

Muschelschalen als Archive: Neue Einblicke in Klima und Umwelt der Vergangenheit

Bernd R. Schöne

Verstärkt halten moderne Analyseverfahren in die Paläontologie Einzug. Sie tragen dazu bei, fossilen Überresten quantitative Informationen über individuelle Lebensweise und Lebensgeschichte, Umwelt und Klima abzurufen, die bis vor wenigen Jahren noch niemand für möglich gehalten hätte. Die Paläontologie ist ein ganzes Stück interdisziplinärer geworden und erlebt eine neue Blüte. Ihr eröffnen sich zahlreiche neue Forschungsperspektiven und eine Reihe neuer, fächerübergreifender Kooperationen. Sogar eine tiefere Verwurzelung in den sogenannten Angewandten Wissenschaften ist in greifbare Nähe gerückt. Hier wird einer dieser modernen Forschungsansätze vorgestellt, der seit wenigen Jahren einen steilen Auftrieb erlebt: die Muschel-Sklerochronologie. Der Begriff leitet sich aus dem Griechischen ab und bezeichnet die Wissenschaft von zeitlich datierbaren Variationen im Zuwachs und in den chemisch-physikalischen Verhältnissen von Muschelschalen.

Muscheln bieten das vermutlich umfangreichste, zeitlich und räumlich am höchsten auflösende Klima- und Umweltarchiv des Phanerozoikums. In ihren Schalen speichern sie nämlich außer ihrer individuellen Lebensgeschichte (Geburts- und Todesdatum, Daten erfolgloser Attacken von Beutegreifern, Sturmereignisse, etc.) zeitlebens Temperatur, Nahrungsbedingungen oder Verschmutzungsgrad des umgebenden Wassers. Mehr noch: Mittels Tages- (!) und Jahr-, „ringen“ lässt sich jeder Schalenabschnitt und damit jede der in den Schalen gespeicherten Informationen in einen zeitlichen Rahmen stellen und, sofern das Sterbedatum bekannt ist, sogar kalendergenau datieren. Solche Daten finden in der Archäologie, im Umweltmonitoring und in der Klimaforschung Anwendung.

Unzählige Muscheln sind in den Küchenabfallhaufen indigener Völker überliefert (Abb. 1). Diese Archive geben beispielsweise Aufschluss über Ernährungsgewohnheiten und Subsistenzstrategien mobiler Gesellschaften. Dagegen lassen sich moderne und subrezent Schalen nutzen, um Gewässerqualitäten retrospektiv zu untersuchen und den Zeitpunkt der Einleitung nicht natürlicher Stoffe in Flüsse, Seen und Bäche festzustellen. Da-

rüber hinaus sind insbesondere Meeresmuscheln für die Optimierung numerischer Klimamodelle bedeutsam. Dies soll hier näher beleuchtet werden.



Abb. 1: Muschelabfallhaufen wie diesen von der bronzezeitlichen Siedlung Jarlshof an der Südspitze der Shetland-Inseln findet man bei vielen küstennah lebenden Völkern.

Foto: G. Schweigert.

Klimaarchive ermöglichen Klimaprognosen

Eine genaue Kenntnis des Klimas der Vergangenheit bildet die Grundlage für Klimaprognosen. Computermodelle zur Klimavorhersage werden an Paläoklimadaten „geëcht“. Je besser die numerischen Modelle mit den tatsächlichen Paläoklimadaten übereinstimmen und je höher die zeitliche Auflösung der Paläoklimadaten ist, umso präziser lässt sich das Klima der Zukunft simulieren. Da meteorologische Aufzeichnungen aber bestenfalls 150 Jahre zurückreichen, müssen Klimadaten vor 1860 z.B. aus natürlichen Klimaarchiven rekonstruiert werden. Außerdem ist das Klima spätestens seit Beginn der Industriellen Revolution (1790) stark anthropogen beeinflusst. Natürliche Zyklen, Schwankungsbreiten und Extreme des Klimas sind deshalb ausschließlich über Paläoklimaarchive zugänglich, traditionell vor allem aus Archiven mit jährlicher Auflösung, also Bäumen, Korallen, Eiskernen und jahreszeitlich geschichteten Sedimenten (Warven). Die Jahresringbreite und -dicke von Bäumen liefert wertvolle Informationen über Schwankungen im Niederschlag und von sommerlichen Lufttemperaturen. Jahreszeitlich geschichtete Seesedimente geben Aufschluss über Wassertemperatur, Bioproduktivität oder Starkregenereignisse. Eiskerne informieren über Lufttemperaturen oder die Zusammensetzung der Atmosphäre, zum Beispiel den Kohlendioxidgehalt.

Derzeit verfügbare Paläoklima-Archive sind jedoch in ihrer räumlichen und zeitlichen Auflösung stark begrenzt. Beispielsweise ist die zeitliche Auflösung von Sedimenten, Eiskernen, Korallen und Bäumen bestenfalls jährlich; saisonale Ereignisse können keinem Kalenderdatum zugeordnet werden. Bäume liefern außerdem nur dann Klimadaten, wenn sie an Extremstandorten wie der Baumgrenze im Hochgebirge wachsen. Oft sind die in Jahresringen gespeicherten Klimainformationen stark durch standortbedingte Umweltbedingungen (z.B. Grundwasserstand) überprägt; deshalb ist eine große Probenmenge nötig. Die meisten Korallen wachsen nur in den Tropen. Aus den Ozeanen, die immerhin etwa 2/3 der Oberfläche unseres Planeten bedecken, fehlen vergleichbare Daten. Aus der Zeit vor 1860 wissen wir praktisch nichts über kurzfristige Umweltänderungen im Ozean, weder deren Frequenz, Schwankungsbreiten oder Extreme noch über die

Stärke der Kopplung von Ozean und Atmosphäre. Meere nehmen im Klimasystem jedoch eine besondere Rolle ein. Sie transferieren Energie, beispielsweise aus dem Golf von Mexiko über den Nordatlantikstrom nach Mittel- und Nordeuropa. In höheren Breiten wird die Energie in Form von Wärme an die Atmosphäre abgegeben und sorgt bei uns für ein mildes Klima. Nebenbei sind Golfstrom und Nordatlantikdrift Teil des globalen Energie-Förderbands, das eine kontinuierliche Umwälzung der Wassermassen aller Ozeane aufrechterhält. Dieser Energietransport unterliegt allerdings periodischen Schwankungen und beeinflusst wegen der Wechselwirkungen zwischen Ozean und Atmosphäre nachhaltig das Klima.

Muscheln: vielfältige Lebensräume und hohes Alter

Jahrhunderte bis Jahrtausende lange Klimaschwankungen sind gut untersucht und z.B. durch marine Sedimente belegt. Klimaschwankungen auf saisonalen bis jahrzehntelangen Zeitskalen sind dagegen mangels geeigneter Archive nahezu unerforscht, und das trotz der Relevanz für die numerische Klimamodellierung. Hier kommen nun Muscheln ins Spiel. Diese siedeln in verschiedensten aquatischen Habitaten, in Polnähe und am Äquator, in der Tiefsee wie im Flachwasser und auch im Süß- und Brackwasser. Diese enorme biogeographische Verbreitung ist unter wasserlebenden Tieren beispiellos und spiegelt sich in der enormen Artenvielfalt und Individuenzahl. Im Laufe ihrer Evolution entstanden sehr unterschiedliche Lebens- und Ernährungsweisen. Die Elefantenrüsselmuschel, *Panopea abrupta*, lebt beispielsweise mehr als einen Meter tief im Sediment vergraben und kann sich als ausgewachsenes Tier infolge der Rückbildung des Grabfußes nicht mehr aus diesem Gefängnis befreien. Wird der Siphon bei Gefahr durch Verbiss nicht rechtzeitig zurückgezogen, ist das Schicksal des Tiers besiegelt. Pectiniden schützen sich bei Gefahr anders. Sie können mehrere Meter schwimmend überwinden. Das Größenspektrum von Muscheln reicht von der millimeterkleinen *Caryocorbula* sp. bis zu drei Meter langen Inoceramen (*Platyceramus platinus*).

Mindestens genauso beeindruckend sind die Lebensalter von Muscheln. Während einige Arten (*Donax variabilis*; Jones et al. 2005) nur wenige Monate leben, bringen es andere

auf Alter von 400 bis 500 Jahren (Islandmuschel *Arctica islandica*; Schöne et al. 2005a) und mehr (*Neopycnodonte zibrowii*: 545 Jahre; Wisshak et al. 2009). Muscheln gehören damit zu den langlebigsten einzeln lebenden Tieren. Witbaard (1997) hat die Islandmuschel deshalb in seiner Dissertation bereits als „Tree of the Sea“ titliert; Rekordhalter war damals ein 225 Jahre altes Individuum (Ropes 1985). Zum Vergleich: Wale erreichen ein Alter von bis zu 250 Jahren, Schildkröten bis zu 180 Jahren und Fische bis zu 205 Jahren. Der nachweislich älteste Mensch, Jeanna Calment, starb am 4. August 1997 im Alter von 122 Jahren. Nur ein Riesenschwamm (*Scolymastra joubini*) übertrifft diese Lebensspannen mit ca. 10000 Jahren bei weitem. Bei Muscheln lässt sich das Alter anhand von Wachstumsringen abzählen. Damit sind Muscheln die Rekordhalter unter den langlebigsten Tieren mit periodisch-akkretionären Zuwachsmustern. Die älteste derzeit bekannte Art mit durchgängig zählbaren Jahresringen ist die Islandmuschel.

Periodischer Schalenwuchs

Muschelschalen lassen sich als Biokeramiken charakterisieren, Verbundstoffe aus einer anorganischen Kristallinphase (Kalziumkarbonat, CaCO_3 , meist in Form der beiden Modifikationen Aragonit und/oder Kalzit) sowie organischen Komponenten (wasser-

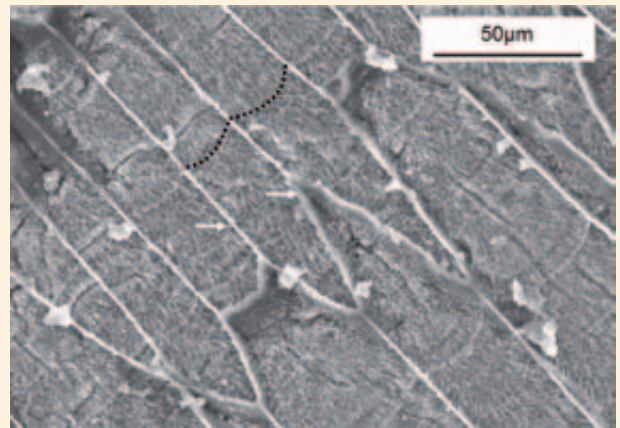


Abb. 2: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme der äußeren Schalenlage (Prismenschicht) im angeätzten Schalenquerschnitt einer Süßwassermuschel. Die Pfeile weisen auf organische Hüllen, welche die Kristallbildung (hier Prismen) steuern; die gepunktete Linie zeichnet eine Wachstumslinie nach Wachstumsrichtung von links oben nach rechts unten im Bild.

lösliche Mucopolysaccharide und Glucosamide und wasserunlösliche Proteine; Abb. 2). Den organischen Phasen kommen mehrere Aufgaben zu. Sie bilden eine Art Schablone für das Kristallwachstum, bestimmen Größe, Form und Textur (Kristallgröße, -form und -habitus) der entstehenden Biominerale, und erhöhen – eingelagert in die Kristalle – die Stabilität und Elastizität der Schale. Manche organische Komponenten beschleunigen

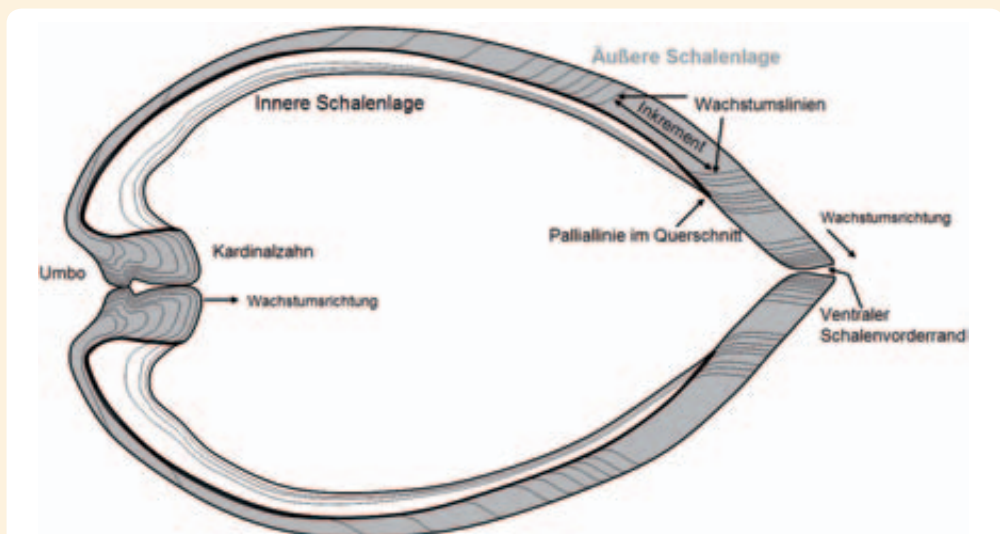


Abb. 3: Schematischer Querschnitt einer Muschelschale. Sklerochronologische Studien konzentrieren sich auf die äußere Schalenlage, die ein permanentes Archiv mit eingebautem Kalender (periodische Zuwachsmuster: Linien und Inkremente) darstellt. Dagegen ist die innere Schalenlage bei geschlossenen Klappen Lösungsprozessen durch saure Stoffwechsel-Endprodukte ausgesetzt und scheidet daher als Archiv aus.

außerdem das Kristallwachstum und steuern gemeinsam mit bestimmten Elementen (beispielsweise Magnesium), ob Aragonit oder Kalzit entsteht.

Muschelschalen wachsen durch Anlagerung (Akkretion) von Schalensubstanz entlang des ventralen Schalenrands (Abb. 3). Schrumpfen können die Schalen nicht. Allenfalls kann die Schale dünner werden, wenn die Klappen häufiger geschlossen bleiben, z. B. wegen widriger Umweltbedingungen. Dann filtert das Tier kein Wasser und nimmt auch keinen frischen Sauerstoff auf. Sobald der Sauerstoffgehalt im Innern der geschlossenen Schale unter einen kritischen Wert gesunken ist, wechselt das Tier in den anaeroben Stoffwechsel. Die entstehenden metabolischen Endprodukte sind sauer und werden praktisch automatisch neutralisiert, indem die innere Schalenoberfläche angelöst wird.

Der eingebaute Kalender

Muscheln verfügen über einen eingebauten Kalender. Zwar wachsen die Schalen zeitlebens, aber mit periodischen Zuwachsreduktionen. Als Folge davon bilden sich Wachstumslinien (Abb. 3), z. B. Jahreslinien und Tageslinien. Wachstumslinien zergliedern das Wachstumsmuster in zeitgleiche Abschnitte („Wachstumsinkremente“). Ein Couplet aus Zuwachslinie und Zuwachsinkrement könnte in Anlehnung an die dendrochronologische Terminologie als Zuwachs„ring“

bezeichnet werden. Zuwachs„ringe“ können verwendet werden, um das Alter von Muscheln zu bestimmen und jedem Schalenabschnitt ein Datum zuzuordnen. In den Wachstumslinien ist der Anteil an Kalziumkarbonat zugunsten organischer Komponenten verschoben. Deswegen sind die Wachstumslinien meist als dunkle Linien erkennbar. Die Inkremente enthalten hingegen einen relativ höheren Anteil an CaCO_3 und erscheinen deshalb heller.

Die Ursache für die Periodizität im Zuwachs ist in den Genen verankert. Wie sämtliche Lebewesen funktionieren auch Muscheln nur innerhalb ihrer physiologischen Grenzen optimal. Oberhalb und unterhalb bestimmter artlich festgelegter Temperaturgrenzen ist die Stoffwechselrate der Tiere reduziert, und es bildet sich kaum oder keine Schale. Bei etlichen Muscheln sind deshalb Winterlinien, bei anderen Sommerlinien entwickelt. Der Zeitpunkt der jährlichen Wachstumsreduktion kann innerhalb ein und derselben Art entlang geographischer Breiten variieren. In subtropischen Breiten bilden einige Arten Sommerlinien, in extratropischen Breiten Winterlinien (Abb. 4). Es gibt sogar Arten, die sowohl Winter- als auch Sommerlinien bilden (z. B. *Chione* spp. im nördlichen Golf von Mexiko; Schöne et al. 2002). Deshalb ist eine sorgfältige Analyse nötig, wann die saisonale Wachstumsreduktion tatsächlich erfolgt.

In den Genen aller Lebewesen ist aber auch eine Art Metronom gespeichert. Diese innere biologische Uhr „tickt“ ungefähr im 24-Stundenrhythmus (‘circadian’ = ungefähr täglich) und sorgt für regelmäßige Ruhephasen. Tatsächlich haben Experimente mit Süßwassermuscheln gezeigt, dass viele Arten gerade etwa acht Stunden pro Tag aktiv sind und Schale bilden (Schöne 2008), und zwar nachts (im Labor; lfd. Untersuchungen). Den Rest der Zeit bleiben die Klappen meist geschlossen, und die Muschel ruht. Vor Beginn und nach Ende der Ruhephasen bilden sich täglich Zuwachszonen. Während

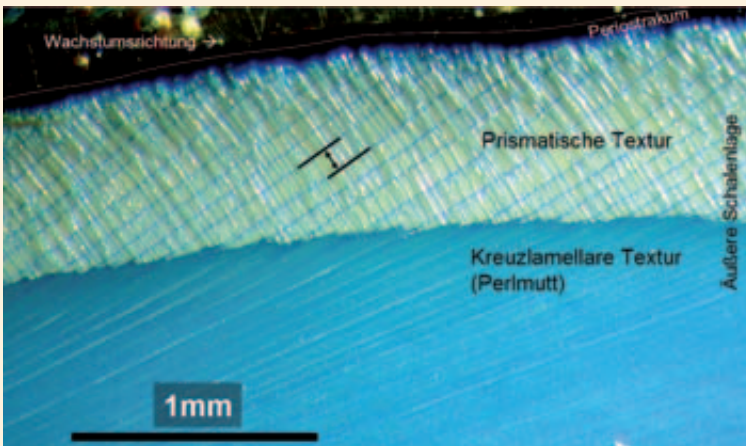


Abb. 4: Jährliche Wachstumsmuster im angeätzten und gefärbten Schalenquerschnitt einer Süßwassermuschel. Wachstumslinien sind schwarz markiert, die von zwei Linien eingeschlossenen Schalenabschnitte (Doppelpfeil) heißen Inkremente. In diesem Beispiel sind die Jahreslinien besonders deutlich in der Prismenschicht der äußeren Schalenlage erkennbar. Nabezu senkrecht zu den Wachstumsmustern verlaufen hier die in Abb. 1 vergrößert dargestellten Kristalltexturen.

der aktiven Phase entsteht das Tagesinkrement. Die innere Uhr hilft dem Lebewesen, Zeit zu messen. Wahrscheinlich würden sich die Winter- und Sommerlinien auch dann bilden, wenn die Tiere im Aquarium bei gleichbleibenden Temperaturen gehalten werden würden. Viele Kaltwasserarten bilden übrigens weder Sommer- noch Winterlinien, sondern „Reproduktionslinien“. Sie reduzieren ihr Wachstum einige Wochen nach dem saisonalen Temperaturmaximum (im Oberflächenwasser im Spätsommer). In dieser Zeit werden die Energieressourcen vermutlich bevorzugt in die Produktion von Eiern und Spermien investiert und weniger in die Schale. Die biologische Uhr wird bei diesen Arten dazu verwendet, die Tage zu zählen, die seit dem saisonalen Temperaturmaximum verstrichen sind, um den günstigen Zeitpunkt für die Reproduktion zu ermitteln.

Die innere Uhr

Das innere Metronom der Lebewesen ist kein sehr präziser Taktgeber. Die Periodenlänge des circadianen Zyklus beträgt nicht exakt 24 Stunden, sondern kann um etliche Stunden davon abweichen, bei uns Menschen um eine Stunde, bei Muscheln um bis zu acht Stunden. Diese Flexibilität mag den Lebewesen eine potenziell längere phylogenetische Lebensdauer gewährt haben und spiegelt diese vielleicht sogar wider. Arten, die vor langer Zeit entstanden sind, waren zu Beginn ihrer Entstehung einer kürzeren Tagesdauer ausgesetzt, weil die Rotationsgeschwindigkeit der Erde um ihre Achse im Laufe der Erdgeschichte fortwährend abgenommen hat und die Tage länger geworden sind. Heute sind die Tage etwa zwei Stunden länger als im Devon. Die ungenaue innere biologische Uhr wird übrigens kontinuierlich durch periodische äußere Taktgeber neu justiert, beim Menschen durch Licht, bei vielen Muscheln eventuell durch Nahrungsverfügbarkeit.

Organismen im Gezeitenbereich verfeinerten das Verständnis der Arbeitsweise biologischer Uhren. Innere Uhren sind nicht nur zum Messen von Zeitabläufen relevant, sondern verleihen ihren Trägern vor allem die Fähigkeit der Antizipation repetitiv-periodischer äußerer Prozesse wie dem Tidenhub. Auch ohne diesen Taktgeber folgen intertidale Muscheln dem gewohnten Tidenmuster noch einige Wochen, wenn sie künstlich unter dauerhaft subtidalen Bedingungen gehalten werden. Tiere aus Bereichen mit semidiurnalem Tidenhub zeigen auch weiterhin

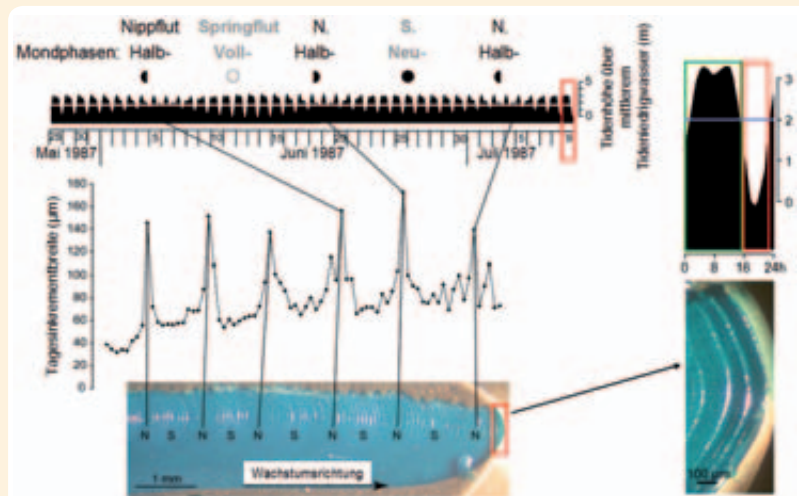


Abb. 5: Tidengesteuertes Zuwachsmuster in einer Muschelschale von Saxidomus gigantea. Bei Springflut (S) (Voll- und Neumond) werden deutlichere Wachstumslinien und schmalere Inkremente gebildet als bei Nippfluten (N) (Halbmondphasen). So entsteht in der Schale ein deutliches 14-Tagesmuster (Fortnights-Zyklen, SNS oder NSN-Zyklen). Das Exemplar wurde am 9. Juli 1987 am Abend zwei Meter über dem mittleren Tideniedrigwasser (blaue Linie, Vergrößerung rechts oben) lebend gesammelt. Laut Tidenkalender war zu diesem Zeitpunkt Ebbe (rot umrahmt). Tatsächlich hat sich am Schalenvorderrand gerade eine Zuwachslinie gebildet (Vergrößerung, unten rechts).

alle etwa zwölf Stunden eine erhöhte physiologische Aktivität (circalunidiane Aktivität). Wie passt das aber mit den circadianen Uhren zusammen? Um das Dilemma zu lösen, wurde die Existenz von zwei circadianen Uhren proklamiert, die in Antiphasen zueinander geschaltet seien (Palmer 1996). Bei uns Menschen würden beide Uhren synchron ticken und erst bei Reisen in andere Zeitzonen aus dem Takt kommen; die Synchronisierung entspräche dann dem bekannten Jet Lag. Tidenhub und circalunidiane Rhythmen spiegeln sich auch im Zuwachsmuster der Schalen wider (Abb. 5). In Regionen mit

semidiurnalen Tiden müssen die Tiere ihre Klappen zweimal pro Mondtag (24,8 Stunden) für die Dauer des Tideniedrigwassers geschlossen halten. Es bilden sich also pro Tag zwei Wachstumslinien. Mittags gebildete Zuwachslinien sind aus noch unbekanntem Gründen deutlicher und breiter entwickelt als um Mitternacht entstandene. Inkrementbildung findet dagegen nur während Wasserbedeckung statt. Bei Springflut (Voll- und Neumond) sind die Muscheln erhöhtem Stress ausgesetzt. Während der Nippflut (Halbmond) dagegen herrschen ruhigere Bedingungen, und die zur Schalenbildung zur Verfügung stehende Zeit ist länger. Deshalb sind die Nippfluten-Inkmente breiter und die Linien weniger deutlich ausgebildet als während der Springfluten. Ein Vollmond-Neumond-Zyklus (oder Neumond-Vollmond-Zyklus) hinterlässt deshalb in den Schalen noch ein weiteres, einfach erkennbares Wachstumsmuster, die Fortnight-Zyklen (Abb. 5).

Neues Forschungsfeld für Archäologie und Anthropologie

Dieser hochpräzise Schalenkalender mit Jahres-, Fortnight- und circadianen Wachstumsmustern hat der Archäologie und Anthropologie ein neues Forschungsfeld eröffnet, denn bei vielen indigenen Völkern standen Muscheln auf dem Speiseplan. Davon zeugen unzählige Küchenabfallhaufen in aller Welt, die vor allem in Küstenregionen gewöhnlich aus Muschelschalen bestehen. Anhand des Wachstumsmusters im zuletzt gebildeten Schalenabschnitt kann ermittelt werden, zu welcher Jahreszeit oder sogar an welchem Tag innerhalb eines Jahres die Tiere gesammelt wurden, ob während Vollmond, Neumond oder Halbmond, bei Ebbe oder Flut (Hallmann et al. 2009). Im Vergleich mit einem Tidenkalender kann sogar die Tageszeit und Entfernung zur Küste rekonstruiert werden. Diese Informationen liefern wichtige Hinweise auf Ernährungsstrategien und die saisonale Nutzung von Siedlungsplätzen, auf rituelle Handlungen im Zusammenhang mit der Aufsammlung der Tiere oder Arbeitsteilungen in der Gesellschaft. Untersuchungen in Kooperation mit kanadischen Kollegen zeigen beispielsweise, dass manche indigene Populatio-

nen an der Westküste Kanadas besonders im Herbst und Frühjahr Muscheln gesammelt haben, um sie für den Winter zu konservieren oder um nach einem harten Winter Nahrung zu besorgen.

Verlässlich zählen und messen lassen sich Zuwachsmuster nur im Schalenquerschnitt (Abb. 2-5). Dazu werden mittels spezieller Sägen dünne Scheibchen aus der Schale herausgetrennt, und zwar senkrecht zur Wachstumsachse. Die Oberfläche der Scheibchen wird geschliffen, poliert und in eine chemische Lösung getaucht, welche die Schale oberflächlich anätzt und gleichzeitig organische Komponenten einfärbt und durch Wasserentzug härtet. Da Wachstumslinien

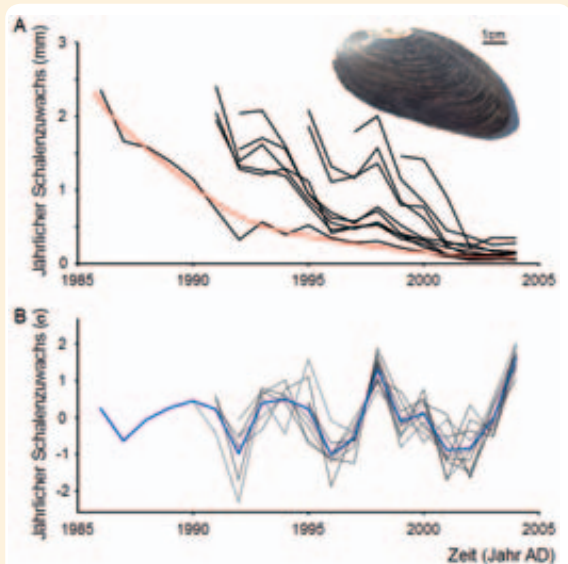


Abb. 6: Absoluter (A) und relativer (B) jährlicher Schalenzuwachs (Einheit Standardabweichung, σ) von zehn Exemplaren der japanischen Flussperlmuschel *Margaritifera laevis*. Die Zuwachskurven beginnen erst ab einem Lebensalter von fünf Jahren. Der Wirbelbereich älterer Individuen ist nämlich meist stark erodiert, so dass die äußere Schalenlage fehlt und Wachstumsmuster nicht mehr erkennbar sind. (A) Im Verlauf der Ontogenese nimmt der Zuwachs exponentiell ab. Dieser biologische Alterungstrend lässt sich mathematisch beschreiben (rote Kurve, berechneter Schalenzuwachs) und aus den Zeitreihen eliminieren. (B) Nach Alterstrend-Korrektur und Standardisierung zeigen alle (kalendarisch angeordneten) Zuwachschronologien ein hohes Maß an Übereinstimmung. Die Variationen im Wachstum werden demnach wesentlich von äußeren Faktoren gesteuert. Die gemittelte Zuwachskurve (arithmetisches Mittel, blau) wird auch als Masterchronologie bezeichnet und kann direkt mit Umweltaufzeichnungen verglichen werden, die als Hauptwachstumsfaktoren von Muscheln gelten, z. B. die Temperatur (vgl. Abb. 6).

einen höheren organischen Anteil enthalten, werden sie von der Säure weniger stark angegriffen, stehen als deutliche Rücken aus dem Zuwachsmuster heraus und sind außerdem intensiv blau gefärbt (Abb. 4-5). Dies erleichtert die Analyse der Zuwachsmuster erheblich.

Relative Zuwachsänderungen als Umweltindikator

Die Inkrementbreiten variieren deutlich voneinander. Zu Beginn des Lebens einer Muschel sind die Jahrringe am breitesten. Mit zunehmendem Alter nimmt die Zuwachsrate exponentiell ab (Abb. 6A). Dieser Effekt ist als Alterungstrend bekannt. Interessanterweise ist die Alterung des Organismus nicht die einzige Ursache für unterschiedliche Inkrementbreiten. Doch dazu muss der Effekt der biologischen Alterung zunächst mittels mathematischer Methoden aus den Daten eliminiert werden. Dazu wird die gemessene Zuwachskurve mit einer Exponentialfunktion (oder einer anderen, biologisch begründbaren Zuwachsfunktion) angenähert (Abb. 6A). Dieser theoretische Wachstumsverlauf wird nun aus der beobachteten Zuwachskurve herausgerechnet (Differenz zwischen gemessenem und prognostiziertem Zuwachswerten). Die alterstrendbereinigte Kurve hat den Mittelwert 1. Tatsächlich gruppieren sich die einzelnen Werte um diesen Mittelwert, sind also nicht identisch und zeigen an, dass der Zuwachs in jedem Jahr unterschiedlich war. Nun stellt sich die Frage, ob der Zuwachs aufgrund individueller Stoffwechselschwankungen variiert oder durch Umweltfaktoren gesteuert ist. Deshalb wird das alterstrendbereinigte Zuwachsmuster noch standardisiert, damit der Zuwachs verschiedener Individuen miteinander verglichen werden kann (Abb. 6B). Die alterstrendbereinigte Zuwachskurve hat nun einen Mittelwert von 0. Im Beispiel der japanischen Flussperlmuschel *Margaritifera laevis* verlaufen die standardisierten und alterstrendbereinigten Zuwachskurven von zehn Individuen mit überlappenden Lebensspannen auffällig gleich (Abb. 6B). Das kann als klares Indiz auf äußere

Steuerung des Wachstums gedeutet werden. Bei Invertebraten kommen hier Temperatur und Nahrung in Frage. Die mittlere Kurve aller Individuen, die Masterchronologie, wurde deshalb mit monatlichen Temperaturdaten der Region verglichen. Tatsächlich besteht eine starke positive Korrelation zwischen Schalenzuwachs und Sommertemperaturen. Bis zu 50% im Zuwachs der Schalen dieser Art lassen sich durch Änderung der Sommertemperaturen erklären (Abb. 7). Umgekehrt könnten die Zuwachsweiten mittels der festgestellten mathematischen Beziehung als Proxy für Sommertemperaturen eingesetzt werden. Nach ähnlichem Schema wird auch in der Dendrochronologie verfahren, um Jahrringe als Klimaanzeiger für Umweltänderungen einzusetzen. Wie in der Dendrochronologie können wir alterstrendbereinigte Zuwachschronologien von Muscheln, deren Lebensspannen zeitlich überlappen, miteinander zu viel längeren Zeitreihen verknüpfen. Dadurch entstehen Klimazeitreihen, die hunderte bis tausende Jahre in die Vergangenheit zurückreichen. Mit solchen Datensätzen ist erstmals die Klimageschichte der Ozeane auf jährlichen bis dekadischen (10er Jahre) Zeitskalen erfassbar (Abb. 8). Für die Klimamodellierung

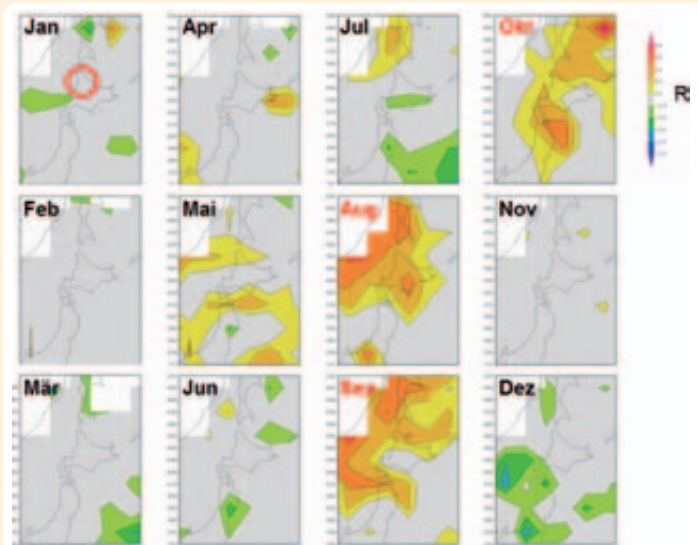


Abb. 7: Der mittlere jährliche Schalenzuwachs von zehn Exemplaren der japanischen Flussperlmuschel *Margaritifera laevis* (Abb. 5) im Vergleich mit Temperaturen. Dargestellt sind monatliche räumliche Korrelationen (Korrelationsindex R). Die Fundregion (NW Hokkaido) ist mit einem roten Kreis gekennzeichnet. Stark positive Korrelation (bis zu 50% erklärte Varianz, rötliche Farben) zwischen Zuwachs und Temperatur besteht in den wärmsten Monaten des Jahres (August-Oktober).

ergeben sich weitreichende Perspektiven, die in die Optimierung von Klimamodellen für die Zukunft münden können, weil nun die Vergangenheit präziser bekannt ist.

Chemische und physikalische Variationen der Schalen als Umweltproxies

Die Schalen bergen allerdings noch einen weiteren Speicher für Umweltbedingungen, nämlich chemische und physikalische Proportionen, z.B. stabile Isotopen und Spurenelemente. Diese geochemischen Indikatoren erlauben eine sehr genaue Rekonstruktion von Wassertemperaturen, Salzgehalten, Schadstoffen etc. Es wird schnell klar, welches ungeheure Potenzial sich in Verbindung mit den täglichen und jährlichen Zuwachsmustern ergibt: Umweltänderungen können bis auf den Tag genau datiert und Änderungen von Umweltparametern extrem hoch aufgelöst rekonstruiert werden; erstmals werden Paläowetter-Studien möglich.

Sauerstoffisotope gehören zu den am häufigsten genutzten geochemischen Temperaturanzeigern (Epstein et al. 1953). Die drei natürlichen Isotope des Sauerstoffs sind ^{16}O , ^{17}O und ^{18}O . Sie unterscheiden sich in der Zahl der Neutronen und damit im Gewicht. Das leichteste Isotop (^{16}O) kommt mit gut 99,76% am weitaus häufigsten vor; ^{17}O und ^{18}O sind nur mit 0,04% bzw. 0,2% vertreten. Bei der Schalenbildung kommt es nun in Abhängigkeit von der Wassertemperatur zu einer winzigen Verschiebung der relativen Häufigkeiten dieser Isotope, zur temperaturabhängigen Fraktionierung. Der Fokus liegt auf den beiden häufigsten Sauerstoffisotopen, deren Verhältnis ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) sich mit empfindlichen Massenspektrometern bestimmen lässt. Bei höheren Temperaturen wird relativ mehr ^{16}O in die Schale eingelagert, bei tieferen Temperaturen relativ mehr ^{18}O . Angegeben wird die Isotopensignatur der Schale in der sogenannten δ -Notation ($\delta^{18}\text{O}$ -Wert, Einheit ‰): $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ im Schalenkarbonat in Relation zum $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ -Verhältnis eines Standards, konventionsgemäß einem Belemnitenrostrum aus der Peedee-Formation von South Carolina, multipliziert mit 1000. Gegenüber diesem Standard kann der $\delta^{18}\text{O}$ -Wert der Muschelschale sowohl positive als auch negative Werte annehmen. Mit Hilfe der $\delta^{18}\text{O}$ -Werte von *A. islandica* konnte unter anderem gezeigt werden, dass sich das Bodenwasser der Nordsee (= Was-

ser unterhalb der Thermokline, d.h. unterhalb von ca. 50 Metern), für das lange zurückreichende instrumentelle Aufzeichnungen kaum zur Verfügung stehen, im Verlauf der letzten 120 Jahre um etwa ein Grad Celsius erwärmt hat. Die Sommertemperaturen stiegen dabei deutlich stärker an als die Wintertemperaturen. Der Erwärmungstrend beschleunigte sich darüber hinaus ab 1960 beträchtlich (Schöne et al. 2005b).

Für die Berechnung der Wassertemperatur aus $\delta^{18}\text{O}$ -Werten der Schale muss allerdings auch die Sauerstoffisotopensignatur des Wassers bekannt sein, in dem die Muschel gelebt hat. Sofern der $\delta^{18}\text{O}$ -Wert des Wassers konstant bleibt, wie im offenen Meer meist der Fall (heute: 0‰), ist die Berechnung trivial. Problematisch wird es allerdings, wenn der Lebensraum der Muscheln starker Verdunstung oder einem Süßwassereinstrom über Flüsse, Grundwasser oder Niederschlag ausgesetzt ist, zum Beispiel in küstennahen Flachwasserbereichen wie der Gezeitenzone. Bei Verdunstung gelangt nämlich bevorzugt das leichteste Isotop des Sauerstoffs in die Gasphase (Wolken). Die Isotopensignatur von Süßwasser (Regen) ist deshalb negativer (in unseren Breiten in Mitteleuropa etwa -8‰) als der $\delta^{18}\text{O}$ -Wert von typischem Meerwasser. In der Brackwasserzone mischen sich demnach Wasser unterschiedlichen Salzgehalts und unterschiedlicher Sauerstoffisotopensignatur. Jahreszeitlich schwankender Süßwassereinstrom hat eine stark schwankende $\delta^{18}\text{O}$ -Signatur zur Folge. Wenn kontinuierliche Messungen des $\delta^{18}\text{O}$ -Wertes oder des Salzgehalts des Wassers vorliegen (beachte linearen Bezug von $\delta^{18}\text{O}$ -Wert und Salzgehalt des Wassers zwischen typischem Meerwasser und Süßwasser – in unserem Beispiel – 35 PSU (=Practical Salinity Units), 0‰ und 0 PSU, -8‰), kann keine verlässliche Rekonstruktion der Temperatur aus den Sauerstoffisotopenwerten der Schale erfolgen. Nach unabhängigen Temperaturanzeigern wird deshalb intensiv gesucht. In manchen Arten scheinen Sr/Ca- und Mg/Ca-Werte temperaturanzeigend zu sein (z.B. Freitas et al. 1995).

Die Sauerstoff-Isotopensignatur des Meerwassers kann auch durch schmelzendes Eis in Richtung negativerer $\delta^{18}\text{O}$ -Werte verschoben werden. Ein Beispiel aus dem Oberflächenwasser nordöstlich Islands soll das verdeutlichen (Abb. 8). An zwölf Exemplaren der Islandmuschel, die aufgrund ähnlicher

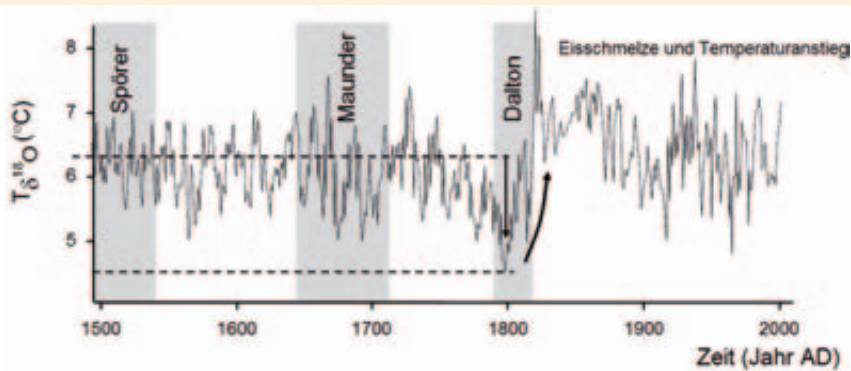


Abb. 8: Aus Sauerstoffisotopen-Werten von *Arctica islandica* aus NE Island berechnete Temperaturkurve der letzten 500 Jahre. Die Zeitreihe weist deutliche dekadische Temperaturschwankungen auf, die bisher kaum bekannt waren. Unter Annahme unveränderter Sauerstoffisotopenwerte des Meerwassers (0‰) fällt der rekonstruierte Temperaturanstieg am Ende der Kleinen Eiszeit im frühen 19. Jahrhundert allerdings unrealistisch stark aus. Tatsächlich verursachten Schmelzwässer ein Absinken der $\delta^{18}\text{O}$ -Werte des Oberflächenwassers unter 0‰; wie stark die Werte absanken, ist nicht bekannt. Abbildungen 2-8: B. Schöne.

Zuwachsmuster zu einer 500 Jahre umspannenden Masterchronologie verknüpft werden konnten, wurden weit über 4000 $\delta^{18}\text{O}$ -Werte bestimmt und daraus jährliche Wassertemperaturen errechnet. Die Zeitreihe weist deutliche periodische Temperatur-Schwankungen auf Zeitskalen von 12-16, 30 und 50-70 Jahren auf. Bislang waren solche Schwankungen allein aus instrumentellen Messdaten seit 1860 bekannt, nicht jedoch aus der Zeit davor. Nach Ende der Kleinen Eiszeit (= Ende des Dalton-Sonnenfleckenminimums) steigen die rekonstruierten Wassertemperaturen unnatürlich stark an, weil große Mengen Schmelzwassers mit stark negativer $\delta^{18}\text{O}$ -Signatur ($\sim -25\%$) in den Ozean gelangten und den Sauerstoffisotopenwert des Oberflächenwassers unter 0‰ absinken ließen. Die Temperaturrekonstruktion muss allerdings weiterhin von einer $\delta^{18}\text{O}$ -Signatur des Ozeans von 0‰ ausgehen, weil keine Messdaten der Isotopensignatur aus dieser Zeit vorliegen. Deswegen erscheinen die rekonstruierten Temperaturen höher als sie tatsächlich gewesen sind.

Der Schalenkalender als Treibhausgasmonitor

Ein weiterer Isotopenwert ($\delta^{13}\text{C}$) informiert über den Anstieg des Treibhausgases Kohlendioxid (CO_2) in der Atmosphäre und liefert darüber hinaus ganz nebenbei Belege dafür, dass der Zuwachs an atmosphärischem CO_2 tatsächlich auf die Nutzung fossiler Brennstoffe durch den Menschen zurückzu-

führen ist. Kohlenstoff kommt in der Natur in Form von drei Isotopen vor: dem radioaktiven Isotop ^{14}C (in Spuren) und den beiden stabilen Isotopen ^{12}C (98,9%) und ^{13}C (1,1%). Bei photosynthetischem Aufbau von Biomasse bevorzugen Pflanzen und Phytoplankton das leichte Isotop (^{12}C) gegenüber dem ^{13}C . Das $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ -Verhältnis der Pflanzen ist deshalb etwas in Richtung negativerer Werte verschoben. Pflanzen verwenden dabei den Kohlenstoff des atmosphärischen CO_2 , das Phytoplankton dagegen das im Wasser z.B. als Bikarbonat (HCO_3^-) gelöste CO_2 . Nach dem Tod zersetzen sich Pflanzen und Phytoplankton normalerweise vollständig, und der Kohlenstoff wird wieder dem natürlichen Stoffkreislauf zugeführt. Kohle, Erdöl und Erdgas bildeten sich jedoch aus ehemaligen Pflanzen und Algen, welche diesem Schicksal entgangen sind. Wenn wir fossile Energieträger verbrennen, wird CO_2 mit der Signatur der einstigen Pflanzen freigesetzt, also CO_2 , welches gegenüber dem vorhandenen CO_2 der Atmosphäre etwas mehr ^{12}C enthält und damit eine weniger stark positive $\delta^{13}\text{C}$ -Signatur besitzt. Die Luft wird damit kohlenstoffisotopisch betrachtet leichter. Wegen des kontinuierlichen Gasaustauschs zwischen Atmosphäre und Oberflächenwasser hat die mit der industriellen Revolution gegen Ende des 18. Jahrhunderts einsetzende Nutzung fossiler Brennstoffe nicht nur in der Atmosphäre deutliche Spuren hinterlassen, sondern auch im Ozean. Er wird nämlich ebenfalls kohlenstoffisotopisch leichter (ne-



gativere $\delta^{13}\text{C}$ -Signatur) und saurer (Kohlendioxid bildet in Wasser eine Säure). Da viele Muscheln immer genau die Kohlenstoffisotopen-Signatur des umgebenden Wassers aufzeichnen, konnten wir mit unseren Untersuchungen an Islandmuscheln belegen, dass heute nicht nur in der Atmosphäre, sondern auch im Ozean deutlich mehr ^{12}C vorhanden ist als vor 1790. Diese Tatsache wird als Suess-Effekt bezeichnet (Tans et al. 1979), benannt nach dem österreichischen Physiker Hans E. Suess (1909-1993), der diesen Einfluss der Industrialisierung auf die Atmosphäre zuerst erkannte (Suess 1955). Zweifelsohne gehen daher der Anstieg des Kohlendioxids in Atmosphäre und Ozean sowie der dadurch verursachte globale Temperaturanstieg auf das Konto des Menschen. Die Analysen an Muscheln des nördlichen Nordatlantiks geben jetzt allerdings Anlass zur Besorgnis (Schöne et al. 2011). Der Nordatlantik gilt weltweit als größte CO_2 -„Falle“. Seit den 1920er Jahren nimmt er große Mengen an CO_2 auf und verhindert damit bislang ein deutlich stärkeres Ansteigen dieses Treibhausgases in der Atmosphäre. Derzeit schrumpft jedoch die CO_2 -Aufnahmekapazität des Nordatlantiks. Dies hängt wahrscheinlich mit der oben erwähnten Erwärmung ursächlich zusammen. Gase lösen sich nämlich in kaltem Wasser erheblich besser als in warmem. Bei steigender Erderwärmung ist mit einem positiven Rückkopplungseffekt zu rechnen, bei dem die Ozeane, insbesondere der Nordatlantik, weiteres CO_2 an die Atmosphäre abgeben, was dann die globale Erwärmung weiter anfacht.

Muschelschalen als Schadstoffarchive

Unsere aktuellen Untersuchungen widmen sich derzeit vor allem Spurenelementen, die sich als Monitore der Wasserqualität verwenden lassen könnten. Sind beispielsweise Blei, Quecksilber oder Cadmium im Wasser vorhanden, werden diese Schwermetalle während des Wachstums der Muscheln in die Schalen eingebaut. Dank des Muschelkalenders, also der Tages- und Jahrringe, kann der Zeitpunkt des Schadstoffeintrags ermittelt werden. Wir arbeiten derzeit an Verfahren, die einstigen Schadstoffkonzentrationen im Wasser anhand der Schalen zu rekonstruieren.

Ausblick

Die Muschel-Sklero-chronologie steckt zwar noch in den Kinderschuhen, birgt aber ein

sehr hohes Potenzial für eine breite Anwendungspalette. Kalendergenaue Multiproxy-Archive mit hoher zeitlicher Auflösung sind z.B. für die Klimatologie, Archäologie und Umweltforschung interessant. Verfeinerte Analyseverfahren mit weiter reduzierten Nachweisgrenzen und erhöhter Präzision werden diesen Entwicklung helfen. Untersuchungsmaterial steht reichlich zur Verfügung. Tatsächlich ist bisher nur ein Bruchteil rezenter und subrezenter Arten sklero-chronologisch bearbeitet worden, zumeist Arten aus flachmarinen Bereichen. Diese Studien zielten vorwiegend darauf ab, die in den Schalen enthaltenen Klima-anzeiger („Proxies“) mit instrumentellen Messdaten zu eichen. Erst nach dieser dringend nötigen Kalibrierung können diese Proxies fossiler Schalen verlässlich interpretiert werden. Künftige Arbeiten werden mit fossilen Muscheln einen sehr detaillierten Einblick in palökologische Zusammenhänge erarbeiten können und Fenster in die paläoklimatologische Vergangenheit öffnen, die bislang verschlossen waren.

Literatur

- Epstein, S., R. Buchsbaum, H. A. Lowenstam & H. C. Urey (1953): Revised carbonate-water isotopic temperature scale. *Bull. Geol. Soc. America* 64: 1315-1326.
- Freitas, P., L. J. Clarke, H. Kennedy, C. Richardson & F. Abrantes (2005): Mg/Ca, Sr/Ca, and stable-isotope ($\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$) ratio profiles from the fan mussel *Pinna nobilis*: seasonal records and temperature relationships. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems* 6: doi:10.1029/2004GC000872.
- Hallmann, N., M. Burchell, B. R. Schöne, G. V. Irvine & D. Maxwell (2009): High-resolution sclero-chronological analysis of the bivalve mollusk *Saxidomus gigantea* from Alaska and British Columbia: techniques for revealing environmental archives and archaeological seasonality. *J. Archaeol. Sci.* 36: 2353-2364.
- Jones, D. S., I. R. Quitmyer, C. Andrus & R. Fred (2005): Oxygen isotopic evidence for greater seasonality in Holocene shells of *Donax variabilis* from Florida. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 228: 96-108.
- Palmer, J. D. (1991): Contribution made to chronobiology by studies of Fiddler crab rhythms. *Chronobiol. Int.* 8: 110-130.
- Palmer, J. D. (1996): Time, tide and the living clocks of marine organisms. *Amer. Sci.* 84: 570-578.
- Ropes, J. W. (1985): Modern methods to age oceanic bivalves. *Nautilus* 99: 53-57.
- Schöne, B. R. (2008): The curse of physiology – Challenges and opportunities in the interpretation of geochemical data from mollusk shells. *Geo-Marine Letters* 28: 269-285.
- Schöne, B. R., D. H. Goodwin, K. W. Flessa, D. L. Dettman & P. D. Roopnarine (2002): Sclero-chronology and growth of the bivalve mollusks *Chione (Chionista) fluctifraga* and *C. (Chionista) cortezi* in

- the northern Gulf of California, Mexico. *Veliger* 45: 45-54.
- Schöne, B. R., J. Fiebig, M. Pfeiffer, R. Gleß, J. Hickson, A. L. A. Johnson, W. Dreyer & W. Oschmann (2005a): Climate records from a bivalved *Methuselah* (*Arctica islandica*, Mollusca; Iceland). *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 228: 130-148.
- Schöne, B. R., M. Pfeiffer, T. Pohlmann & F. Siegmund (2005b): A seasonally resolved bottom water temperature record for the period of AD 1866-2002 based on shells of *Arctica islandica* (Mollusca, North Sea). *Int. J. Climatol.* 25: 947-962.
- Schöne, B. R., A. D. Wanamaker Jr., J. Fiebig, J. Thébaud & K. J. Kreuz (2011): Annually resolved $\delta^{13}\text{C}$ shell chronologies of long-lived bivalve mollusks (*Arctica islandica*) reveal oceanic carbon dynamics in the temperate North Atlantic during recent centuries. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 302: 31-42.
- Suess, H. E. (1955): Radiocarbon concentration in modern wood. *Science* 122: 415-417.
- Tans, P. P., A. F. M. De Jong & W. G. Mook (1979): Natural atmospheric ^{14}C variation and the Suess effect. *Nature* 280: 826-828.
- Wisshak, M., M. López Correa, S. Gofas, C. Salas, M. Taviani, J. Jakobsen & A. Freiwald (2009): Shell architecture, element composition, and stable isotope signature of the giant deep-sea oyster *Neopycnodonte zibrowii* sp. n. from the NE Atlantic. *Deep Sea Research Part I: Oceanogr. Res. Pap.* 56: 374-407.
- Witbaard, R. (1997): Tree of the Sea. The use of the internal growth lines in the shell of *Arctica islandica* (Bivalvia, Mollusca) for the retrospective assessment of marine environmental change. Unpubl. Diss. Univ. Groningen.

Schöne, B.: Bivalve sclerochronology – new insights into palaeoclimate and palaeoenvironments

Modern analytical techniques have become increasingly important in palaeontology. These new methods facilitate the quantitative reconstruction of individual life history traits, as well as environmental and climatic parameters that were not previously obtainable. In recent years, paleontology has become far more interdisciplinary than before. At present, palaeontology is experiencing a new stage of development. Innovative research perspectives are now available, and a broad range of novel, cross-disciplinary research cooperation can be established. Paleontology may even play an increasing role in the so-called Applied Sciences. In this review article one of these new research directions is presented, which has experienced a significant expansion over the last decade: bivalve sclerochronology. This discipline refers to the investigation of datable variations in the growth and chemical-physical properties of bivalve shells.



Paläontologische
Gesellschaft

Mitglieder der Paläontologischen Gesellschaft berichten aus Forschung und Wissenschaft. Der 1912 in Greifswald gegründeten Paläontologischen Gesellschaft gehören heute mehr als 1000 Paläontologen, Geologen, Biologen, Ur- und Frühgeschichtler, aber auch zahlreiche Hobbypaläontologen an. Seit 1984 wurde bereits 23-mal die Karl-Alfred-von-Zittel-Medaille der Gesellschaft an verdiente Hobbypaläontologen verliehen.

www.palaeontologische-gesellschaft.de • www.palges.de

Spezielle Fragen zu Fossilien, regionaler Geologie und Paläontologie werden von kompetenten Ansprechpartnern aus der Paläontologischen Gesellschaft beantwortet unter:

www.palges.de/kontakt.html

In letzter Minute

Jahrestagung der Paläontologischen Gesellschaft: Rückblick

Unter dem Motto „Evolution der Paläontologie“ fand vom 13. bis 15. September 2011 die 82. Jahrestagung der Paläontologischen Gesellschaft am Institut für Paläontologie Wien statt. Dazu hielt Gerd Müller, Professor für Theoretische Biologie Wien, den Einführungsvortrag mit dem Titel *The evolution of the evolutionary theory*. Weitere Vorträge der Tagung widmeten sich unter anderem der Virtuellen Paläontologie, der Taphonomie und Paläoökologie, der Evolution von Wirbeltiergebissen, der Paläobotanik und der Palynologie.

Den (von Prof. Dr. Erich Thenius in Höhe von 500 Euro gespendeten) Zukunftspreis für junge Paläontologinnen und Paläontologen gewann Janina Dynovski aus Stuttgart; Gewinnerin des Studentenpreises wurde Sonja Reich (Leiden). Zum Fossil des Jahres 2012 wurde das bekannte Exponat aus dem Naturkundemuseum Berlin, *Brachiosaurus brancai* aus Tendaguru, gewählt.

Die Vorexkursion am Montag 12. September führte ins südliche Wiener Becken, die Nachexkursion am 16. September in die entgegengesetzte Richtung ins nördliche Wiener Becken. Workshops wurden zu den Themen Biodiversity Heritage Library of Europe, Öffentlichkeitsarbeit und EVAN-Toolbox, ein Programm zur Verarbeitung von CT-Daten, abgehalten.

Doris Nagel