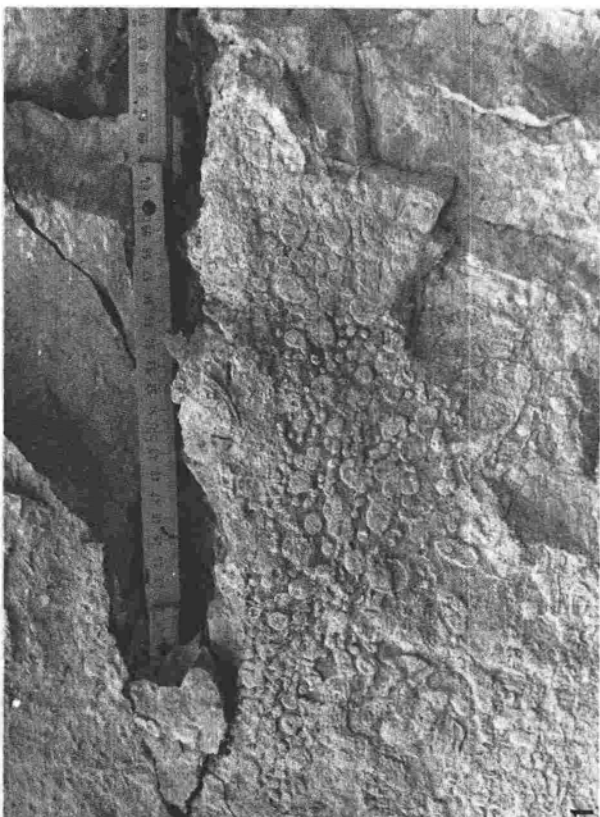


- Fig. 1. Hauptdolomit im Mörtelbachtal oberhalb der Ortschaft Gaissau zwischen Brücke 1 und 2.  
 Unterer Ausschnitt: Dolomit mit laminiertem Fenstergefüge. Stromatolithen mit PFL-, darüber auch mit LLH-C-Gefügen. "Tepee"-Strukturen und Schrumpfungsrisse im oberen Abschnitt der Laminite sprechen für den Gezeitenbereich und zeitweiliges Trockenfallen  
 Oberer Abschnitt: Im Anschluß an eine Sedimentationunterbrechung mit Verfestigung des stromatolithischen Sedimentes Transgression mit teilweiser Aufarbeitung der Laminite im Liegenden und Sedimentation von Doloaphaniten und reseedimentären Brekzien. Rötelwand; k/10; 0.65 x.
- Fig. 2. Kössener Schichten mit Lumachellen- und Ooidkalken in winkeldiskordant abgelagerten Schüttungskörpern. Rötelwand; k/29; 1,2 x.
- Fig. 3. Riff-Stadium II (mud-mound-Stadium). Riffdetrituskalke mit zahlreichen, verschiedenartigen Rifforganismen (*Montlivaltia* sp., div. Kalkschwämme, Bryozoen) und der für den zentralen Riffbereich typischen Mikrofauna und -flora.  
 Rötelwand; w/16; 2,5 x.
- Fig. 4. Riff-Stadium III. Lumachellenkalk mit vereinzeltem Schutt von Riffbildnern (hier *Thecosmilia elathrata*). Der Schliff stammt aus dem Bereich der Verzahnung von Biolithit-Fazies und Riffschutt-Sedimenten. Adnet; B/29; 1,8 x.
- Fig. 1. Hauptdolomite of the Mörtelbach valley in the east of the village Gaissau between bridge 1 and 2.  
 Lower part: dolomite with laminated birdeyes structures. Stromatolites with PFL- and LLH-C-texture. "Tepee"-structures and shrinkage in the upper part of the laminates give a hint to temporary emergence.  
 Upper part: After disconformity with lithification of the stromatolitic sediment a transgression took place, which reworked parts of the adjacent laminites. Later on fine-grained doloaphanite dolomites were formed, together with breccias.
- Fig. 2. Kössen beds showing depositional angular unconformity indicated by interbedding of pelecypodal and ooidal limestones.
- Fig. 3. Reef stage II (mud mound stage). Reefdetrital limestones with numerous, different reef organisms (*Montlivaltia* sp., div. calcisponges, bryozoans) and the typical microfauna and -flora of the central reef area.
- Fig. 4. Reef stage III (Coquina with sporadic detritus of reef builders (*Thecosmilia elathrata*). The sample belongs to the part of interfingering of the biolithite facies with reefdetrital sediments.

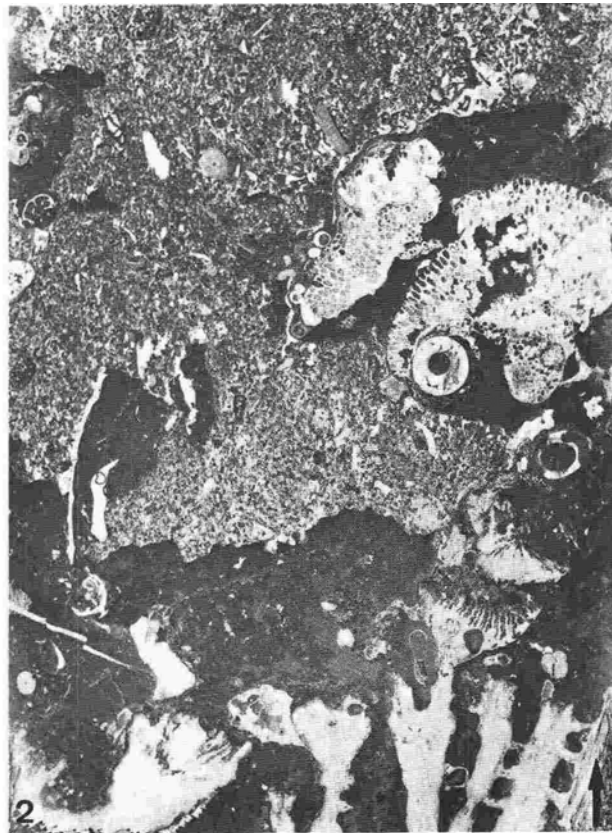
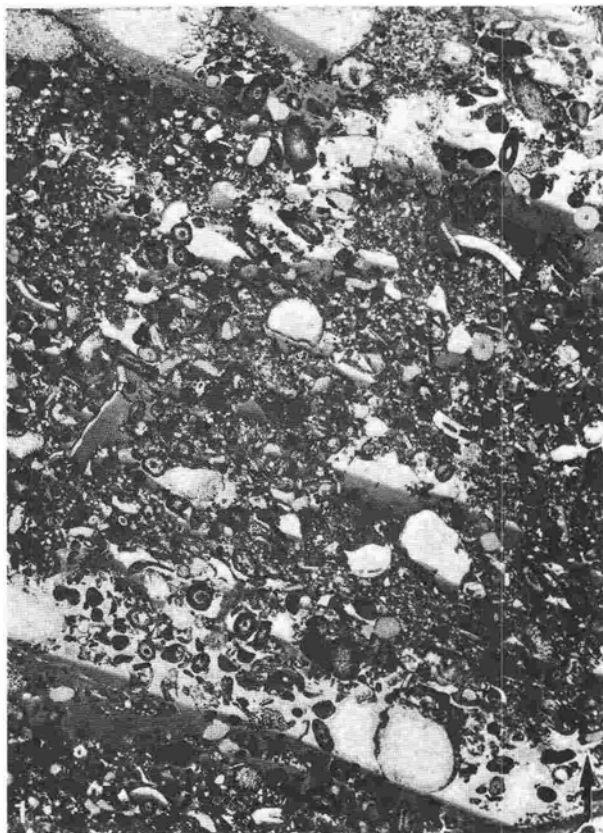


- Fig. 1. Riffschuttkalke (zusammengeschwemmte Koralliten von *Stylophyllum* und *Thecosmilia*) an der Straße oberhalb der Rötelwand (MS). Verzahnung der hochwüchsigen Korallengemeinschaften am strömungsexponierten Riffknospen-Außenrand mit der onkoidischen Riffdetritus-Fazies. Rötelwand.
- Fig. 2. Riffschuttkalke mit gradierter Schichtung in randlicher Verzahnung der Riffknospen mit den onkoidischen Riff-Detrituskalken oberhalb der Tropfwand, Adnet.
- Fig. 3. Synsedimentäre Lösungsfläche im Adneter Tropfbruch. Lösung der Korallenstöcke und Anbohrung der zementierten Koralliten durch Algen. Überlagerung durch eine dichte *Thecosmilia clathrata* Form B-Gemeinschaft. Adnet, Tropfwand.
- Fig. 4. Synsedimentäre Lösungsfläche im Adneter Tropfbruch. Zwischen den Koralliten von *Thecosmilia clathrata* Form A Biopelsparit mit Dasycladaceen-Thalli (MF-Typ I/A). Oberhalb der Lösungsfläche roter Biomikrit mit Bruch von Riffbildnern (*Thecosmilia clathrata* Form B) und häufigem Echinodermenschutt (MF-Typ I/D). Adnet, Tropfwand, Ausschnitt aus der unteren Lösungsfläche; A/1; 2,7 x.
- Fig. 1. Reefdetrital limestones (accumulation of coral fragments of *Stylophyllum* and *Thecosmilia*) at the road above the Rötelwand (MS). Interfingering of the large current-exposed coral-communities at the outer margin of the reef patches with the oncolitic reefdetrital facies.
- Fig. 2. Reefdetrital sediments with graded bedding in the marginal zones of the reef patches interfingering with oncolitic reefdetrital limestones. Top of the "Tropfwand", Adnet.
- Fig. 3. Synsedimentary solution surface on the Tropfbruch of Adnet. Subsolution of the coral colonies and algal boring of the cemented corallites. Superposition by dense communities of *Thecosmilia clathrata* form B.
- Fig. 4. Synsedimentary solution surfaces in the Tropfbruch of Adnet. Biopelsparite with dasycladacean thalli between the corallites of *Thecosmilia clathrata* form A (mf-type I/A). Above the solution carst red biomicrite with fragments of reef builders (*Thecosmilia clathrata* form B) and echinoderm fragments (mf-type I/D).



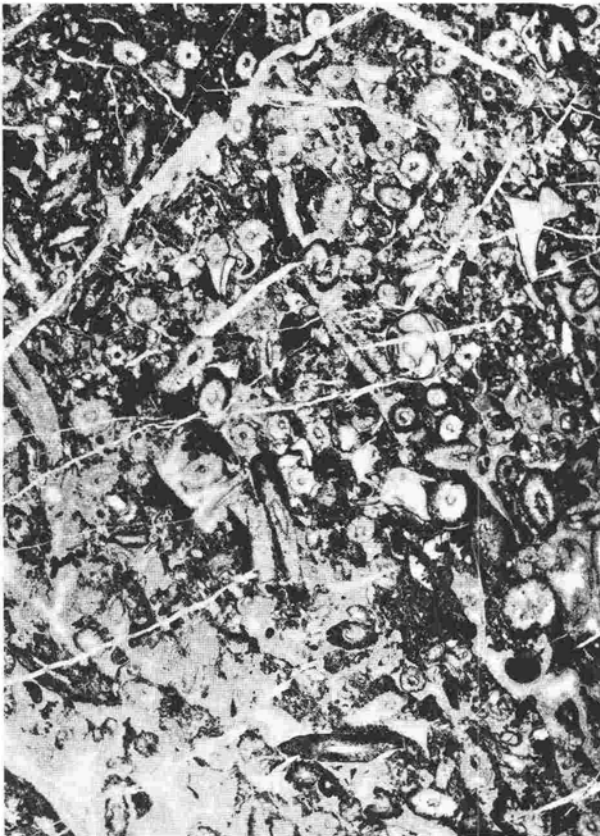


- Fig. 1. Gradiert geschichtete Schuttkalke am Außenrand des zentralen Adnet Riffgebietes. Die Masse der biogenen Komponenten setzt sich aus Dasycladaceen (*Diplopora adnetensis*), porostromaten Blaualgen, Echinodermen und Foraminiferen (Involutinen) zusammen. Umkristallisation oder starke Mikritisierung der Komponenten. Adnet; A/24; 1,8 x.
- Fig. 2. Synsedimentäre Lösungsfläche im Adnet Tropfbruch. *Thecosmilia clathrata* Form B mit Verbindung der einzelnen Koralliten durch Stolonen. Biogene Inkrustierung der Riffbildner und der Lösungsfläche. Anbohrung des Sedimentes durch Muscheln. Oberhalb der Lösungsfläche arenitischer Riffdetrituskalk. Adnet, Tropfwand, Ausschnitt aus der oberen Lösungsfläche; A/2; 1,3 x.
- Fig. 3. Oberrhät-Riffkalk mit diskontinuierlicher Überlagerung durch Eisen-Mangan-Krusten und liassische Rotsedimente. Anbohrung des liegenden Riffkalkes (Pfeile) spricht für Sedimentationsunterbrechung und Verfestigung des Riffgesteines zwischen beiden Sedimentationsphasen. Adnet; A/103/2; 4 x.
- Fig. 4. Jurassische Spaltenfüllung im Oberrhät-Riffkalk. Polymikte Breckie. Einzelne Lithoklasten bestehen aus erneut aufgearbeitetem Spaltensediment. Adnet; A/102/2; 2 x.
- Fig. 1. Graded bedding of detrital limestones at the margin of the central reef area of Adnet. Most of the skeletal grains consist of dasycladaceans (*Diplopora adnetensis*), porostromate blue-green algae, echinoderms and foraminifers (involutinids). Recrystallization or strong micritisation (micrite envelopes) of the components are evident.
- Fig. 2. Synsedimentary solution surface in the Tropfbruch of Adnet. *Thecosmilia clathrata* form B with stolonial connections between the corallites. Biogenous incrustation of the frame-builders and of the solution surface. Boring of the sediment by pelecypods. Above the solution surface arenitic reefdetrital limestones. Part of the solution surface from above.
- Fig. 3. "Oberrhät-Riffkalk" with overlaying by ferrigenous-manganese crusts and red Liassic sediments. Borings in the adjacent reef limestone (arrows) indicates disconformities of the sedimentation and the lithification of the reef limestone between both of these sedimentary phases.
- Fig. 4. Jurassic fissure filling within the "Oberrhät-Riffkalk". Polymict breccia. The distinct lithoclasts consist of reworked fissure deposits.

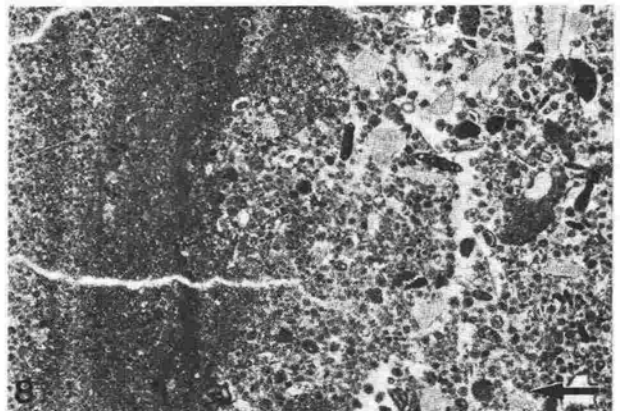
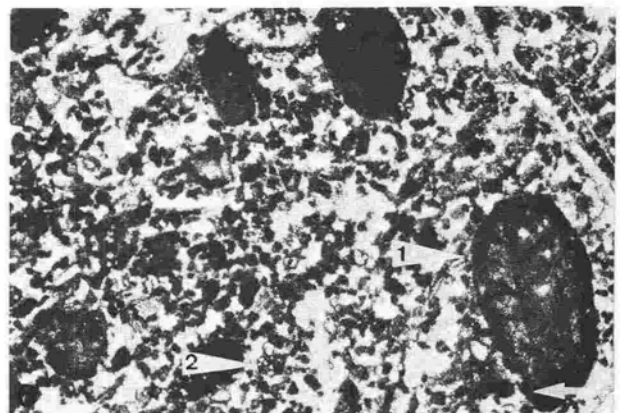
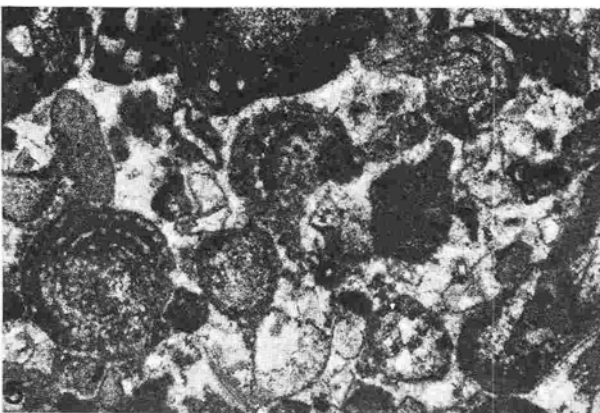
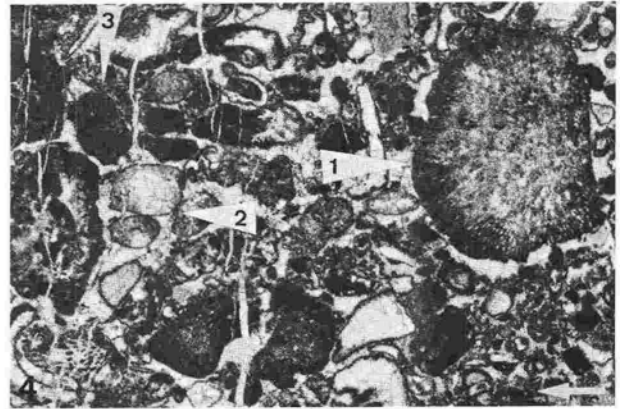
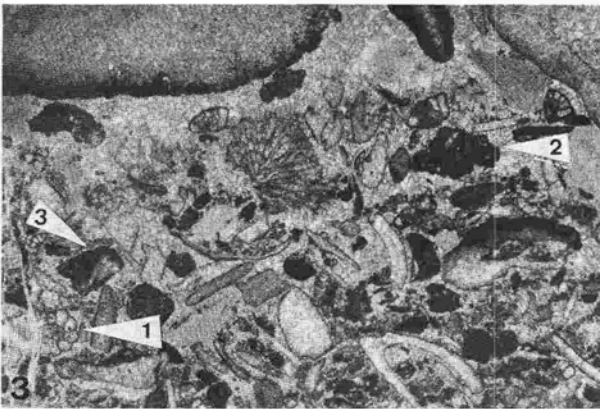
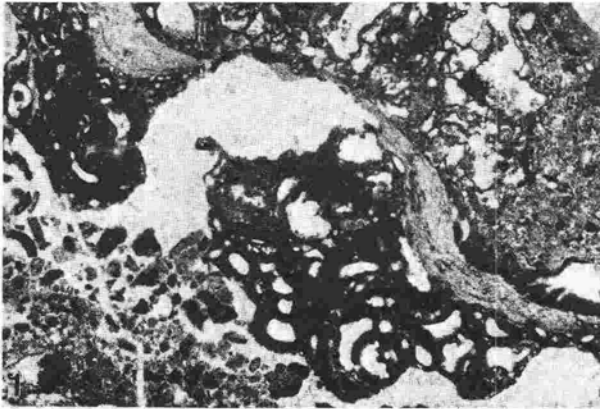




- Fig. 1. Gastropodenanhäufung zwischen Riffgerüstbildnern. Geländeaufnahme Adnet. Kleiner alter Steinbruch rund 20 m westlich des Tropfbruches. Zeichenstift = 20 cm.
- Fig. 2. Gastropoden-Anreicherung im Zentralteil der Riffknospe F (Spaltenwand, Adnet). Es können verschiedene Formen unterschieden werden. Adnet; A/99; 1,7 x.
- Fig. 3. Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies im basalen Teil der Adneter Riffstruktur. Massenauftreten von *Diplopora adnetensis* FLÜGEL, Peloiden und Aggregatkörnern. Mikritische Grundmasse. Mikrit teilweise ausgewaschen und Zementation der entstandenen Hohlräume. Starke Mikritisierung der Komponenten (alle Stadien von Rindenkörnern bis zu Bahamiten). Adnet, Kirchenbruch; B/2/; 2 x.
- Fig. 4. Onkoid-Fazies des Adneter Riffkomplexes. Umkrustung von schlecht sortierten Bioklasten (Schutt von Riffbildnern, hier *Isastraea profunda*) durch Problematikum A OHLEN und *Bacinella irregularis* (1). Zusätzlich große, konzentrisch aufgebaute Knollen von *Bacinella irregularis* mit randlich columnarer Internstruktur (2). Adnet, Weißer Bruch; B/6/1; 1 x.
- Fig. 1. Accumulation of gastropods between reef frame builders. Field photo, Adnet. Small old quarry about 20 m west of the Tropfbruch. Pencil = 20 cm.
- Fig. 2. Accumulation of gastropods within the central part of reef patch F (Spaltenwand, Adnet). Different forms can be distinguished.
- Fig. 3. Algal-foraminiferal-detritus facies of the basement of the Adnet reef structure. Occurrence of abundant *Diplopora adnetensis* FLÜGEL, peloids and grapestones. Micritic matrix. Micrite partly winnowed, cementation in the cavities. Strong micritisation of the components (all stages between coated grains and bahamites).
- Fig. 4. Oncolitic facies of the Adnet reef complex. Coating of poorly sorted bioclasts (detritus of reef builders, here *Isastraea profunda* by Problematicum A OHLEN and *Bacinella irregularis* (1). Additionally large, concentrical nodules of *Bacinella irregularis* with marginal columnar internal structures (2).



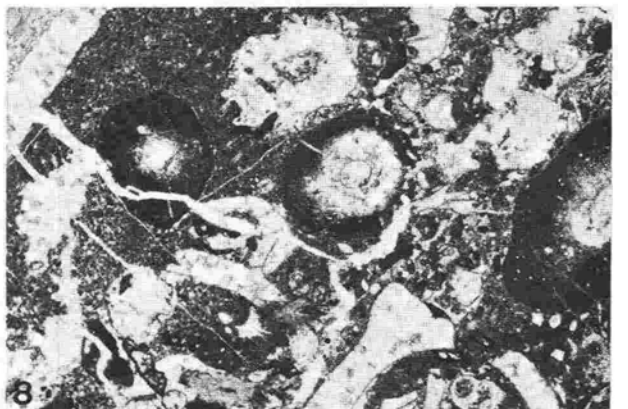
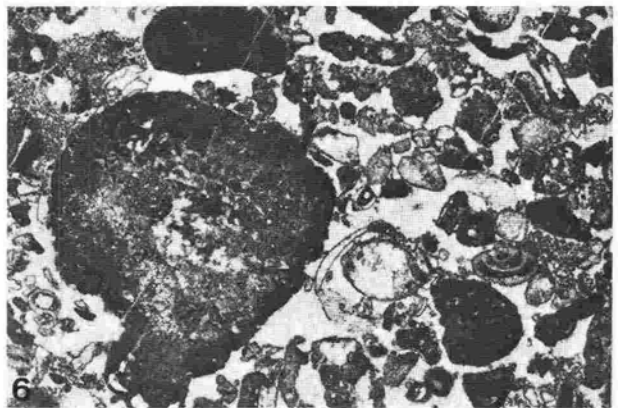
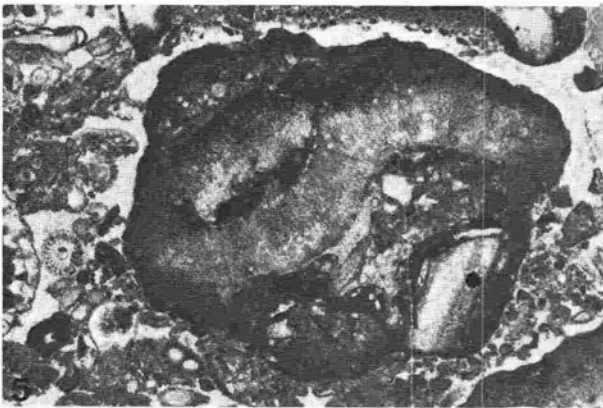
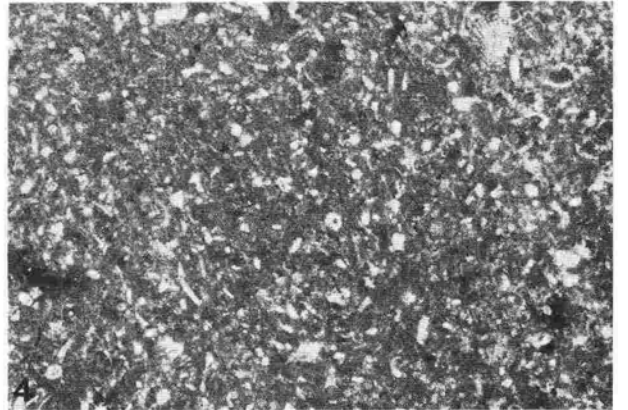
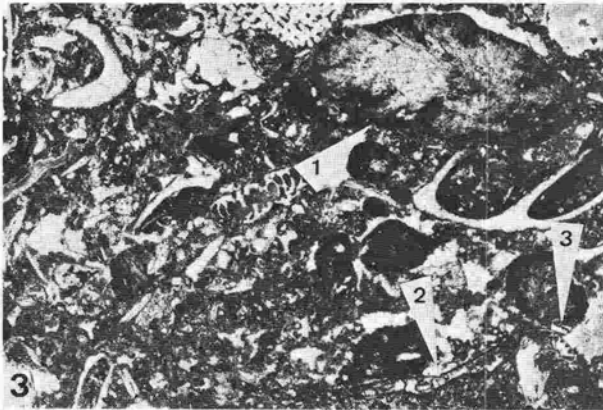
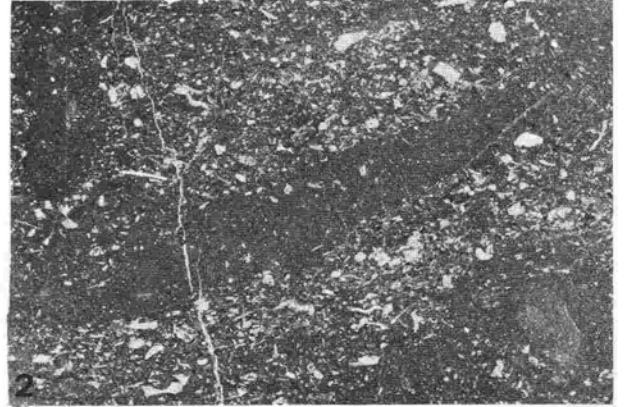
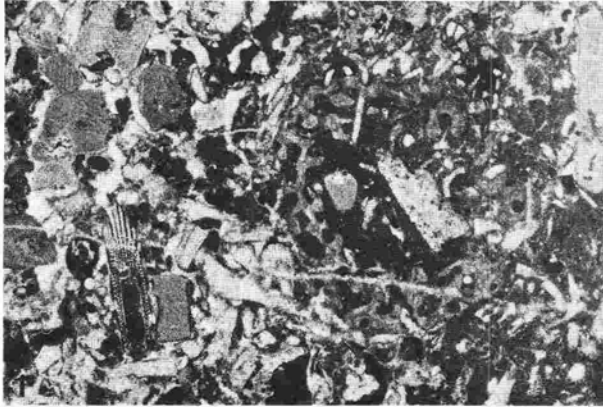
- Fig. 1. Onkoidische Riffdetritus-Fazies im Rötelwand-Riffkomplex. Bindstone: Sedimentbildung durch *Bacinnella irregularis*, Problematikum A OHLEN, *Girvanella* ? sp.2 und sessils sandschalige Foraminiferen (Problematikum 3 bei FLÜGEL 1964). Rötelwand; r/74; 13 x.
- Fig. 2. Onkoidische Riffdetritus-Fazies. Umkrustung der Bioklasten (hier Korallenfragmente) durch *Bacinnella irregularis*. Schlechte Sortierung der Komponenten. Onkoidsparit bzw. grain- bis rudstone. Rötelwand; r/70; 3,5 x.
- Fig. 3. Riffdetritus-Kalke aus der Onkoid-Fazies. Biosparit bzw. grainstone. Schlechte Sortierung der Bioklasten. Massenaufreten von Foraminiferen (Duostominidae) (1) - (2) Aggregatkorn; (3) Resediment. Rötelwand; h/33; 7,5 x.
- Fig. 4. Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies Biointrasparit bzw. pack- bis grainstone. Wichtigste Biogene sind porostromate Blaualgen (1) und Involutina (2). Peloid und Aggregatkörner (3). Randliche Mikritisierung der Komponenten. Rötelwand; x/157; 10 x.
- Fig. 5. Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies mit gehäuftem Auftreten von *Triasina hantkeni*. Daneben Aggregatkörner. Starke Mikritisierung der Komponenten. Rötelwand; x/158; 10 x.
- Fig. 6. Algen-Foraminiferen-Detritus Fazies im Bereich der Verzahnung von Flachwasserkalken und Kössener Beckensedimenten. Intrasparit (resedimentierte Schlammkörner) mit stark mikritisierten Dasycladaceen-Thalli (1) und großen Foraminiferen (Involutinen), beide allochthon. Als autochthone Faunen sind die lageniden Foraminiferen und Trochamminen (2) anzusehen. Adnet; A/131; 15 x.
- Fig. 7. Biolithit-Fazies; Mikrofazies-Typ I/D. Kolonie von *Spongiomorpha ramosa* in rotem Biomikrit. Fragmente von Crinoiden und Dasycladaceen. *Sigmoilina* (1) als charakteristische Foraminiferen dieses Sedimentes. Adnet; A/36; 10 x.
- Fig. 8. Gradiertes Höhlensediment im zentralen Teil von Riffknospen. Pelbiosparit bzw. feinkörniger grainstone. Massenaufreten von *Muranella sphaerica*, *Ophthalmidium carinatum* und Crinoiden-Bruchstücken. Adnet; A/14; 10 x.
- Fig. 1. Oncolitic reefdetrital facies of the Rötelwand reef complex. Bindstone. Binding of the sediment by *Bacinnella irregularis*, Problematikum A OHLEN, *Girvanella* ? sp. 2 and sessile agglutinated foraminifers (Problematikum 3 in FLOGEL, 1964).
- Fig. 2. Oncolitic reefdetrital facies. Coating of the bioclasts (coral fragments) by *Bacinnella irregularis*. Poor sorting of components. Oncobiosparite respectively grain- to rudstone.
- Fig. 3. Reefdetrital limestones of oncolitic facies. Biosparite respectively grainstone. Poorly sorted bioclasts. Numerous foraminifera (duostominids- (1). (2) grapestone; (3) reworked sediment.
- Fig. 4. Algal-foraminiferal-detrital facies. Biointrasparite respectively pack- to grainstone. The most important skeletal grains are porostromate blue-green algae (1) and involutinids (2) as well as peloids and grapestones (3).
- Fig. 5. Algal-foraminiferal-detritus facies with a concentration of *Triasina hantkeni*, together with grapestones. Strong micritisation of the components.
- Fig. 6. Algal-foraminiferal-detritus facies in the area interfingering between shallow water limestones and Kössen basin sediments. Intrasparite (resedimentated mud grains) with dasycladacean thalli showing a strong micritisation (1) and larger foraminifera (involutinids), both allochthonous components. The lagenid foraminifera and *Trochammina* (2) are of autochthonous origin.
- Fig. 7. Biolithite facies. Microfacies type I/D. Colony of *Spongiomorpha ramosa* within red biomicrite. Fragments of crinoids and dasycladaceans. *Sigmoilina* is the specific foraminifera of this sediment-type.
- Fig. 8. Graded sediment of the reef cavities within the central part of reef patches. Pelbiosparite respectively fine grained grainstone. Concentration of *Muranella sphaerica*, *Ophthalmidium carinatum* and crinoidal fragments.



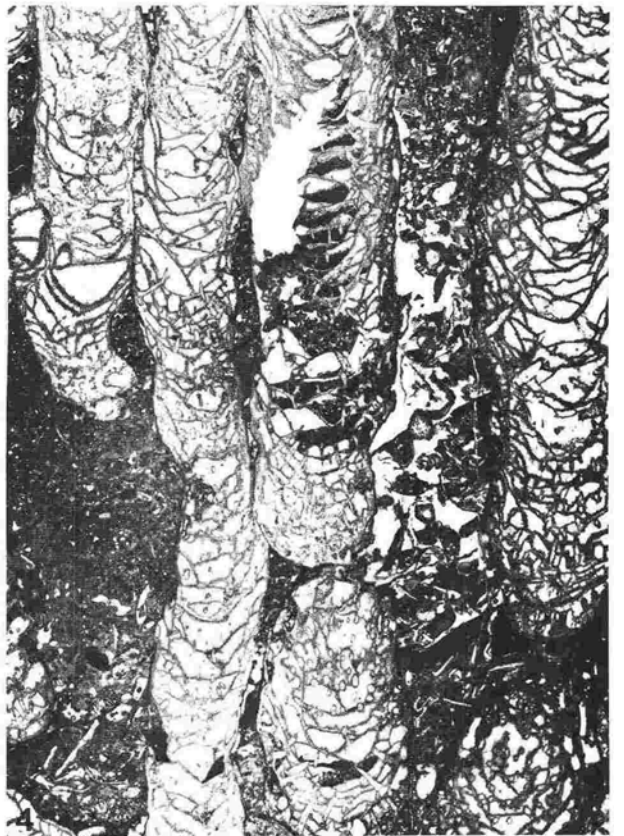
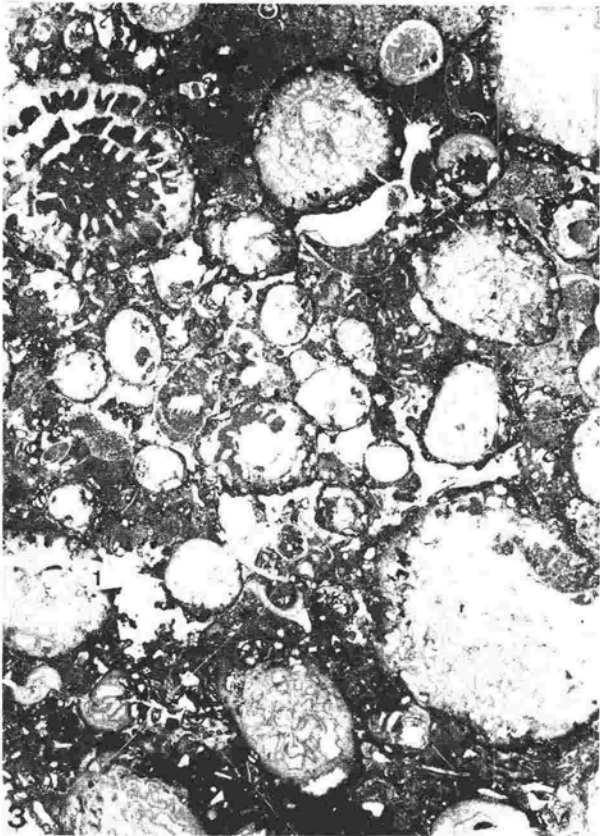
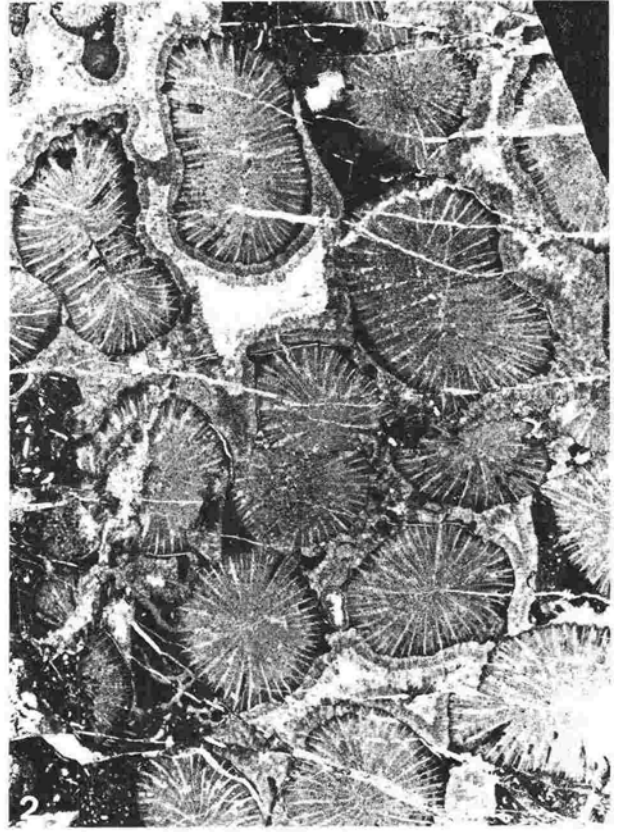
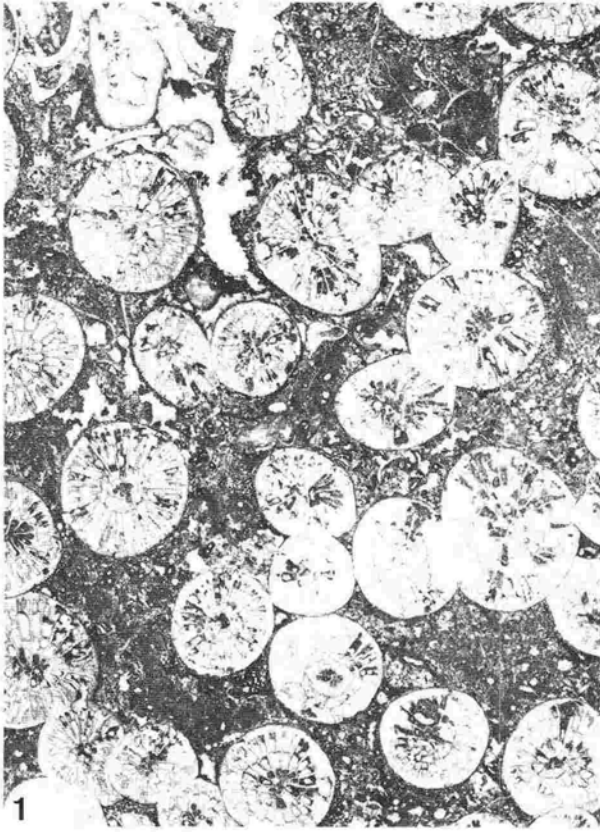
T a f e l 8

- Fig. 1. Detritus-Schlamm-Fazies. Biomikrit bis -sparit bzw. packstone. Gehäuftes Auftreten von Crinoidenstielgliedern. Leeseitiger Riffhang, Röteland; a/21; 10 x.
- Fig. 2. Detritus-Schlamm-Fazies. Biomikrit bzw. wackestone mit bioturbatem Wühlgefüge. Einregelung der Bioklasten (Crinoiden-Bruch, Ostracoden und lagenide Foraminiferen) parallel zu den Fraßspuren. Biogen gesteuerte Anlagerung des Sedimentes innerhalb der Fraßgänge. Röteland; c/4b; 1,3 x.
- Fig. 3 Detritus-Schlamm-Fazies. Biomikrit bzw. wackestone. Große Solenoporaceenknollen (1), *Bacinnella ordinata* (2) und vereinzelte Dasycladaceen (3). Bruch von Riffgerüstbildnern. Starke randliche Mikritisierung der Komponenten. Luvseitiger Riffhang. Röteland; c/3; 6,5 x.
- Fig. 4. Kössener Beckenfazies. Pelmikrit bis -sparit bzw. mudstone bis packstone. Dicht gepackte Peloiden in mikritischer Grundmasse erzeugen eine Krümelstruktur. An Biogenen treten feiner Schalenbruch (meist Ostracoden) und lagenide Foraminiferen auf. Adnet; s/18; 20 x.
- Fig. 5. Intraklast (Resediment) aus dem Bereich der Onkoid-Fazies. Aufarbeitung von bereits verfestigtem Riffgestein. Das Resediment enthält größere Bioklasten mit Bewuchs von *Microtubus communis* und einzelne Foraminiferen. Adnet; B/6/2; 1/x.
- Fig. 6. Aggregatkorn aus dem Bereich der Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies. Bildung unter Mitwirkung von sichtbaren Algenstrukturen und ? Foraminiferen ("Biolump" im Sinne von FLÜGEL, 1978). Außerdem zahlreiche Involutinen. Röteland; x/159; 10 x.
- Fig. 7. Aggregatkörner aus dem basalen Teil der Riffknospen H im Weißen Bruch, Adnet. Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies. Die Aggregatkörner besitzen einen unregelmäßigen Umriß und bestehen aus einem dichten Mikrit mit einzelnen sparitischen Körnern. Adnet; s/52; 10 x.
- Fig. 8. Verschiedene Stadien der Mikritisierung (Bahamit-Bildung) von Dasycladaceenthalli (*Diplopora adnetensis*) in den Flachwassersedimenten der Algen-Foraminiferen-Detritus-Fazies im basalen Teil der Adnet Riffstruktur. Adnet; B/20; 6,5 x.
- Fig. 1. Detrital mud-facies. Biomicrite to -sparite respectively packstone. Concentration of crinoidal columnals. Leeward reef slope, Röteland.
- Fig. 2. Detrital mud-facies. Biomicrite respectively wackestone with bioturbated mottled structures. Orientation of the bioclasts (crinoidal fragments, ostracods and lagenid foraminifera) parallel to the burrows.
- Fig. 3. Detrital mud-facies. Biomicrite respectively wackestone. Large solenoporacean thalli (1), *Bacinnella ordinata* (2) and some thalli of dasycladaceans (3). Fragments of reef frame builders. Strong marginal micritization of the components. Luvward reef slope.
- Fig. 4. Kössen basin facies. Pelmicrite to -sparite respectively mudstone to packstone. Densely packed peloids within microsparitic matrix forming a "structure grumeluse". Some fragments of ostracods and lagenid foraminifers.
- Fig. 5. Intraclast of the oncolitic facies indicating a reworking of already lithified reef sediments. The resediment contains larger bioclasts with coating by *Microtubus communis* and foraminifers.
- Fig. 6. Grapestone of the algal-foraminiferal-detritus facies. Formed by algae and probably foraminifera (biolump, according to FLÜGEL, 1978). Some numerous involutinids.
- Fig. 7. Grapestone. Basement of reef patch H of the "Weißen Bruch", Adnet. Algal-foraminiferal-detritus facies.
- Fig. 8. Different stages of micritization of dasycladacean thalli (*Diplopora adnetensis*) within the shallow-water sediments of the algal-foraminiferal-detritus facies of the basement of the Adnet reef structure.



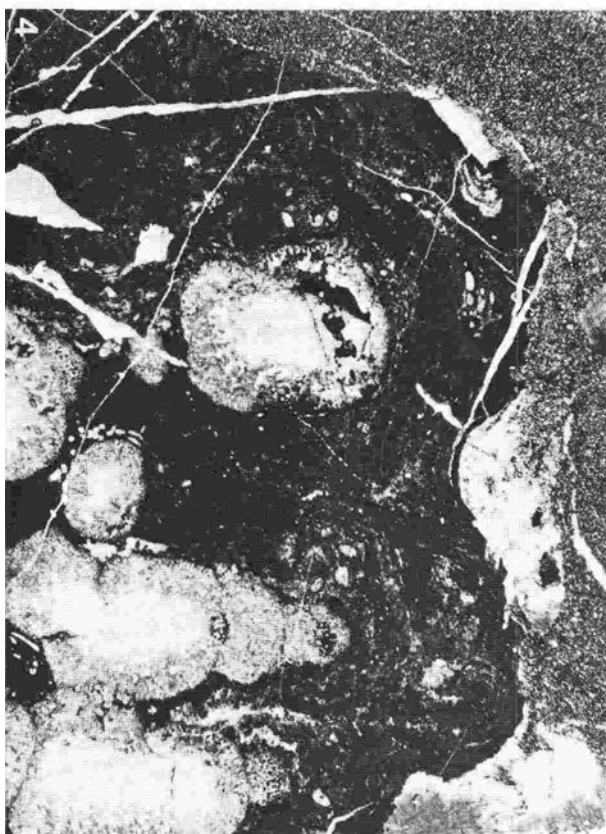
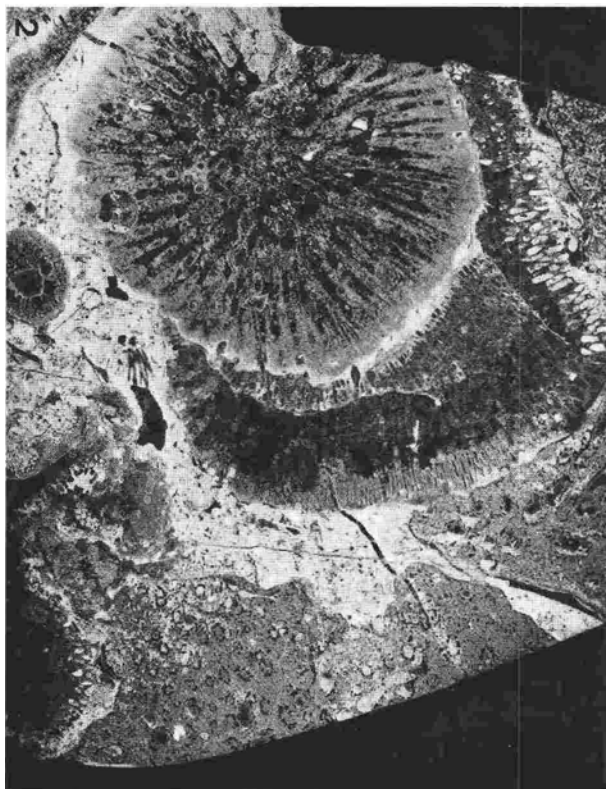


- Fig. 1. *Thecosmilia cyclica* SCHÄFER & SENOWBARI-DARYAN. Querschnitt durch eine phaceloide Kolonie. Deutlich erkennbar sind die einzelnen Septengenerationen und die cyclische Anordnung der tabularen Dissepimente Bewuchs von *Alpinophragmium perforatum* FLÜGEL. Wichtiger Riffgerüstbildner des Rötelwand-Riffes. Rötelwand; O/54; Holotyp; 1,5 x.
- Fig. 2. *Thecosmilia clathrata* EMMRICH, Form A. Querschnitt durch eine phaceloide Kolonie mit dicht stehenden Koralliten. Teilweise beginnende Gabelung der Koralliten. Die Art ist von *Thecosmilia cyclica* durch die größere Zahl der Septen, durch ihre gleichbleibende Stärke und die zahlreichen, zarten Dissepimente unterschieden. Selten im Rötelwand-Riff, im Adnetter Riff dominierender Riffgerüstbildner. Rötelwand; z/41; 2 x.
- Fig. 3. *Stylophyllum polyacanthum* REUSS. Querschnitt durch eine Gemeinschaft aus locker stehenden Individuen. Im Zentrum der Koralliten Auflösung der Septen in Septaldornen. Kräftige, den gesamten Kelchinnenraum durchspannende Tabulae. Einzelindividuum eines *Stylophyllum paradoxum* FRECH (1). Intensiver Bewuchs von *Alpinophragmium perforatum* FLÜGEL und Problematikum A OHLEN. Rötelwand; O/55; 1,5 x.
- Fig. 4. *Stylophyllum polyacanthum* REUSS. Längsschnitt durch eine phaceloide Kolonie. Deutlich erkennbar die kräftigen Tabulae, die über den gesamten Innenraum der Koralliten ausgespannt sind. Rötelwand; O/56; 1,5 x.
- Fig. 1. *Thecosmilia cyclica* SCHÄFER & SENOWBARI-DARYAN. Cross section of a phaceloid colony. Distinct differentiation of septal generations and cyclic arrangement of the tabular dissepiments. Overgrowth by *Alpinophragmium perforatum* FLÜGEL. Important reef frame-builder of the Rötelwand reef.
- Fig. 2. *Thecosmilia clathrata* EMMRICH, form A. Cross section of a phaceloid colony with closely packed corallites. This species differs from *Thecosmilia cyclica* by a greater number of septae, by their constant thickness and by numerous, fine dissepiments. Very rare within the Rötelwand reef, dominating reef frame-builder within the Adnet reef.
- Fig. 3. *Stylophyllum polyacanthum* REUSS. Cross section of loosely arranged corallites. In the centers of the corallites a reduction of the septae to septalspines can be seen. Strong tabulae, crossing the axial region of the corallites. Single corallite of *Stylophyllum paradoxum* FRECH (1). Intensive overgrowth by *Alpinophragmium perforatum* FLÜGEL and Problematikum A OHLEN.
- Fig. 4. *Stylophyllum polyacanthum* REUSS. Longitudinal section of a phaceloid colony. Distinct, strong tabulae, crossing the axial region of the corallites.

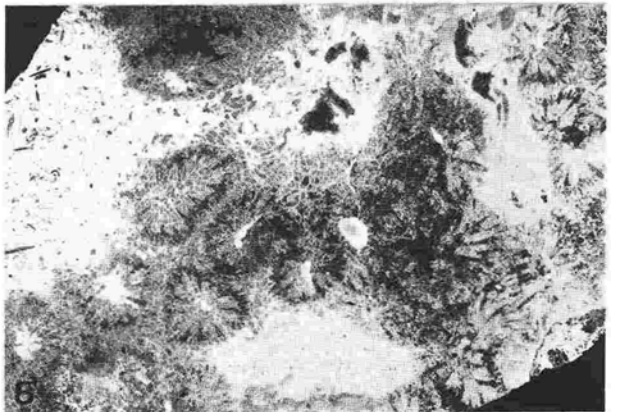
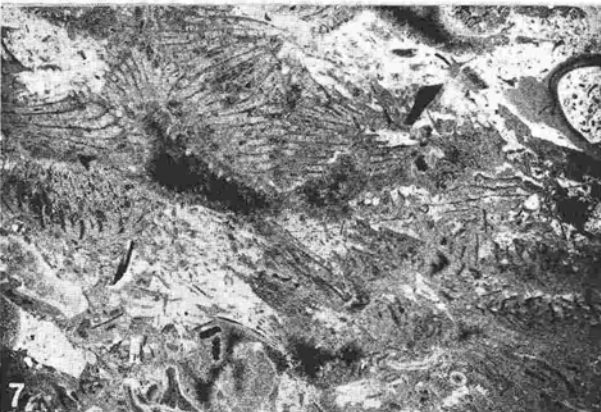
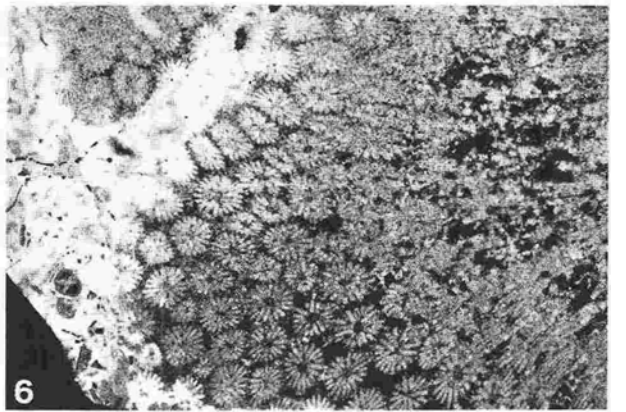
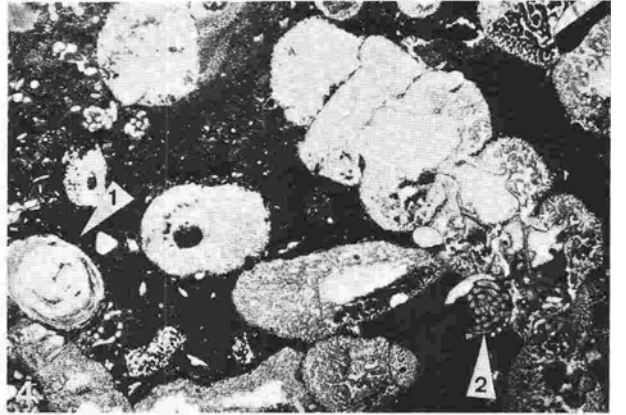
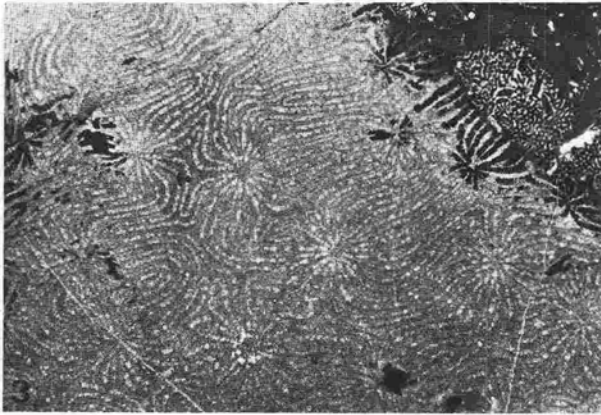
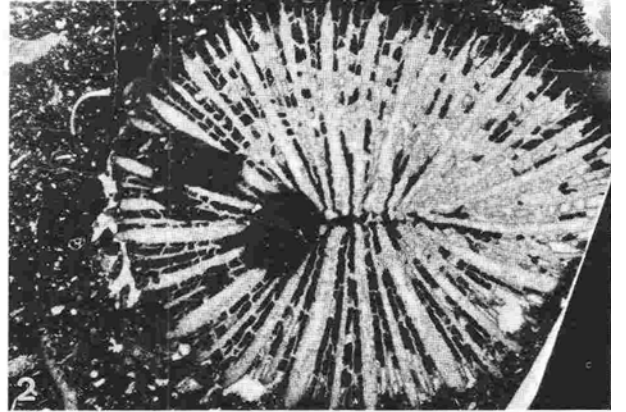
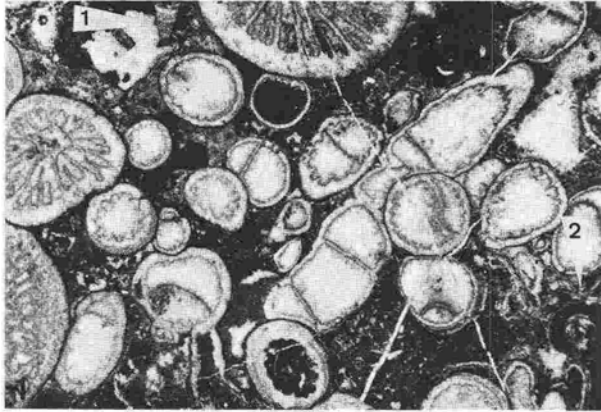




- Fig. 1. *Montlivaltia norica* FRECH mit Inkrustierung durch Tabulozoe sp. 1 und Tabulozoa sp. 2, außerdem Bewuchs von *Serpula* sp. 1 (1). Darüber folgen Krusten von *Microtubus communis* FLÜGEL und Spongiostromata (2). Rechts Bewuchs einer Hydrozoen-Kolonie durch mehrere Tabulozoen-Generationen. Unter gradiert geschichtetes Kleinhöhlensediment mit Massenvorkommen von Foraminiferen und *Muranella sphaerica* BORZA. A/14; 1,5 x.
- Fig. 2. *Stylophyllopsis polyacis* FRECH mit Inkrustierung durch Tabulozoa sp. 1 und Tabulozoa sp. 2. Rechts im Bild Kolonie von *Disjectopora* sp.. Negativ. Rötelwand; a/6; 2,3 x.
- Fig. 3. Gemeinschaft aus *Astraeomorpha confusa* WINKLER und Solenoporaceen-Kolonie. Das Sediment dieser in beiden Riffen häufigen Assoziation ist stets ein meist bunter Biomikrit (MF-Typ I/D). Rötelwand; f/1; 5 x.
- Fig. 4. Riffhöhle im inneren Bereich einer Riffknospe. Spongiostromata-Krusten überwachsen eine Kolonie von *Paradeningeria* sp. und kleiden die Wand der Riffhöhle aus. Den Blaualgen-Krusten ist an verschiedenen Stellen *Radiomura cautia* zwischengeschaltet. Der verbleibende Hohlraum ist mit grünem, mergeligem Pelit verschlossen. Adnet; A/79; 5 x.
- Fig.1 *Montlivaltia norica* FRECH with incrustation by Tabulozoa sp. 1 and Tabulozoa sp.2, furthermore overgrowth by *Serpula* sp. 1 (1). Above that crusts of *Microtubus communis* FLÜGEL and Spongiostromata (2). Right part: a hydrozoan colony is settled by some generations of tabulozoans. Graded sediment of a small cavity with concentrations of foraminifers and *Muranella sphaerica* BORZA below.
- Fig. 2. *Stylophyllopsis polyacis* FRECH with incrustation by Tabulozoa sp. 1 and Tabulozoa sp. 2. Colony of *Disjectopora* sp. (in the right part). Negative.
- Fig. 3. Community of *Astraeomorpha confusa* WINKLER and solenoporacean nodules. The sediment within this very common association is mostly a coloured biomicrite (MF-type I/D).
- Fig. 4. Reef cavity within the innermost part of a reef patch. Spongiostromata crusts cover a colony of *Paradeningeria* sp. and the wall of the reef cavity. The crust of blue-green algae is interbedded with *Radiomura cautica*. The interstitial void is filled with green marly pelites.

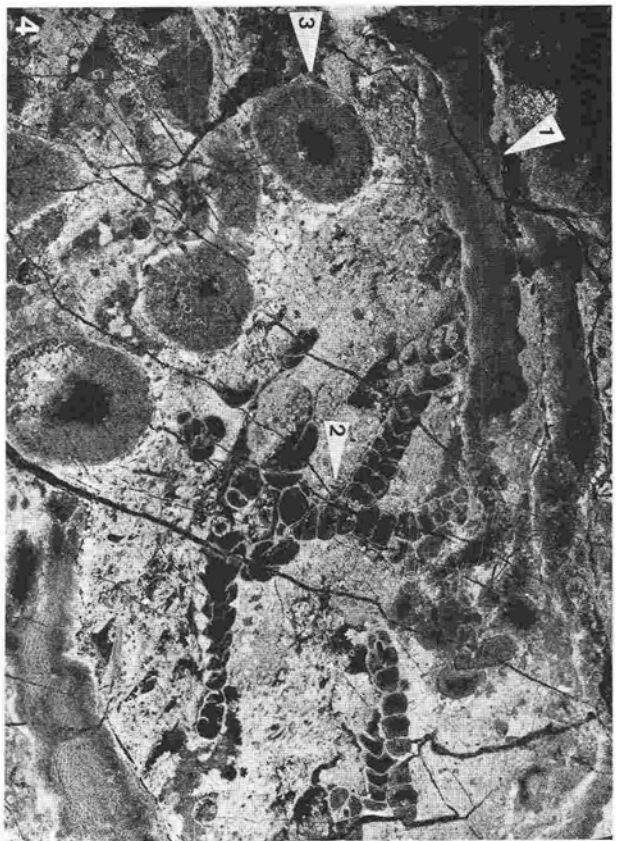
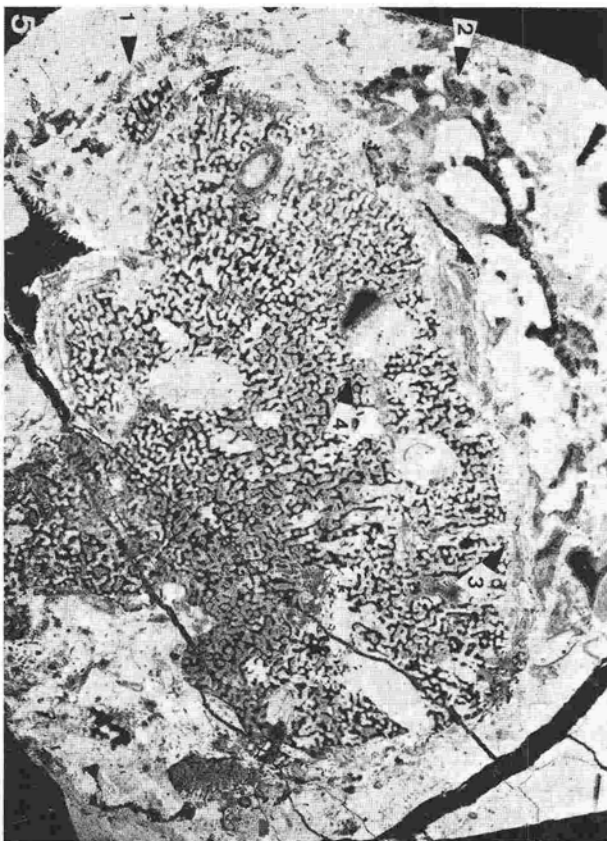
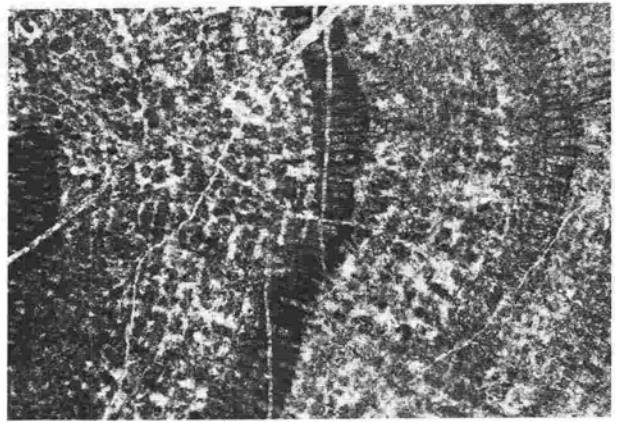
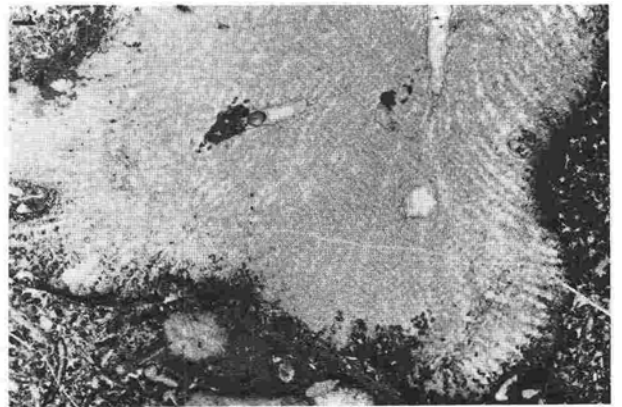


- Fig. 1. *Pinacophyllum* sp. 1; Querschnitt durch eine Kolonie. Nahezu vollständige Reduktion der Septen. Am Bildrand unten und links *Thecosmilia cyclica*. Zwei Längsschnitte durch juvenile Cephalopoden (1. *Aulacoceras* sp.; 2. Ammonit). Diese treten häufig innerhalb von buschigen Korallen-Kolonien an den Außenrändern von Riffknospen auf. Röteland; z/21; 2 x.
- Fig. 2. *Montlivaltia norica* FRECH; Querschnitt durch ein Individuum. Für die Art charakteristisch sind die deutlich unterscheidbaren Septengenerationen. Röteland; a/21; 3 x.
- Fig. 3. *Thamnasteria rectilammelosa* WINKLER. Massive Stockkoralle mit thamnasterioider Kelchanordnung. Häufige Koralle in beiden Riffgebieten. Adnet; A/126; 3 x.
- Fig. 4. *Paradenigeria weyli* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER. Sphinctozoe mit reticularem Füllgewebe und prosiphonatem Zentralrohr. Dominierender Kalkschwamm im Adnet-Riff. Anbohrung der Schwämme und des Sedimentes durch Muscheln (1). Zahlreiche *Serpula* sp. 2 (2). Adnet; A/9; 4 x.
- Fig. 5. *Astrocoenia waltheri* FRECH. Massive Stockkoralle mit cerioid angelegten Koralliten. Die in ihrer Zahl konstanten Septen (10 + 10) schließen sich im Korallitenzentrum zu einer Columella zusammen. Röteland; c/12; 4 x.
- Fig. 6. *Actinastraea juvavica* (FRECH). Massive Stockkoralle mit cerioider Anordnung der im Querschnitt polygonalen Koralliten. Von der Gattung *Isastraea* MILNE-EDWARDS & HAIMA durch das Vorhandensein einer Columella unterschieden. Negativ. Röteland; f/58; 2,5 x.
- Fig. 7. *Isastraea cf. norica* FRECH. Schnitt durch eine massive Kolonie. Die Koralliten sind unregelmäßig cerioid angeordnet und meist in einer Achse verlängert. Negativ. Röteland; w/8b; 2 x.
- Fig. 8. *Phyllocoenia incrassata* FRECH. Koloniebildende Koralle mit unregelmäßig knorriger, massiv-dendroider Stockform. Die Koralliten sitzen untereinander isoliert in einem maschigen Coenosteum (plocoider Koralliten-Anordnung). Negativ. Röteland; c/11; 2 x.
- Fig. 1. *Pinacophyllum* sp. 1; cross section through a colony. Nearly complete reduction of septae. *Thecosmilia cyclica* below and left at the margin. Two longitudinal sections through juvenile cephalopods (1, *Aulacoceras* sp.; 2, ammonites). These form often occur within the bushlike coral colonies at the marginal parts of reef patches.
- Fig. 2. *Montlivaltia norica* FRECH; cross section of one individual. The species is characterized by well differentiated septal generations.
- Fig. 3. *Thamnasteria rectilammelosa* WINKLER. Massive colony with a thamnasterioid arrangement of the septal generations.
- Fig. 4. *Paradenigeria weyli* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER. Sphinctozoan sponge with reticular internal structure and prosiphonate central channel. Dominating calcisponge of the Adnet reef. The sponges and the sediment are bored by pelecypods (1). Numerous *Serpula* sp. 2 (2).
- Fig. 5. *Astrocoenia waltheri* FRECH. Massive coral colony with cerioid arrangement of the corallites. The septae are of constant number (10 + 10). They form a columella in the corallite centers.
- Fig. 6. *Actinastraea juvavica* FRECH. Massive coral colony with cerioid arrangement of corallites. This form differs from the genus *Isastraea* MILLNE-EDWARDS & HAIME by the occurrence of a columella.
- Fig. 7. *Isastraea cf. norica* FRECH. Section of a massive colony. The corallites are arranged irregularly cerioid and are mostly elongated in one direction. Negative.
- Fig. 8. *Phyllocoenia incrassata* FRECH. Colonial coral species with irregular, knobby, massive-dendroid growth form. The corallites are separated from each other by a reticular coenosteum (plocoid arrangement of corallites) Negative.

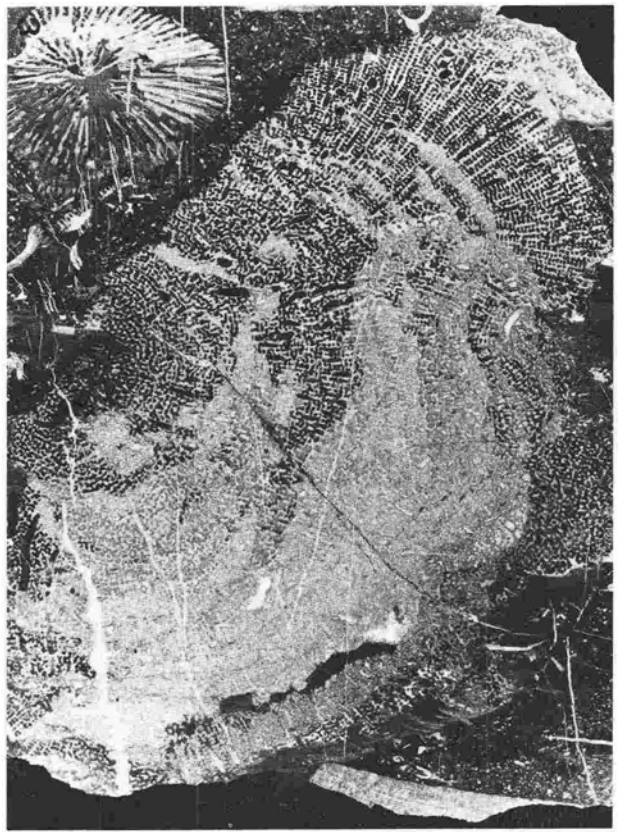
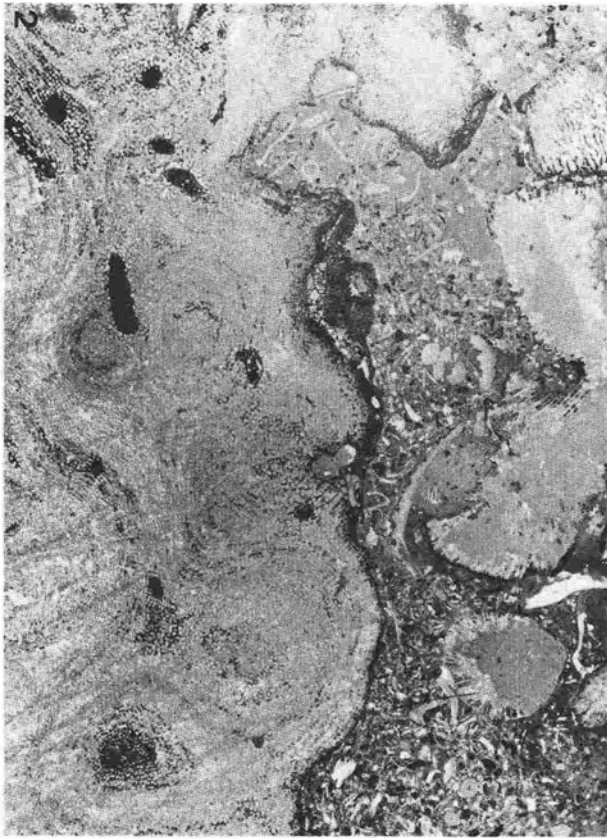


- Fig. 1. *Astraeomorpha crassisepta* REUSS. Massive Stockkoralle mit Anbohrung. Häufige Koralle im Bereich der onkoidischen Riffdetritus-Fazies und der randlich gelegenen Riffknospen. Adnet; s/87; 2,5 x.
- Fig. 2. *Chaetetes* sp.. Massiv-domartige Tabulozoe bzw. Hydrozoe mit tabulierten, horizontbeständigen Zellröhren und Wachstumsschichtung. Rötelwand; h/10; 2,6 x.
- Fig. 3. Mehrphasiges Wachstum von Tabulozoa sp. 1- und Tabulozoa sp. 2-Kolonien übereinander. Als Substrat dient ein Bruchstück von *Seriastraea multiphylla*. Biogene Inkrustierung durch *Microtubus communis*, kleine Sphinctozoen etc. und Anbohrung durch Muscheln (1) und Organismen unbekannter Herkunft (2). Das Sediment ist ein organismenarmer Mikrit (MF-Typ I/B). Adnet; A/56/1; 1,5 x.
- Fig. 4. Gemeinschaft aus *Seriastraea multiphylla* SCHÄFER & SENOWBARI-DARYAN (1), *Cheilosporites tirolensis* WÄHNER (2) und *Paradeningeria* sp. (3). Das Sediment ist ein detritusreicher Biopelmikrit. Negativ. Rötelwand; O/24; 2 x.
- Fig. 5. *Disjectopora* sp. 3. Längsschnitt durch eine kleine Kolonie mit kräftigem Bewuchs von Bryozoen (1), Colospongien (2) und Foraminiferen/Algen-Krusten (3). Starke Anbohrung der Kolonie. Geopetalgefüge (4) zeigen an, daß die Kolonie umgestürzt im Sediment lag. Negativ. Adnet; A/61; 3 x.
- Fig. 1. *Astraeomorpha crassisepta* REUSS. Massive coral colony with borings. Common coral of the oncolitic reeфdetrital facies and of the marginal reef patches.
- Fig. 2. *Chaetetes* sp.. Massive-domale tabulozoa respectively hydrozoa. Cellular tubes with constant tabulae and growth layers.
- Fig. 3. The polyphase growth of Tabulozoa sp. 1 and Tabulozoa sp. 2 colonies one upon the other. The substrate is a fragment of *Seriastraea multiphylla*. Incrustation by *Microtubus communis*, small sphinctozoans etc. and boring by pelecypods (1) and organisms of uncertain origin (2). The sediment is a micrite (mf-type I/B).
- Fig. 4. Community of *Seriastraea multiphylla* SCHÄFER & SENOWBARI-DARYAN (1), *Cheilosporites tirolensis* WÄHNER (2) and *Paradeningeria* sp. (3). The sediment is a detrital biopel-micrite. Negative.
- Fig. 5. *Disjectopora* sp. 3. Longitudinal section through a small colony with strong incrustation by bryozoans (1), *Colospongia* (2) and foraminiferal/algal crusts (3). Strong boring of the colony. Geopetal structures (4) indicate the upset orientation of the colony within the sediment. Negative.



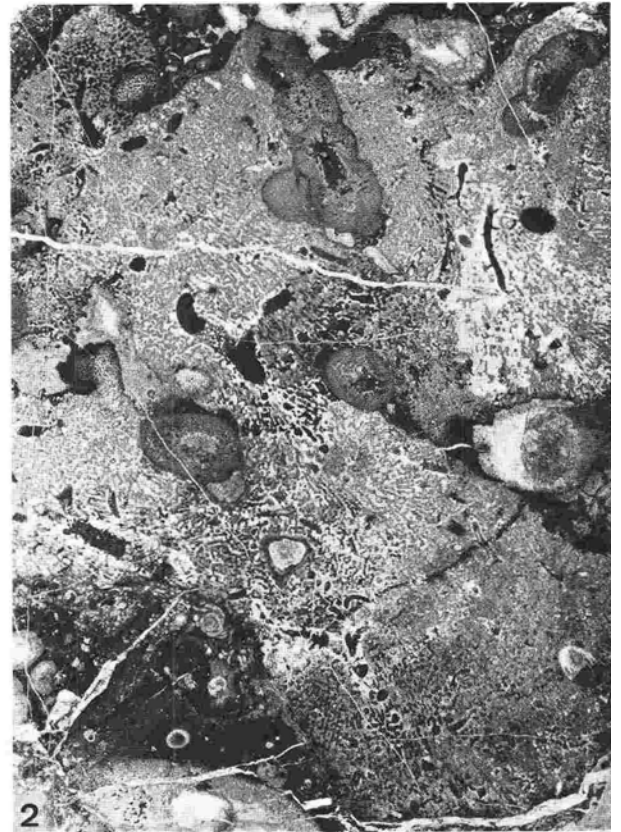
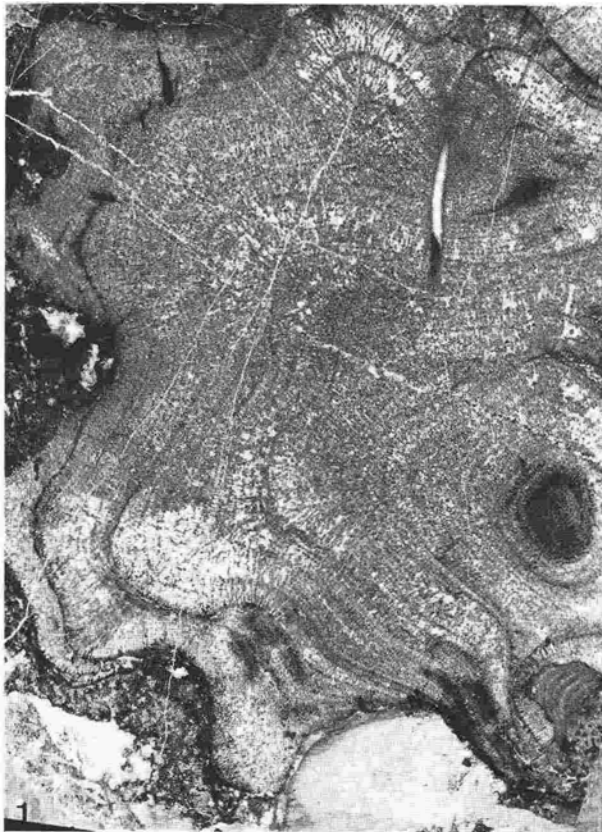


- Fig. 1. *Spongiomorpha ramosa* FRECH. Längsschnitt durch eine dendroide Kolonie. Starke biogene Inkrustierung durch Problematikum A. OHLEN. Das Sediment ist ein bunter Biomikrit (MF-Typ I/D) mit zahlreichen Thalli von Dasycladaceen (*Diplopora adnetensis* FLÜGEL) und Crinoiden-Stielgliedern. Teilweise vollständige Mikritisierung der Dasycladaceen. Adnet; A/36; 3 x.
- Fig. 2. *Spongiomorpha gibbosa* FRECH. Längsschnitt durch eine massive Kolonie mit für die Art deutlich ausgebildeten Oberflächenhöckern. Bewuchs durch Problematikum A OHLEN und *Bacinella irregularis* RADOICIC. Die Art tritt ausschließlich in roten Biomikriten (MF-Typ I/D) auf. Im Sediment enthalten sind Schutt von Riffbildnern (*Thecosmilia clathrata*, *Astraeomorpha* sp.) und viel Echinodermenbruch. Adnet; A/96; 2 x.
- Fig. 3. *Disjectopora* sp. 1. Umgestürzte Kolonie in feinkörnigem, mikritischem Sediment. Kolonie ohne Bewuchs. Querschnitt durch einen Kelch von *Montlivaltia* aff. *norica* FRECH. Geopetalgefüge, entstanden durch Internsedimentation in Hohlräumen. Rötelwand; d/18; 1,7 x.
- Fig. 4. *Spongiomorpha acyclica* FRECH. Diese großwüchsige, massiv-knollige Hydrozoe ist durch ein unregelmäßiges, grobes Trabekelgewebe gekennzeichnet. Die Kolonie dient als Substrat für Bryozoen (1) und Sphinctozoen ? sp. 1 (2). Wichtige Hydrozoe in randlich gelegenen Riffknospen des Adnet-Riffes (z.B. Tropfwand, Adnet). Rötelwand; a/4/1; 1,5 x.
- Fig. 1. *Spongiomorpha ramosa* FRECH. Longitudinal section of a dendroid colony. Strong biogenous incrustation by Problematikum A OHLEN. The sediment is a coloured biomicrite (mf-type I/D) with numerous dasycladacean thalli (*Diplopora adnetensis* FLÜGEL) and trochites of crinoids. Partly complete micritization of the dasycladaceans.
- Fig. 2. *Spongiomorpha gibbosa* FRECH. Longitudinal section of a massive colony with distinct development of a nodular surface. Overgrowth by Problematikum A OHLEN and *Bacinella irregularis* RADOICIC. This species occurs only within red biomicrites (mf-type I/D). The sediment contains detritus of reef builders (*Thecosmilia clathrata*, *Astraeomorpha* sp.) and many echinoderm fragments.
- Fig. 3. *Disjectopora* sp. 1. Upset colony within fine grained, micritic sediment. Colony without incrustation. Cross section of a corallite of *Montlivaltia* aff. *norica* FRECH. Geopetal structure indicated by internal sedimentation within cavities.
- Fig. 4. *Spongiomorpha acyclica* FRECH. This large, massive-nodular hydrozoan species is characterized by an irregular, coarse-trabecular internal structure. The colony serves as a substrate for bryozoans (1) and Sphinctozoa ? sp.1 (2). Important hydrozoa of the marginal reef patches of the Adnet reef (for example Tropfwand, Adnet).

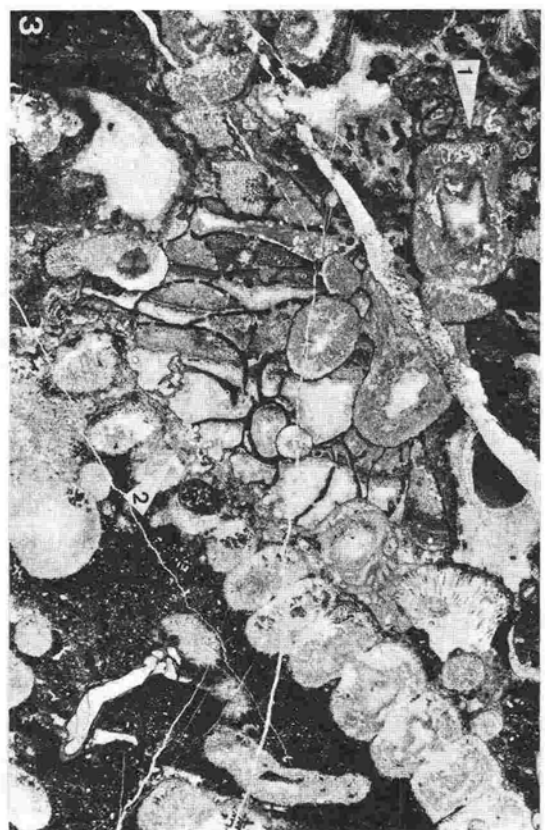
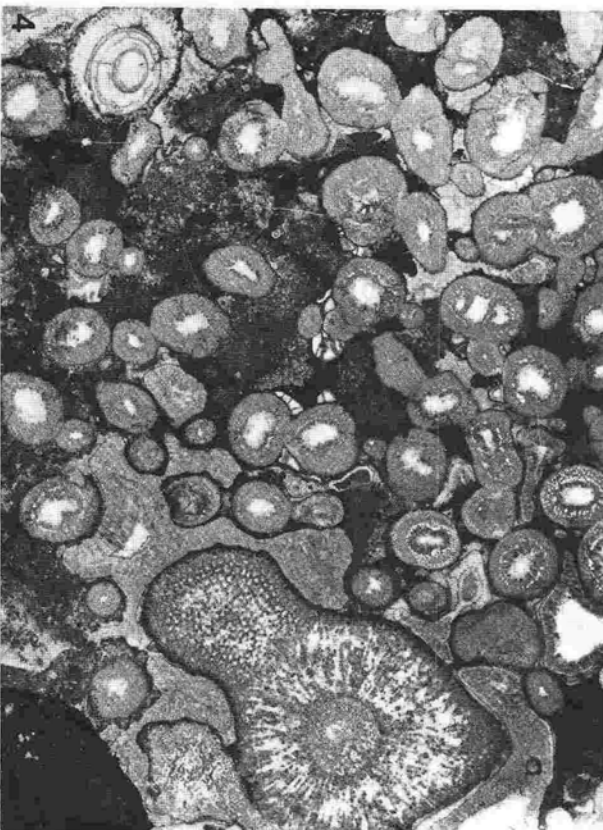
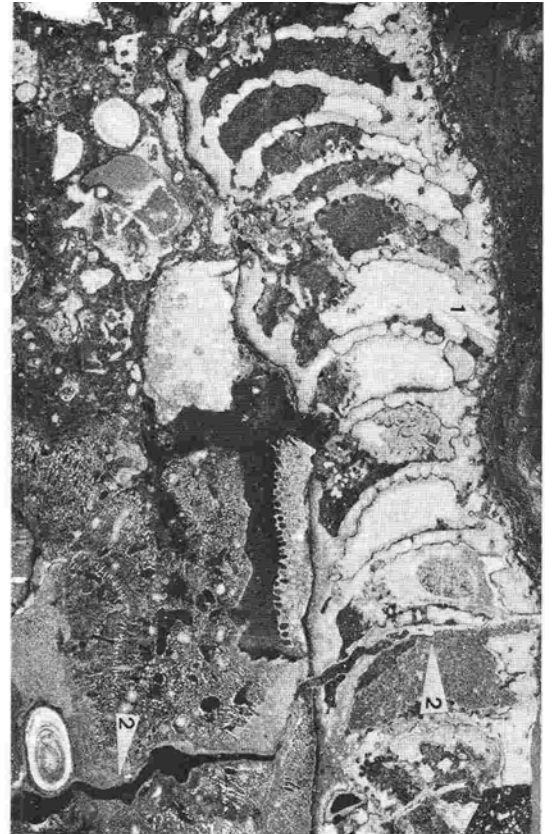
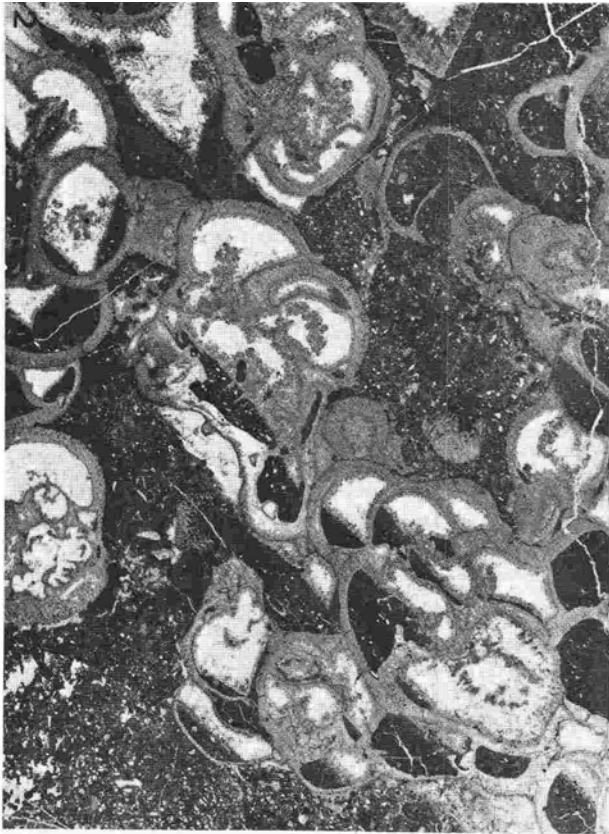




- Fig. 1. Hydrozoa gen. et sp. indet. Schnitt durch eine massiv-knollige Kolonie. Deutlich röhrenförmiges Pfeilergewebe und Ausbildung von Wachstumslagen. Anbohrung durch Organismen unklarer Herkunft (? Polychaeten) wird durch seitliches, wulstartiges Weiterwachsen der Kolonie ausgeglichen. Unten links: porostromate Blaualge (Typ *Cayeuxia/ Garwoodia*), oben links Bewuchs durch Stromatomorpha sp. 1, eine sehr häufige Epizoe. Rötelwand; z/8/4; 2 x.
- Fig. 2. Ausschnitt aus einer Gemeinschaft dicht stehender Riffbildner. Eine Kolonie von *Disjectopora* sp. 1 (mit deutlicher Bündelung der Zooidporen) umwächst Individuen von *Paradeningeria* sp.. Links im Bild *Paradeningeria gruberi* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER, rechts ein Bruchstück von Sphinctozoa ? sp. 1 mit möglicherweise retrosiphonaler Anlage des Zentralrohres. Links starker Bewuchs der *Disjectopora*-Kolonie durch *Serpula* sp. 2. Rötelwand; o/51; 1,5 x.
- Fig. 3. *Weltheria* cf. *repleta* VINASSA DE REGNY. Längsschnitt durch zwei Individuen, entstanden durch seitliche Sprossung. Charakteristisch sind für die Art das kräftige, außen feine und innen grobe reticuläre Füllgewebe und die ambisiphonate Anlage des Zentralrohres. Extrem starker Bewuchs durch Mikroorganismen. Rötelwand; z/34; 1,7 x.
- Fig. 4. *Paradeningeria alpina* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER. Längsschnitt durch eine Kolonie. Die Art ist von *Paradeningeria weyli* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER durch den größeren Zentralraum, die geringere Segmentierung, die mehr tonnenförmigen Segmente und die fehlende Bündelung der Wandkanäle unterschieden. Dominierende Art im Rötelwand-Riff, extrem selten im Adnet-Riff. Rötelwand; a/26; 2 x.
- Fig. 1. Hydrozoa gen. et sp. indet. Section of a massive, nodular colony. Distinct tubular internal structure and development of growth layers. Borings by organisms of problematic origin (? polychaets). At the lower left part: porostromate blue-green algae (type *Cayeuxia/Garwoodia*); at the upper left: incrustation by *Stromatomorpha* ps. 1, a very common epizoan.
- Fig. 2. A dense community of reef builders. A colony of *Disjectopora* sp. 1 (with a distinct grouping of the zooidal pores) is growing on individuals of *Paradeningeria* sp.; left part: *Paradeningeria gruberensis* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER, right part: fragment of Sphinctozoa ? sp. 1 with a retrosiphonate central channel. At the left: strong incrustation of *Disjectopora* by *Serpula* sp. 2.
- Fig. 3. *Weltheria* cf. *repleta* VINASSA DE REGNY. Longitudinal section of two individuals. The species is characterized by the strong, reticular internal structure (an outer fine and an inner coarse layer) and the ambisiphonate central channel. Extremely strong incrustation by microorganisms.
- Fig. 4. *Paradeningeria alpina* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER. Longitudinal section of a colony. The species differs from *Paradeningeria weyli* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER by the greater central channel. The not so well pronounced segmentation, the tun-like shape of the segments and the lack of bundled wall channels. Dominating species of the Rötelwand reef, very rare within the Adnet reef.

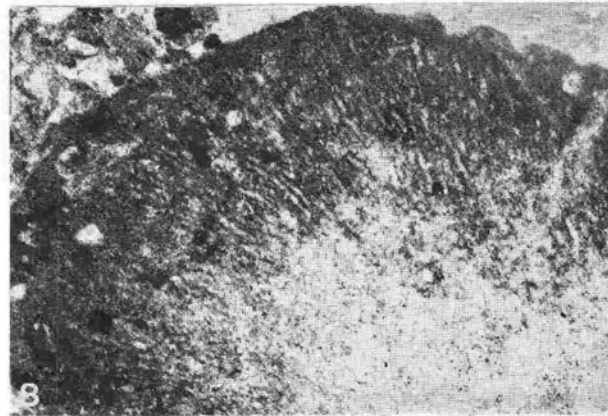
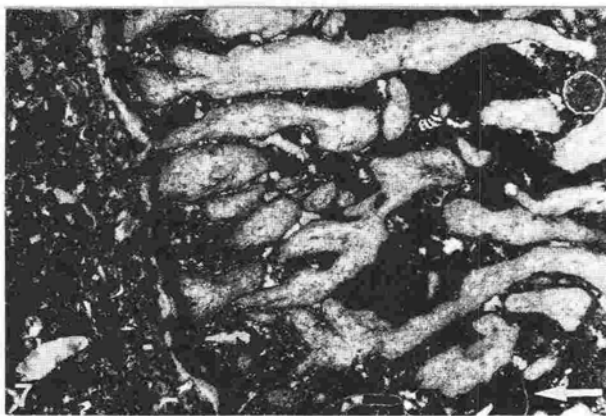
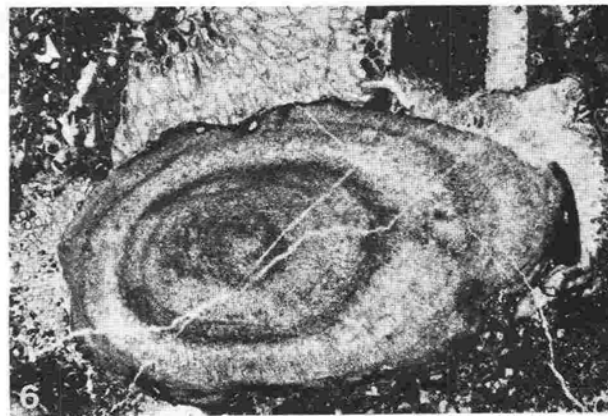
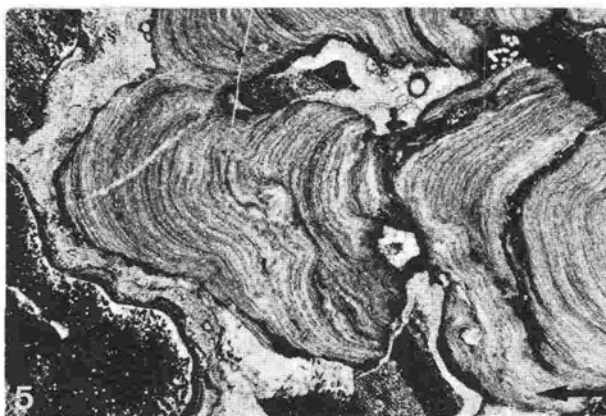


- Fig. 1. Dichte Riffgemeinschaft aus dem inneren Teil einer Riffknospe. *Colospongia* sp. 1 mit Bewuchs durch Tabulozoen, Spongiostromata-Krusten (1) und zahlreiche Mikroorganismen. Der Kalkschwamm steht in Kontakt mit einer Kolonie von *Disjectopora* sp.. Hoher Grad biogener Anlagerung, wie er nur in den Kalkschwamm-Hydrozoen-Einzelkorallen-Gemeinschaften auftritt. Ein langer Bohrgang (2) durchzieht von oben her Spongiostromata-Krusten, *Colospongia* sp. 1 und die *Disjectopora*-Kolonie. Adnet; 39; 1,3 x.
- Fig. 2. *Salzburgia variabilis* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER. Ungeordnet, auf dem Sediment kriechender Kalkschwamm. Er ist charakterisiert durch seine zweischichtige, im äußeren Teil reticuläre Wand. Auffällig ist zudem der fehlende Sekundärbewuchs. Häufige Art des Röteland-Riffes. Röteland; 0,34; 1,8 x.
- Fig. 3. Heterogene Riffgemeinschaft aus dem Zentralteil einer Riffknospe. Mehrere Individuen von *Paradeningeria weyli* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER, verbunden durch *Follicatena irregularis* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER. Bryozoen-Kolonien, *Paradeningeria gruberensis* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER (1). Starker Bewuchs der Kalkschwämme durch Serpeln (2) und *Microtubus communis* FLÜGEL. Röteland; z/18; 1,7 x.
- Fig. 4. Riffgemeinschaft, bestehend aus einer Kolonie von *Paradeningeria* sp. und Tabulozoen. Stabilisierung des primären Riffgerüsts durch *Follicatena irregularis* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER. Röteland; r/7; 1,5 x.
- Fig. 1. Dense reef community of the innermost part of a reef patch. *Colospongia* sp. 1 with incrustation by tabulozoans. Spongiostromata crusts (1), and numerous microorganisms. The calcisponge is in contact with a colony of *Disjectopora* sp..
- Fig. 2. *Salzburgia variabilis* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER. Irregular calcisponge, creeping on the substrate. It is characterized by the two-layered wall, which is reticular in its outer part. Common species of the Röteland reef.
- Fig. 3. Heterogenous reef community of the central part of a reef patch. Several individuals of *Paradeningeria weyli* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER, connected by *Follicatena irregularis* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER. Bryozoan colonies. *Paradeningeria gruberensis* (1). Strong incrustation of the calcisponges by serpulids (2) and *Microtubus communis* FLÜGEL.
- Fig. 4. Reef community, consisting of a colony of *Paradeningeria* sp. and of tabulozoans. Stabilization of the primary reef framework by *Follicatena irregularis* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER.

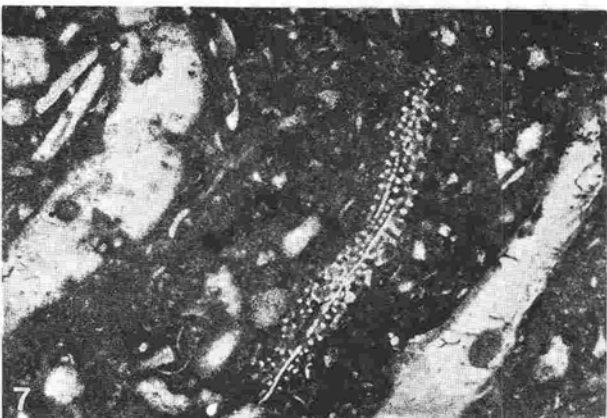
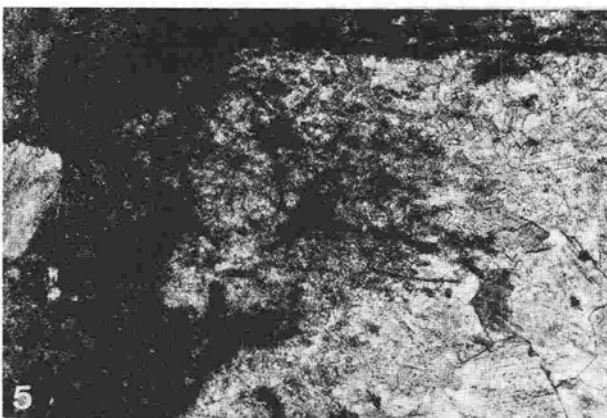
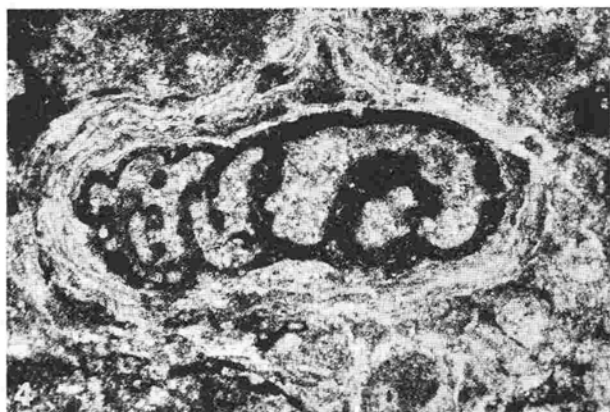
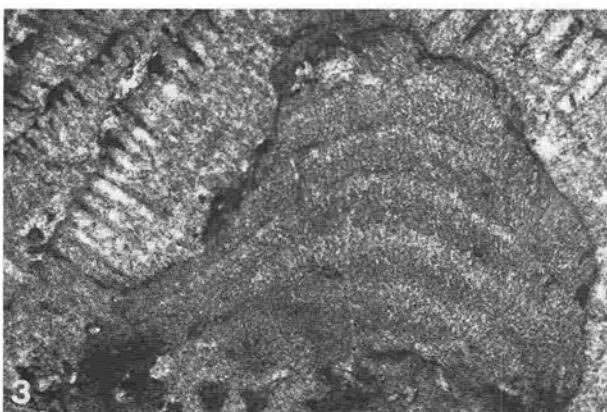
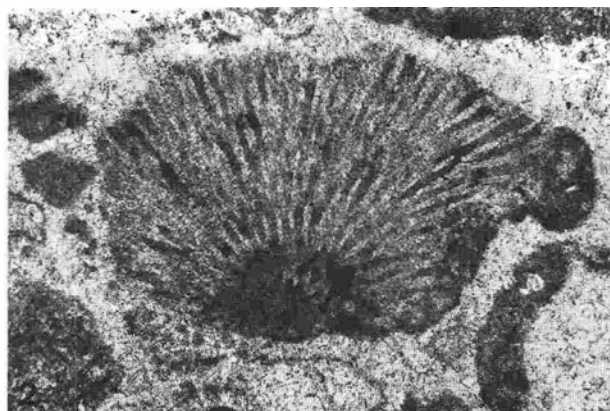
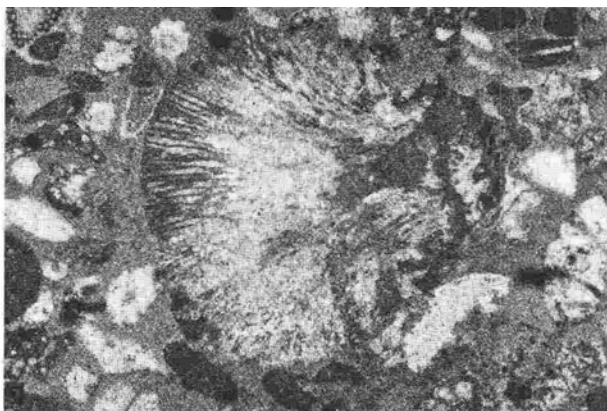


- Fig. 1. *Diplopora adnetensis* FLÜGEL. Querschnitt durch einen Thallus. Anordnung der Äste in Wirteln. Meist entspringen 4 oder 5 Äste in einem Punkt an der Stammzelle. Häufigste Dasycladaceen-Art des Adnet Riffgebietes. Adnet; A/36; 20 x.
- Fig. 2. *Clypeina* ? sp. indet. Bruchstück von einem Thallus. Für die Zugehörigkeit zu *Clypeina* MICHELIN sprechen die schmale Zentralzelle und die keulenförmigen, nach außen geschlossenen, fertilen Äste. Adnet; B/20; 100 x.
- Fig. 3. *Heteroporella* sp. 1. Querschnitt durch einen Thallus. Angeschnitten sind randlich die Sporangien des unteren fertilen Wirtels und am Innenrand die sterilen Äste (mit Ausbildung von Primär- und Sekundärästen) des oberen Wirtels. Adnet; B/20; 30 x.
- Fig. 4. *Heteroporella zankli* OTT. Längsschnitt durch einen Thallus mit alternierender Anordnung der Äste in fertilen und sterilen Wirteln. Starke periphere Mikritisierung des Thallus. Rötelwand; x/157; 20 x.
- Fig. 5. *Parachaetetes ? maslovi* FLÜGEL. Längsschnitt durch einen domartigen Thallus. Dichter Lagenbau und deutliche Wachstumsschichtung (Zwischenlagen aus Problematikum A OHLEN). Häufige Form an der Außenseite des Rötelwand-Riffes. Rötelwand; O/55; 2,5 x.
- Fig. 6. *Solenopora* aff. *styriaca* FLÜGEL. Thallus mit perlschnurartig verdickten Zellfäden und ausgeprägtem Zonarbau. Häufige Art innerhalb der Riffknospen. Rötelwand; a/8/1; 3,5 x.
- Fig. 7. *Solenopora alcicornis* OTT. Kleine, verzweigte Kolonie, besonders häufig im basalen Teil der Riffknospen des Rötelwand-Riffes. Kappung der Kolonie durch eine Lösungsfläche und Füllung der Kolonie-Zwischenräume mit *Bacinella irregularis* RADOICIC. Rötelwand; h/33; 2,3 x.
- Fig. 8. *Solenopora cf. endoi* FLÜGEL. Häufige Art der onkoidischen Riffdetrituskalke mit knolliger Gestalt und geraden Zellfäden. Adnet; A/82/2; 30 x.
- Fig. 1. *Diplopora adnetensis* FLÜGEL. Cross section. Arrangement of the branches within whorls. Mostly 4 to 5 branches derive from one point of the central stem. Most common dasycladacean species of the Adnet reef area.
- Fig. 2. *Clypeina* ? sp. indet. Fragment. The determination as *Clypeina* MICHELIN is indicated by the claviform fertile branches, which are closed to the external side.
- Fig. 3. *Heteroporella* sp. 1. Cross section. Marginal section through the sporangia of the lower fertile whorl and of the sterile branches of the upper whorl at the inner margin (with development of primary and secondary branches).
- Fig. 4. *Heteroporella zankli* OTT. Longitudinal section with an alternating arrangement of the branches within sterile and fertile whorls.
- Fig. 5. *Parachaetetes ? maslovi* FLÜGEL. Longitudinal section of a domed thallus. Dense layers and distinct growth zonation (with interbedded communities of Problematikum A OHLEN). Common form of the external part of the Rötelwand reef.
- Fig. 6. *Solenopora* aff. *styriaca* FLÜGEL. Thallus with cellular filaments, which are rhythmically thickened, and with a very distinct zonary structure. Frequent species of the reef patches.
- Fig. 7. *Solenopora alcicornis* OTT. Small ramose colonies, abundant in the basal part of the reef patches of the Rötelwand reef. The colonies are capped by a solution surface and filled by *Bacinella irregularis* RADOICIC.
- Fig. 8. *Solenopora cf. endoi* FLÜGEL. Common species of the oncolitic reefdetrital limestones.



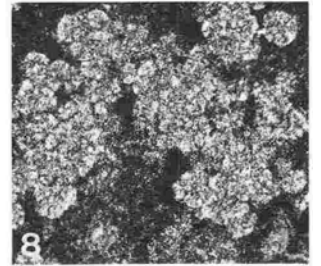
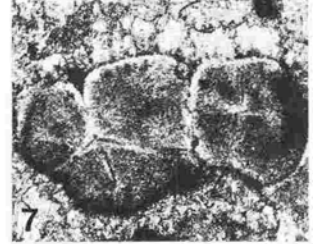
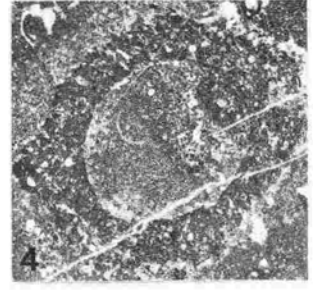
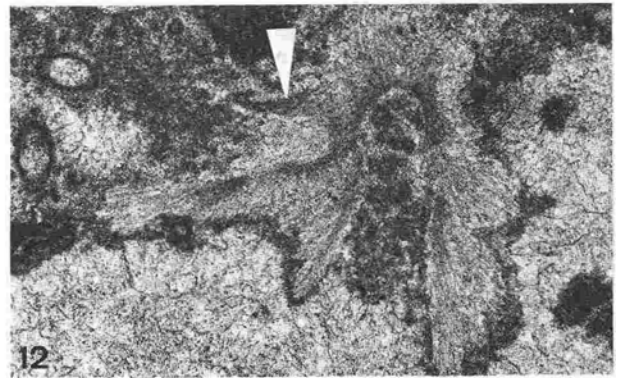
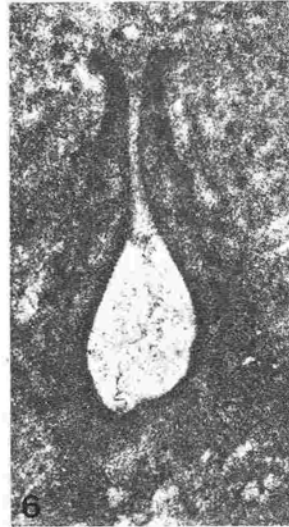
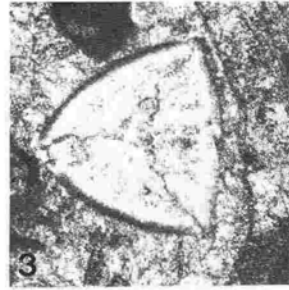
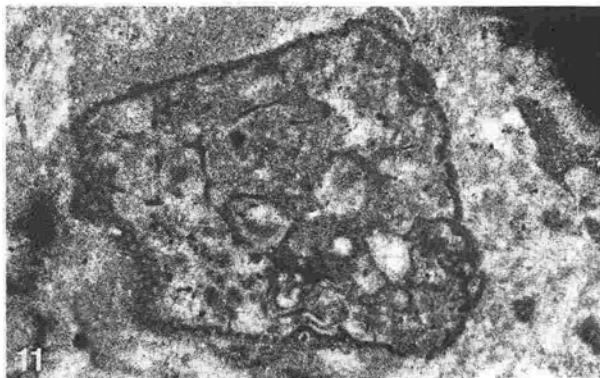
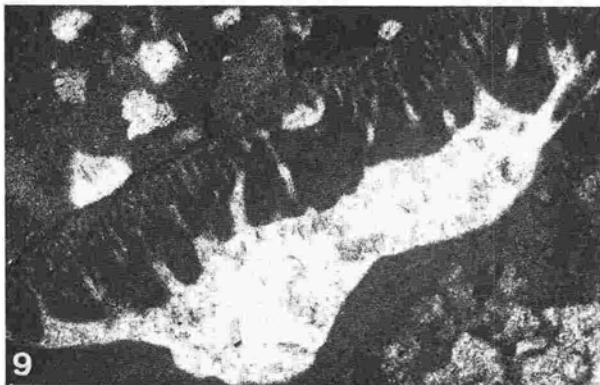
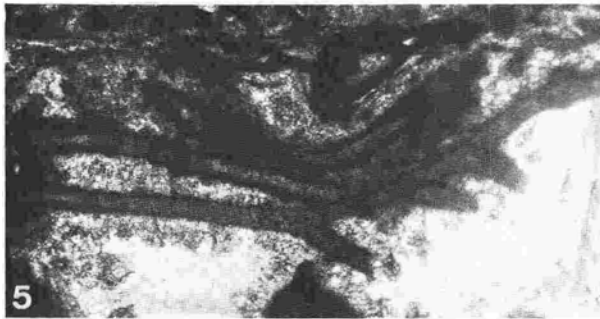
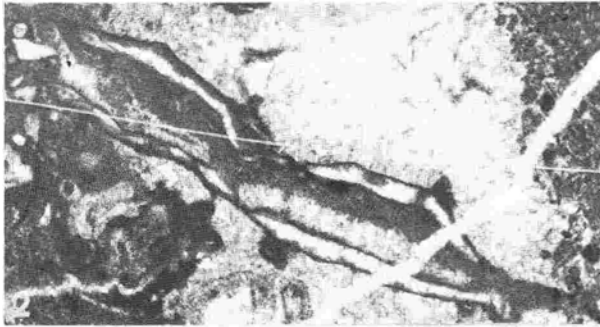


- Fig. 1. Porostromate Blaualge von Typ *Zonotrichites/Apophoretella* (Form-Typ G) mit auffallend dünnen, parallel verlaufenden Zelleröhren. Adnet; A/24/3; 20 x.
- Fig. 2. Porostromate Blaualge von Typ *Cayeuxia/Garwoodia* (Form Typ E) mit locker stehenden und sich rechtwinklig gabelnden Zelleröhren. Rötelwand; h/33 b; 40 x.
- Fig. 3. Porostromate Blaualge von Typ *Cayeuxia/Garwoodia* (Form Typ C). Charakteristisch sind die auffallend locker und unregelmäßig angeordneten Zelleröhren und die ausgeprägte Wachstumsschichtung. Rötelwand; z/8/4.
- Fig. 4. *Girvanella* ? sp. 2, ein Bruchstück von *Alpinophragmium perforatum* FLÜGEL umkrustend. Beide Organismen zählen zu den häufigsten Epibionten an den Außenrändern der Riffknospen. Rötelwand; o/30; 25 x.
- Fig. 5. Bohrungen von Algen erzeugen eine randliche Mikritrinde (micrite envelope nach BATHURST 1967) an den Koralliten von *Thecosmilia clathrata* EMMRICH Form A im Bereich der Lösungsfläche an der Tropfwand (Adnet). Die Anbohrung erfolgte nach der Auslösung der Septen und der Zementation der Koralliten-Innenräume. Dies spricht für eine synsedimentäre Entstehung der Lösungsflächen. Adnet; A/1; 35 x.
- Fig. 6. Massive Stockkoralle (*Astraeomorpha* sp.), durch Problematikum A OHLEN und *Bacinella irregularis* RADOICIC onkoidisch umkrustet. Typisch für massive Kolonien sind großem unter der Oberfläche umbiegende und sich verbreitende Bohrlöcher unbekannter Herkunft. Adnet; B/6/2; 1 x.
- Fig. 7. Verschiedene Formen von Bohrlöchern in Schalen sind typisch für den Bereich der Detritus-Schlamm-Fazies. Rötelwand; a/4/6; 30 x.
- Fig. 8. Anbohrung eines Echinodermen-Fragmentes. Die Ausbildung von U-förmigen Bohrlöchern in festem Substrat stellt eine Spezialform unter den Endobionten dar. Rötelwand; a/4/6; 75 x.
- Fig. 1. Porostromate bluegreen algae of the type *Zonotrichites /Apophoretella* (form type G), with very thin and parallel arranged cellular filaments.
- Fig. 2. Porostromate bluegreen algae of the type *Cayeuxia/Garwoodia* (form type E). The cellular filaments are loosely arranged and ramify within a rectangular modus.
- Fig. 3. Porostromate bluegreen algae of the type of *Cayeuxia/Garwoodia* (form type C). Typical are the very loosely and irregularly arranged cellular filaments and the strong growth zonation.
- Fig. 4. *Girvanella* ? sp. 2, which grows on a fragment of *Alpinophragmium perforatum* FLÜGEL. Both organisms belong to the most frequent epibionts of the external margins of reef patches.
- Fig. 5. Boring algae causing micrite envelopes (BATHURST 1967) on the corallites of *Thecosmilia clathrata* EMMRICH form A at the solution surface of the Tropfwand (Adnet). The borings took place after the solution of the septae and the cementation of the corallites.
- Fig. 6. Massive coral colony (*Astraeomorpha* sp. ) showing an oncolitic crust of Problematikum A OHLEN and *Bacinella irregularis* RADOICIC. The massive colonies are characterized by large boreholes of unchanging and widening their direction below the surface.
- Fig. 7. Different types of boreholes in shells are typical for the detrital-mud facies.
- Fig. 8. Boring in an echinoderm fragment.

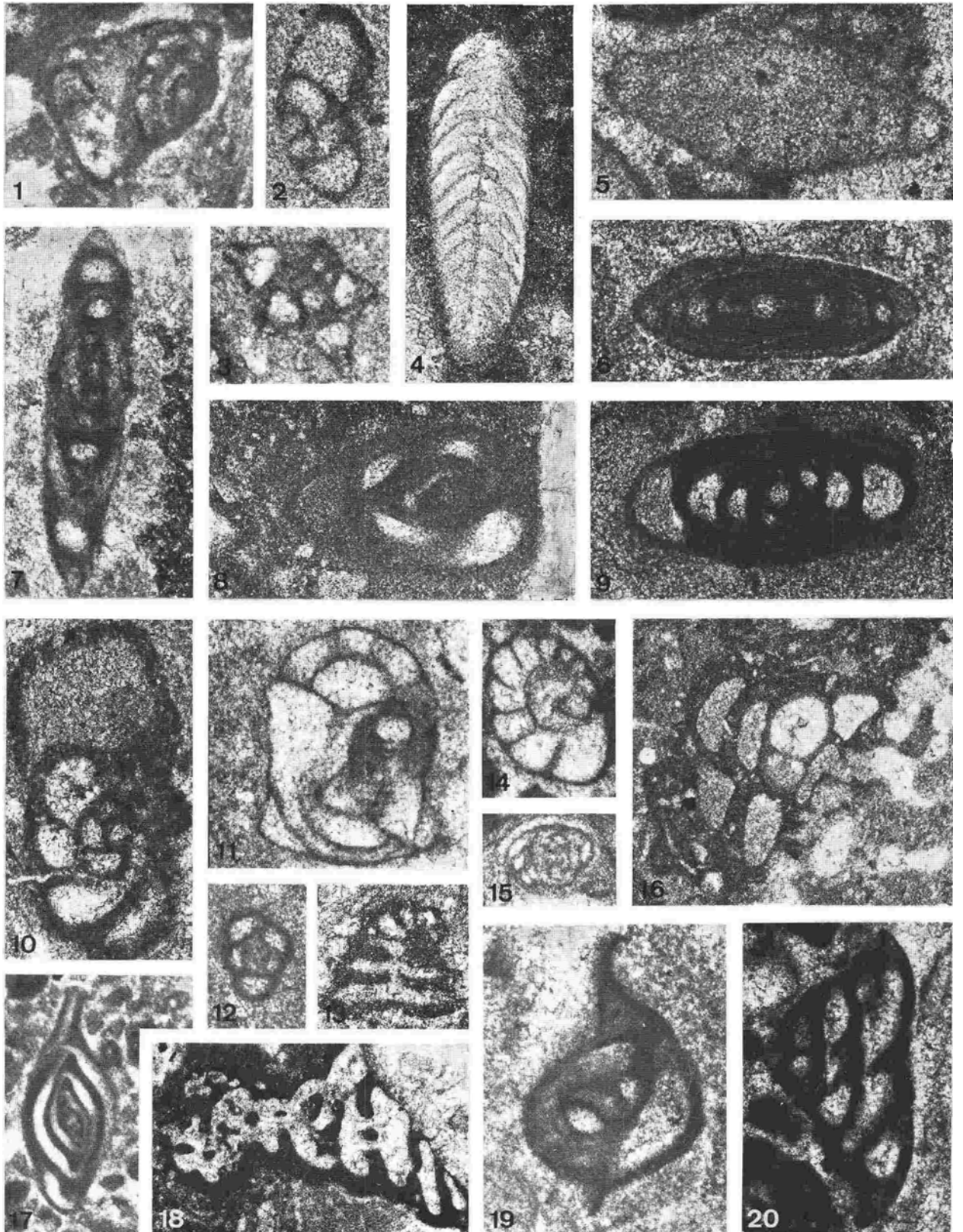




- Fig. 1. Problematikum sp. 2; aus einem rund 10  $\mu$  starken Doppelfaden aufgebaute, kettenartige Struktur, hier frei im Sediment liegend. Adnet; A/65/3; 100 x.
- Fig. 2. *Lamellitubus cauticus* OTT. Einseitig offene Röhre, deren Wand aus diagonal verlaufenden Lamellen aufgebaut ist. Charakteristisch ist die ringartige Einschnürung im mittleren Abschnitt der Röhre. Rötelwand; a/8/1; 10 x.
- Fig. 3. Problematikum sp. 1. Der Organismus bildet ein gleichseitiges Dreieck, dessen drei prismatische Wände an den Eckpunkten scharnierartig ineinander greifen. Rötelwand; f/29; 46 x.
- Fig. 4. Problematikum sp. 5. ?Wurmhöhle, bestehend aus weitem, glattwandigem Zentralraum (hier mit Internsediment gefüllt) und einer agglutinierten Wand. Adnet; A/50/2; 10 x.
- Fig. 5. *Microtubus communis* FLÜGEL; inkrustierendes, stark verzweigtes Exemplar. Rötelwand; a/5/3; 30 x.
- Fig. 6. *Tubiphytes* ? sp. 1; von *Tubiphytes* MASLOV, 1956 ist diese Form durch die Breite des Innenraumes, durch die segmentierte Wand und durch das Fehlen einer konzentrischen Anlagerung unterschieden. Adnet; A/50/3; 70 x.
- Fig. 7. *Globochaete tatriva* RADWANSKI. Jeweils zwei, im Durchmesser 400 bis 500 Mikron große Sporen bilden eine Zyste. Rötelwand; h/29; 30 x.
- Fig. 8. *Baccanella floriformis* PANTIC. Zusammenballung einzelner rosettenartiger Individuen. Adnet; A/50/2; 20 x.
- Fig. 9. Problematikum A OHLEN als einer der häufigsten inkrustierenden Organismen in den Riffen der alpinen Obertrias. Deutliche Übereinstimmung in der Subdermalstruktur mit dem zu den Codiaceen oder auch den Foraminiferen gestellten Mikroproblematikum *Lithocodium* ELLIOTT. Adnet; A/129; 30 x.
- Fig. 10. Problematikum A OHLEN mit Ausfüllung des inneren Hohlraumes durch ein unregelmäßiges Maschenwerk, wodurch ein genetischer Zusammenhang mit dem Problematikum *Bacinella irregularis* RADOICIC hergestellt wird. Adnet; B/33; 40 x.
- Fig. 11. *Bacinella ordinata* PANTIC. Querschnitt durch die basale Zellschicht. Im Zentrum ist das obere Maschengewebe angeschnitten. Rötelwand; c/3; 40 x.
- Fig. 12. *Radiomura cautica* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER. Extrem häufiger Sekundärsiedler der Riffgerüstbildner im zentralen Bereich von Riffknospen. Die Art bildet Einzelformen (Abb., der Pfeil zeigt eine zweite Kammer an), Ketten und Aggregate aus zahlreichen Kammern. Adnet; A/14; 40 x.
- Fig. 1. Problematikum sp.2; chain-like structure, consisting of a 10  $\mu$  thick double filament. Isolated within the sediment.
- Fig. 2. *Lamellitubus cauticus* OTT. Tube with opening at one side and a wall made by diagonal laminae. The form is characterized by a ring-like construction in its middle part.
- Fig. 3. Problematikum sp. 1. The organism forms a triangle with three prismatic walls.
- Fig. 4. Problematikum sp. 5. Tube of a worm? consisting of wide internal channel with a smooth internal wall (in this case filled with internal sediment) and of an agglutinated wall.
- Fig. 5. *Microtubus communis* FLÜGEL; encrusted strongly ramified specimen.
- Fig. 6. *Tubiphytes* ? sp. 1; this form differs from *Tubiphytes obscurus* MASLOV, 1956 by the width of the internal cavity and by the segmentated wall.
- Fig. 7. *Globochaete tatriva* RADWANSKI. Two spores form a cyst. Diameter of the spores 400 to 500  $\mu$  in diameter.
- Fig. 8. *Baccanella floriformis* PANTIC. Aggregation of isolated rosette-like specimens.
- Fig. 9. Problematikum A OHLEN, one of the most frequent encrusting organisms in the reefs of the alpine Upper Triassic. A striking similarity of the subdermale structure with the microproblematikum *Lithocodium* ELLIOTT is evident. Codiacean algae of foraminifera.
- Fig. 10. Problematikum A OHLEN together with an irregular structure, which may belong to the problematicum *Bacinella irregularis* RADOICIC.
- Fig. 11. *Bacinella ordinata* PANTIC. Cross section of the basal cellular layer. Section through the center of the upper internal structure.
- Fig. 12. *Radiomura cautica* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER. Very frequent secondary reef frame-builders within the central part of the reef patches. The species occurs as isolated growth forms (the arrow points to a second chamber), in chains and in aggregates of numerous chambers.

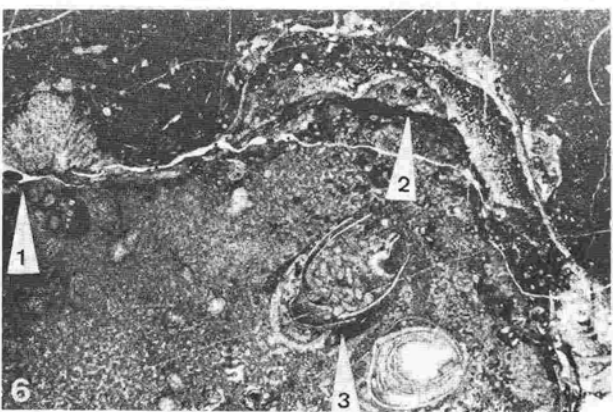
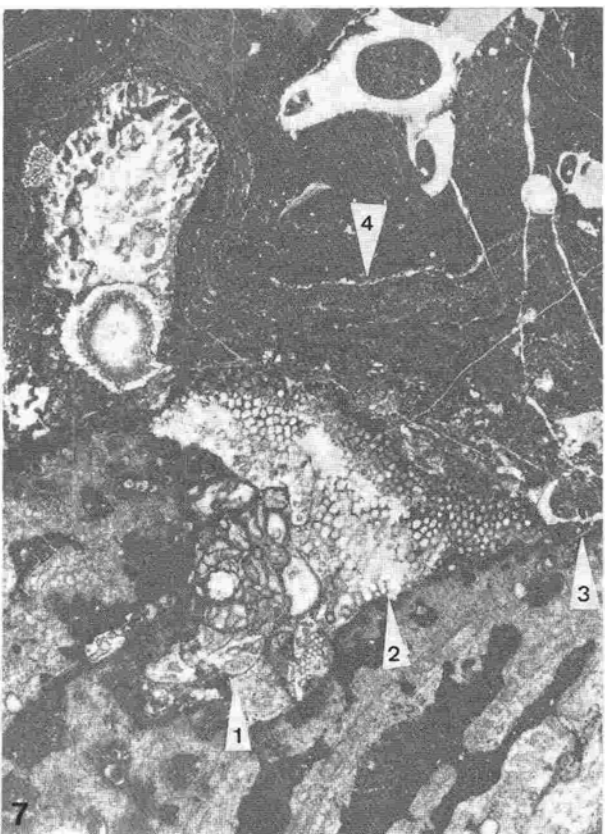
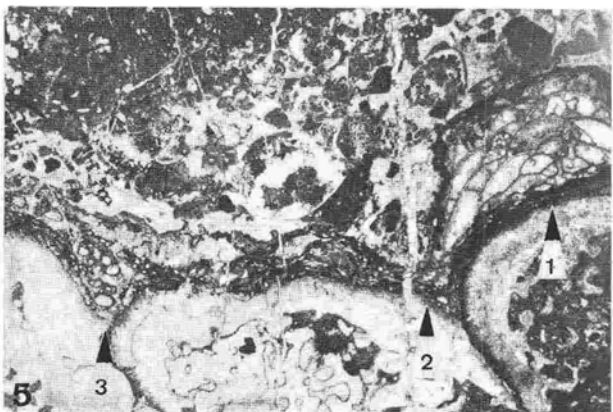
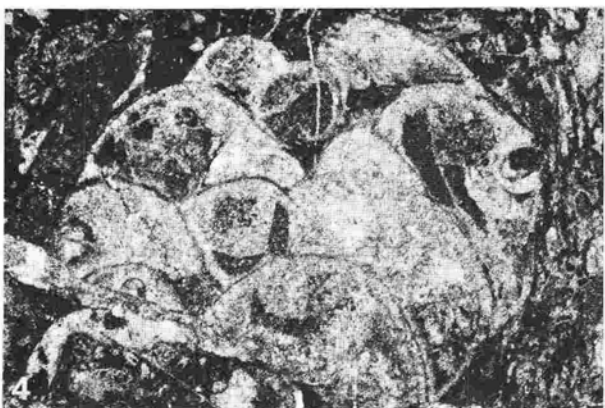
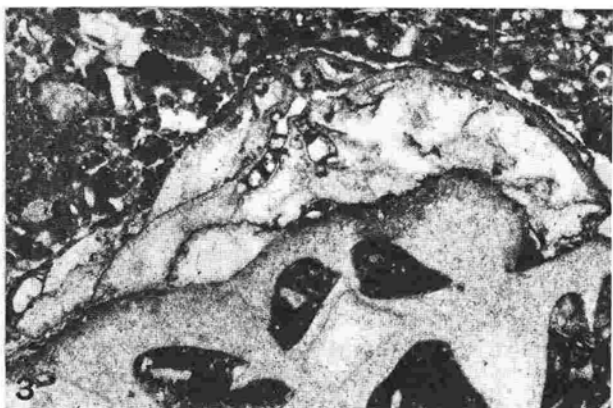
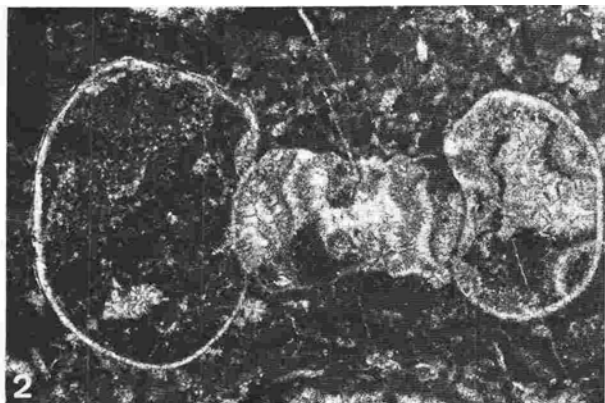
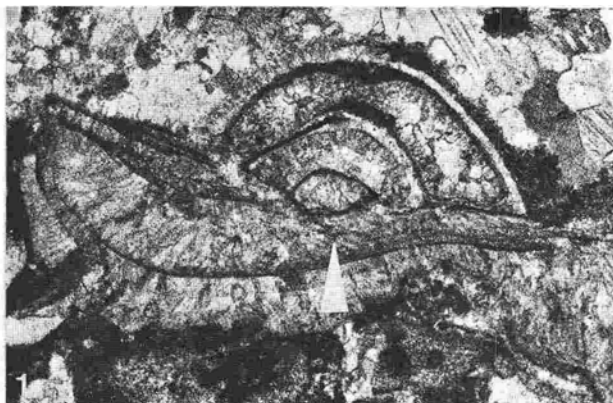


- Fig. 1. *Variostoma coniforme* KRISTAN-TOLLMANN. Adnet; A/125; 50 x.
- Fig. 2. *Trochammina jaunensis* BRÖNNIMANN & PAGE. Röteland; a/12; 150 x.
- Fig. 3. *Quinqueloculina* sp.. Röteland; h/8; 100 x.
- Fig. 4. *Frondicularia* sp.. Adnet; B/34; 100 x.
- Fig. 5. *Involutina communis* (KRISTAN). Adnet; B/6/2; 60 x.
- Fig. 6. *Ophthalmidium leischeri* (KRISTAN-TOLLMANN). Röteland; a/11; 150 x.
- Fig. 7. *Ophthalmidium carinatum* (LEISCHNER) Adnet; A/4; 90 x.
- Fig. 8. *Miliolipora cuvillieri* BRÖNNIMANN & ZANINETTI. Röteland; H/2" 100 x.
- Fig. 9. "*Sigmoilina*" sp.. Adnet; A/33; 100 x.
- Fig. 10. *Endothyra/Endothyranella* . Röteland; o/36; 100 x.
- Fig. 11. *Galeanella panticae* ZANINETTI & BRÖNNIMANN. Röteland; a/8/3b; 60 x.
- Fig. 12. *Agathammina austroalpina* KRISTAN-TOLLMANN & TOLLMANN, Röteland; e/7; 100 x.
- Fig. 13. *Lituosepta* sp. indet.. Röteland; f/55; 70 x.
- Fig. 14. *Duostominidae* . Adnet; A/70; 40 x.
- Fig. 15. *Glomospira* sp. indet.. Adnet; A/36; 100 x.
- Fig. 16. Sessiler Sandschaler, gen. et sp. indet. Adnet; B/54; 40 x.
- Fig. 17. *Ophthalmidium tradicum* (KRISTAN). Adnet; A/1; 40 x.
- Fig. 18. *Alpinophragmium perforatum* FLÜGEL. Adnet; B/27; 20 x.
- Fig. 19. *Galeanella* sp. 1. Röteland; a/8/3a; 150 x.
- Fig. 20. "*Tetrataxis*" *inflata* KRISTAN. Adnet; A/1, 40 x.



- Fig. 1. Sessiler Gastropode (?Vermetidae), ein häufiger Epibiont auf Gerüstbildnern wie Hydrozoen, Tabulozoen und Schwämmen, hier ein Schalenstück besiedelnd. Röteland; d/3a; 30 x.
- Fig. 2. Juveniler Ammonit aus dem Außenbereich einer Riffknospe. Röteland; z/23; 15 x.
- Fig. 3. *Annacoelia mirabilis* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER, einer Koralle aufwachsend. Die flach-polsterförmige Gestalt wird als Anpassung an die inkrustierende Lebensweise gedeutet. Adnet; A/98; 10 x.
- Fig. 4. *Annacoelia interiecta* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER. Ebenfalls sehr häufige Epizoe in den beiden Riffen. Von *Annacoelia mirabilis* durch die unregelmäßig glomerate Kammeranordnung, die Vielzahl der Zentralrohre und die zahlreichen Vesiculae unterschieden. Röteland; a/1; 7 x.
- Fig. 5. *Weltheria cf. repleta* mit Bewuchs von *Annacoelia interiecta* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER (1), *Microtubus communis* FLÜGEL (2) und *Radiomura cautica* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER (3). Typischer Sekundärbewuchs in den Kalkschwamm-Hydrozoen-Gemeinschaften. Röteland; z/34; 3 x.
- Fig. 6. *Disjectopora* sp. mit Bewuchs von Bryozoen (1), *Microtubus communis* FLÜGEL, *Radiomura cautica* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER, *Annacoelia mirabilis* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER (2), Hydrozoen und sessile Brachiopoden. Bohrlöcher mit mehreren Generationen lithophager Muscheln, teilweise auch mit *Serpula* sp. 2 ausgefüllt (3). Röteland; z/15 a; 3,2 x.
- Fig. 7. Inkrustierung einer großwüchsigen *Colospongia* durch *Annacoelia interiecta* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER (1), Tabulozoa sp. 1 (2), sessilen Brachiopoden (3), Hydrozoen (div.sp.) und Krusten von *Microtubus communis* FLÜGEL / Spongioströmata und Spongioströmata (4). Ausschnitt aus Taf. 21/3). Adnet; A/10; 3 x.
- Fig. 1. Sessile gastropod (?Vermetidae), a frequent epibiont on reef builders like hydrozoans, tabulozoans and sponges; here growing on a shell fragment.
- Fig. 2. Juvenile ammonite from the external part of w reef patch.
- Fig. 3. *Annacoelia mirabilis* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER, growing on a coral. The flat dome-shaped form can be interpreted as an adaptation to an encrusting kind of life.
- Fig. 4. *Annacoelia interiecta* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER. Also a frequent epizoan of both reefs. The species differs from *Annacoelia mirabilis* by the irregular glomerate arrangement of the segments, by the numerous central channels and by numerous vesiculae.
- Fig. 5. *Weltheria cf. repleta* with encrustations by *Annacoelia interiecta* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER (1), *Microtubus communis* FLOGEL (2) and *Radiomura cautica* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER (3). Secondary overgrowth within the calcisponge-hydrozoan-communities.
- Fig. 6. *Disjectopora* sp. with encrustation by hydrozoans (1), *Microtubus communis* FLOGEL, *Radiomura cautica* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER (2), hydrozoans and sessile brachiopods. Boreholes with several generations of lithophagenous pelecypods, partly filled with *Serpula* sp. 2.
- Fig. 7. Encrustation of a large *Colospongia* by *Annacoelia interiecta* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER (1), Tabulozoa sp. 1 (2), sessile brachiopods (3), hydrozoans (div.sp.) and by crusts of *Microtubus communis* FLOGEL/Spongioströmata and by Spongioströmata (4). Section of pl. 21/3.





- Fig. 1 und 2. Bevorzugte Wuchsrichtung von *Thecosmilia clathrata* Form A. Kolonien in verschiedenen Riffknospen des Tropfbruches /Adnet, dargestellt in Kreisdiagrammen. Abb. 1 links zeigt das radial nach außen gerichtete Wachstum der Kolonien in eine halbkreisförmig angelegten Riffknospe (Steinbruchsohle A). In Abb. 1 rechts dominiert ein deutliches Maximum, hervorgerufen durch die Anlage der Kolonien in zum Riffknospen-Außenrand parallel verlaufenden Reihen (Steinbruchsohle B). Das Diagramm in Abb. 2 bringt die fehlende Wuchsorientierung in isoliert stehenden Kolonien auf Steinbruchsohle C zum Ausdruck.
- Fig. 3 und 4. *Colospongia* sp. 1 aus dem inneren Teil einer Riffknospe. Extrem starker Bewuchs durch Tabulozoen-Kolonien, Kalkschwämme, Serpeln und verschiedenartige Mikroorganismen. 1: *Colospongia* sp. 1; 2: Tabulozoa sp. 1; 3: *Annacoelia interiecta* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER; 4: sessiler Brachiopode; 5: *Microtubus communis* FLÜGEL/ Spongiostromata-Krusten. Adnet; A/10, 1 x.
- Fig. 1 and 2. Reef cavity within the center of the reef patch at the "Spaltenwand", "Tropfbruch", Adnet. Framebuilders as *Thecosmilia clathrata* form A, *Thecosmilia clathrata* form B, *Montlivaltia norica* and *Paradeningeria* form the walls of a cavity, which act as a biotope for further calcisponge species (*Cryptocoelia* ? sp. 1). Deposition of fine grained lime mud and zementation of the remaining cavities.
- Fig. 3 and 4. *Colospongia* sp. 1 of the central part of a reef patch. Extremely strong encrustation by tabulozoan colonies, calcisponges, serpulids and different microorganisms. 1: *Colospongia* sp. 1; 2: Tabulozoa sp. 1; 3: *Annacoelia interiecta* SENOWBARI-DARYAN & SCHÄFER; 4: sessile brachiopod; 5: *Microtubus communis* FLÜGEL/Spongiostromata crusts.

