

biologie rezenter riffe
 Velimirov
 Eva 6153024
 Andreas

- I. einleitung und definition
- II. zooxanthellae - symbionten der korallen
- III. trofischer aspekt der zooxanthellae
- IV. kalzifikation (skelettbildung der korallen)
- V. riffmorphologie
- VI. riffbewohner
- VII. riffdiversität und neue aspekte der riffbiologie (endo-upwelling)

I. EINLEITUNG und DEFINITIONEN

Die diversität der riffe kann anhand charakteristischer arten, die für die riffbildung verantwortlich sind, folgendermassen eingeteilt werden:

1. korallenriffe i.e. hermatypische korallen bzw. *scleractinia* (steinkorallen);
2. kalkalgen-riffe.... i.e. kalk-rotaglen (Corallinacea) die den polaren regionen angrenzen;
3. vermetidenriffe i.e. sessile wurmschnecken, die durch schleimfäden beute fangen (*Vermetus nigricans* auf Florida Keys);
4. serpulidenriffe i.e. sedentäre polychaeta die in einer kalkröhre leben, e.g. *Spirorbis sp.* vor Bermuda;
5. stromatoliten-riffe algen als sedimentfallen, die sich millionen jahre verfestigt haben - heute gibt es sie nur mehr in Australien (Shark Bay), dafür sind cyanobakterien verantwortlich;
6. stromatoporen-riffe nur mehr fossil (cambrium-kreide); bestandsbildende organismen die taxonomisch zwischen den porifera und den cnidaria anzusiedeln sind (lt. Gourot)
7. seegrass-riffe missbräuchliche begriffsverwendung für sogenannte sedimentfallen (lt. Moliet und Picard)
8. braunalgen-riffe kelpriffe (vor Kalifornien); *Laminaria sp.* liegt hierbei als bestandsbildender organismus (bis zu 3m lang) vor; *Ectonia sp.* erreicht längen bis und zuweilen über 10m;
9. "muschel-riffe" ansammlung von bivalvia in form einer muschelbank;
10. bryozoa-riffe überdauern jedoch durch die wellenbrechende funktion nur geringe zeit (fossile riffe dieser art sind heute schon von wanderdünen überschüttet); rezente bryozoen-riffe liegen in ?;

gemeinsam teilen alle riffotypen die **erhabene gestalt** (aus dem sediment hervorrageend); sie sind **strukturiert** und wirken daher als sedimentblocker bzw. als **sedimentfalle**; diese strukturen bewirken eine (wasser-) **strömungsanomalie**.

Um riffe zu bilden bedarf es eines rahmenbildners (frame-builder = rahmenbauer) - dies kann von einem oder mehreren organismen bewerkstelligt werden; diese bilden eine unterlage (sekundärer hartboden) welcher sich für die ansiedlung von larvalstadien eignet; diese neubesiedelung kann:

- a) durch den rahmenbauer selbst erfolgen (anhand des gefangenen sediments - trapped sediment), bzw.
- b) kann durch einwandernde, "hydrochor" verteilte organismen (in deren larvalstadium) erfolgen; die fortführung dieser prozesse und entwicklung der jetzt sessilen larven führt letztendlich zur riffbildung.

Kurz einige begriffe die diesbezüglich eine rolle spielen:

BIOHERM = riffartig die hügel förmig oder linsenförmig ist (streng organisch entstanden); durch einlagerung organischer strukturen ins gestein.

BIOSTROM = riffbildung die ausschliesslich durch sedimentäre organismen herrührt; streng genommen handelt es sich dabei um eine geschichtliche struktur (z.b. durch muscheln bewerkstelligt) die nicht hügel- oder linsenförmig aufgeschichtet ist.

Längerfristig entsteht unter einfluss diverser organismen ein sekundärer hartboden der sich früher oder später deutlich von der übrigen umgebung erhebt. Dieser prozess führt uns letztlich zur definition eines riffes:

Ein riff ist ein **biogener hartboden** der sich aus den kalkhaltigen sediment-bestandteilen zusammensetzt (an ort und stelle vorzufinden und gehen aus den abbauprodukten bioerodiver prozesse hervor); durch die aktivität der sedimentbindenden organismen wird das material gebunden und wächst quasi als "lebendes" gestein empor; dies führt in weiterer folge zur erhebung der strukturen über das niveau der verbleibenden sediment-oberfläche.

Ein riff ist ein biogener gesteinskörper dessen gerüst aus den hartteilen der dort wachsenden organismen entstanden ist bzw. aus den sedimenten die sich den organismen anlagern und zur erhebung führt. Vom riff sich abhebende *facies* bereiche lassen sich als riffkomplexe zusammenfassen (facies = untereinheit einer assoziation, gemeinschaft, bzw. bereich).

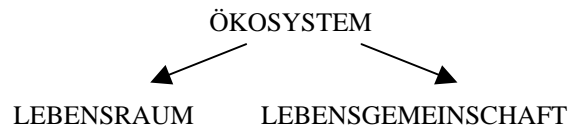
Ein riff ist eine massgeblich von lebenden organismen aufgebaute, meist bankförmige struktur, die vom meeresboden bis zur wasser-oberfläche reicht und so gross ist, dass sie erheblich die fysikalischen und damit auch ökologischen eigenheiten ihrer umgebung beeinflusst. Ihre konsistenz ist hinreichend fest, den anbrandenden wasserkräften zu widerstehen und damit einen vieljährigen, charakteristisch gegliederten raum für spezifisch angepasste bewohner zu bilden.

Somit sind folgende voraussetzung zur riffbildung nötig:

- biogener hartboden
- rahmenbauer (skelett muss leicht fossilierbar sein, und muss als rahmen bestehen bleiben)
- sedimentfallen
- abhebung vom verbelibenden untergrund
- facies (= untereinheit der gemeinschaft; i.e. in denen eine untereinheit als art vorherrscht)

Die rahmenbauer müssen in der lage sein die an ort und stelle vorhandenen hart-bestandteile (leicht fossilierbar) zu binden; d.h. das umsetzungsprodukt in form eines sekundärer hartbondens bleibt auch nach dem absterben dieser organismen bestehen.

Unter dem begriff "riff als ein ökosystem" versteht man vereinfacht:



lebensraum und -ebensgemeinschaft sind in einem riff nahezu ident

Dabei lässt sich feststellen dass einzelne facies in gewissen riffabschnitten dominierend wirken: als beispiel sei hier *Millepora dichotoma* (firecoral) erwähnt; sie tritt in tiefenbereichen zwischen 6-7m als stark vorherrschende art hervor; folglich lässt sich aufgrund der faciesbildung eine zonierung einzelner riffabschnitte durchführen - hier spricht man dann von der *Millepora*-facies, etc.

Entlang eines riffhanges können somit verschiedene facies in erscheinung treten, die sich tiefen- bzw. strömungs-bedingt gebildet haben.

Ein organismisches riff kann sehr klein sein wie im falle der algenriffe, vermitidenriffe, serpulidenriffe, etc; sie können aber auch grössere dimensionen annehmen wie bei den korallenriffen; die grösse eines solchen "organismus" ist dabei nicht genau bestimmbar; nur über das auftreten charakteristischer arten lässt sich deren umfang bestimmen; so können kleine riffe 2, 3km gross sein, riffkomplexe jedoch wie das GBR (great barrier reef) können sich über 1000e km erstrecken (siehe auch definitionsbegriff der korallenriffe).

Was ist ein korallenriff? dabei handelt es sich um eine riffstruktur in der der rahmenbauer die koralle ist; die zur wasser-oberfläche hin wachsende koralle erwirkt eine strömungsumleitung (setzt voraus dass deren struktur den wellenkräfte widerstehen kann); die rahmenbedingungen müssen für das korallenwachstum günstig sein; i.e.um der wasseroberfläche entgegenwachsen können bzw. in den oberen wellenbereich vordringen zu können, müssen temperatur, oligotrofie, salinität, und genügend licht, vorhanden sein.

- Die HERMATYPISCHEN korallen (Gk. herma = stütze, klippe oder riff) sind riffbildende steinkorallen.
- Im gegensatz dazu stehen die AHERMATYPISCHEN korallen (Gk. a = nicht; herma = stütze, klippe, riff), die keine riffe aufbauen.

Viele riffkorallen sind mit fotosynthetisierenden dinoflagellaten besetzt, welche erst durch ihre symbiontische aktivität ein schnelles wachstum (= kalkabscheidung) ermöglichen; dabei versorgt der autotrofe symbiont die heterotrofe koralle mit dessen metabolischen produkten (ausscheidungsprodukte); man darf jedoch nicht vergessen, dass es organismen gibt, die auch derlei symbionten haben aber nicht riffbildend sind.... dazu mehr unter punkt II.

II. ZOOXANTHELLAE

Es handelt sich dabei um die endosymbionten der korallen; es sind dinoflagellaten die indirekt kalkabscheidend wirken; in der gruppe der hermatypischen korallen können das bis zu 1000 dinos pro polyp sein.

- Anemone: sind hexacorallia (incl. der scleractinia) die mithilfe der zooxanthellae riffbildend sind;
- Fungia: haben zooxanthellae und sind auch an der riffbildung beteiligt.

Auch die ahermatypischen korallen weisen dinos auf, bilden aber trotzdem keine riffe: e.g.:

- Octocorallia: besitzen zooxanthellae, sind aber bis auf wenige ausnahmen, nicht an der riffbildung beteiligt; e.g. *Gorgonaria* (hornkorallen).

Was versteht man unter einer symbiontische beziehung?

- Aposymbiontische korallen: diese korallen haben zooxanthellae gehabt; durch externe einflüsse wurden diese jedoch abgestossen (z.b. durch sinkende salinität, süßwasser-runoff); bis zu 99% der dinos können dabei abwandern, allerdings besteht (nach abklingen der äusseren einflüsse) die möglichkeit der regeneration - nachbesetzen bzw. nachwachsen der abgestossenen symbionten;
- Asymbiontische korallen: sie weisen in keiner situation zooxanthellae auf;
- Hermatypische korallen: sind riffbildende korallen die auf die mitarbeit der zooxanthellae angewiesen sind - ohne deren aktivität kommt es zu einer weit geringeren kalkabscheidung.
Wichtig: viele hermatypische korallen haben einen symbiont, aber nicht alle symbiontischen korallen sind hermatypisch!

Ausbreitungsgrenzen der riffe:

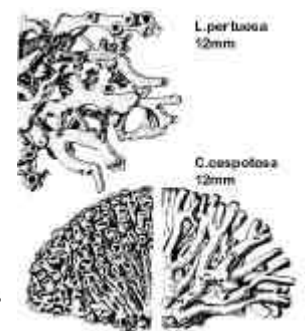
Korallenriffe gibt es daher nicht nur innerhalb der wendekreise von krebs bis steinbock, sondern auch:

- im nordatlantik - hier bilden die nördlichen bermuda inseln das limit (bermudariffe)
- im südatlantik - bis hinunter um Rio de Janeiro (23°S)
- im indischen Ozean - der Gulf of Aqaba im norden (bis 29°N) und an der süd-ostküste Afrikas (bis 26°S)
- im süd pazifik - Gladstone an der australischen ostküste

folgend noch wei beispiele von riffbildungen ausserhalb der tropischen bereiche:

Norwegen: Korallenstrukturen wurden in in den fjorden Norwegens in 50-200m tiefe beschrieben; vorherrschender organismus ist die *Lophelia pertusa* (*L. prolifera*); sie wächst aber nicht bis zur wasser-oberfläche hoch und besitzt auch keine zooxanthellae; sie kann aber bis zu 50cm gross werden und bildet regelrechte ketten bis bänke; aufgrund ihres bevorzugten tiefenbereiches dürfte man laut definition nicht von einem riff sprechen - obwohl sie eine riffähnliche struktur aufbaut (neudefinition d. begriffes notwendig?)

Nordadria: hier findet man die *Cladocera cespitosa*, eine symbiontische steinkoralle; sie weist ein grosses wachstums-potential auf; trotzdem wird sie als ahermatypischer vertreter eingestuft; sie wächst zwischen 1-70m tiefe (in oligotrofen gewässern wie vor der küste Corsica's) und kann durchaus bis zu 30cm im durchmesser erreichen;



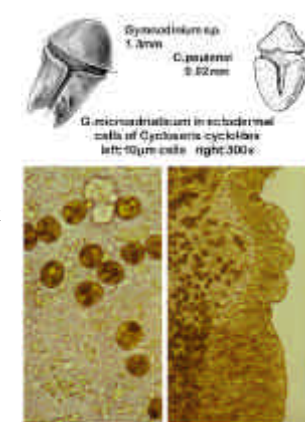
Wer ist ein symbiont - was macht die koralle zur hermatypischen koralle?

Building a bioherm (elevated structure); constructed forms are not necessarily hermatypic!

Seit kurzem wird versucht eine präzisere einteilung hinsichtlich der zooxanthellae zu definieren; man nutzt daher einen "konstruktionale" ausdrucksvielfalt:

- Zooxanthellat: koralle mit dem symbiont *Gymnodinium microadriaticum*; ist ein universeller (klassischer) dinoflagellat der fast überall aufzufinden ist;
- Azooxanthellat: koralle ohne *G. microadriaticum*;
- Apozooxanthellat: korallenarten die einst *G. microadriaticum* eingelagert hatten, sie aber im laufe ihres lebenszyklus abgestossen haben;
- Constructional: forming a bioherm (elevated structure) that are not necessarily hermatypic; hermatypische formationen sind immer konstruktional, jedoch sind konstruktionalen strukturen nicht unbedingt hermatypisch;
- Hermatypic: korallenarten die signifikant als rahmenbauer bei der riffbildung beteiligt sind;
- Ahermatypic: korallenarten die sich nicht signifikant an der riffbildung beteiligen;

Der begriff zooxanthellae müsste überarbeitet werden, denn es gibt auch andere *Gymnodinium*-arten die keineswegs in der riffbildung mit beteiligt sind, jedoch auch symbiontisch aktiv sind.



Verteilung der riffe:

Für das korallenwachstum ist nicht nur die wassertemperatur, sondern wesentlicher noch das nährstoff-angebot (interspezifische konkurrenz der makrofyten ist übermächtig) und die intraspezifische konkurrenz der arten untereinander von bedeutung.

Zooxanthellae brauchen für ihre fotosynthetisierende aktivität licht, eine beschattung ist daher für sie eine katastrophe - im falle der Adria hat die eutrofiereung dazu geführt dass die korallen in richtung wasseroberfläche empor gewandert sind und somit eine ökologische verschiebung ausgelöst haben.

Geografische faktoren die korallenriffe bedingen:

ISOCHRYMEN, sind temperatur-iso-linien der wintermonate (mittelwerte), die nicht unter 20°C absinken dürfen um riffbildung durch korallenaktivität zu ermöglichen (20°-isochryme).

Ein vorrangiges problem stellen die algen dar; die konkurrenzprobleme zwischen korallen und algen innerhalb eines riffes werden durch die herbivoren organismen geregelt (fische, echinodermen, etc); sie beweiden den algenaufwuchs; das nährstoff-angebot wiederum entscheidet darüber in welcher zahl algen present sein können. In Eilat (israel. Küstenstadt am Golf v. Aqaba) befindet sich ein saumriff mit einem flachen riffdach in der oft eine sehr dichte algenschicht aufwächst - algen beschatten die korallen!; dieser algenteppisch wird von herbivoren fischen und echinodermen abgeweidet.

- Turfalgae (filzalgae) überziehen als dünne schichte vorliegend die oberkante der riffe, und können bei abwesenheit der herbivoren fischfauna innerhalb von nur 2-3 wochen einen algenteppich bilden der bis zu 0.5m stark sein kann - hier zeigt sich eindeutig dass die aktivität der herbivoren die ausgeglichenheit zwischen den algen und den flachwasser-korallen kontrolliert.

III. TROFISCHE rolle der ZOOXANTELLAE

Dabei sollen zwei fragen geklärt werden:

- wie kommt es zur symbiose?
- wie stark ist die koralle vom symbionten abhängig?

Viele rifforganismen vom einzeller bis zum korallentier und weiter haben zooxanthellae in ihren zellen eingelagert; ab der organisationsstufe der porifera weisen fast alle organismenformen die einen verkürzten verdauungstrakt haben diese endosymbionten auf; coelenterata, turbellaria, mollusca, etc. decken ihren ernährungsbedarf zum teil über die zooxanthellae ab; aus dieser sichtweise stehen die zooxanthellae an der basis der trofischen kette!

Wie kommt die zooxanthella in den organismus?

Wichtig für den wirt ist es dass der dinoflagellat ihn findet; dabei sind folgende infizierungsfasen bekannt:

1. kontaktfase: anheftung der alge an den wirtsorganismus;
2. inkorporation: prozess der endocytose (kleine gelartige moleküle können durch pinocytose, transcytose oder fagocytose eingeschleust werden); wobei die alge in eine vakuole inkorporiert wird;
3. erkennungsfase: der wirt identifiziert den eingeschlossenen organismus als dinoflagellat - i.e. darf in nicht verdauen;
4. migrationsfase: der dinoflagellat wird in das zielgebiet (z.b. durch intra- und interzelluläre wanderung in die lichtdurchfluteten, gastrodermalen zellen des wirtsorganismus) weiter geschleust;
5. reproduktions- und populationsfase: um eine entsprechende anzahl an symbionten zu erlangen wird eine teilungs- und vermehrungsperiode ausgelöst;

In einigen fällen ist bekannt (korallensporulation) dass der dino der zygote als umschliessendes algenfluss gleich mitgegeben wird (...look for paper at AIMS);

In den meisten fällen ersetzt der wirt einen unspezifischen symbiont der evtl. schon früher eingelagert wurde durch einen spezifischen symbiont - verdrängungsvorgang; e.g.:

In turbellarien wird das *Symbiodinium microadriaticum* so eingelagert dass der dinoflagellat einen gegen die verdauung wirkenden hemmstoff abscheidet um nicht vom wirtsorganismus abgebaut zu werden; der genaue prozess ist noch unklar;

Artikel aus "marine biology", Fitt & Trench, 1984; 81:9-17:

Wie kommt es zur kontaktfase? die alge müsste wenn sie nicht motil ist, über einen zwischenwirt mit dem zielorganismus in kontakt kommen; sofern es motile formen gibt, wäre auch eine direkte kontaktaufnahme möglich - diese motilen dinoflagellaten wurden in aquarien des öfteren gefunden, im offenen meer aufgrund ihrer kleinheit allerdings noch nicht;

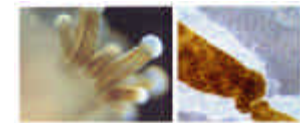
Fitt konnte anhand folgender organismen zeigen, dass:

- cnidaria: *Cassiopeia xamachana* (up-side-down jellyfish der Karibik),
- anemone: *Aiptasia tagetes* (pulchella?)
- mollusca: *Hippopus hippopus* (tridacna-art)
- crustacea: *Artemia sp.* (evtl. der gesuchte zwischenwirt)
- zooxanthellae: *Symbiodinium microadriaticum*;

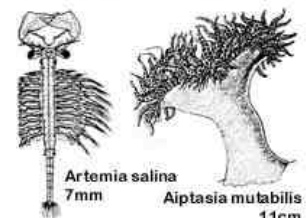
durch den einsatz eines fotosynthese-hemmers (PCMU?) diese symbionten zu aposymbiontischen formen.

Anhand von in labor gezogenen dino-kulturen konnte man motile formen nachweisen; füttert man diese kultur dem crustacea *Artemia sp.*, so mutiert *S. microadriaticum* nach 2-4 stunden zum inaktiven fotosynthetisierer (aposymbionten); diese form der inaktiven algen kommen bei zooxanthellae immer vor; junge zellen von *S. microadriaticum* werden gegenüber den älteren bevorzugt, analog werden die aposymbiontischen formen gegenüber den symbiontischen formen bevorzugt; dies lässt sich durch messungen des NH_4^+ und NO_3^- gehaltes leicht bestimmen - bei aposymbionten ist die extrazelluläre konzentration (d. *S. microadriaticum*) dieser N-haltigen moleküle viel höher als bei den symbiontischen formen.

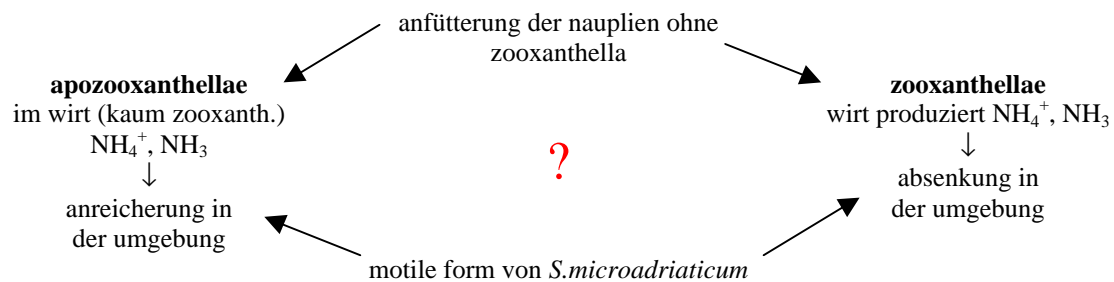
Skizze der inkorporation (AIMS)



Zooxanthellae in a tentacle of a coral (left); masses of zoox. in the gastrodermal cells of a tentacle (right)



Darstellung der drastischen unterschiede zwischen apozyooxanthellae und zooxanthellae:



Artemia wird mit den motilen formen der alge gefüttert; da die verdauung des crustacea nicht sehr effizient ist scheidet sie den grossteil der algen, in kotballen verpackt, wieder aus; durch die verfütterung der crustacea-nauplien mit der zooxanthellaren form, werden auch die apozyooxanthellae zu zooxanthellae (prinzip der infektion).

Quellen von zooxanthellae im meer:

- 1) abgabe über einen wirtsorganismus (selbstgeregelte dichteregulation bestimmt anzahl an dinos / wirtszelle);
- 2) abgabe über einen wirt unter stressbedingungen;
- 3) abgabe über einen wirt durch predation führt zur exkrementation der zooxanthellae in form von kotballen des räubers;
- 4) abgabe durch andere (noch nicht geklärte) wege - hier fallen auch die motilen formen hinein; hierbei zeigt sich dass motile formen eine fressreaktion am wirtsorganismus auslösen die die aufnahme der dinos begünstigt;

Abhängigkeit der koralle vom symbiont:

In kurzen worten gesagt, hilft die zooxanthellae den hermatypischen korallen in der effizienz der kalkabscheidung; hier beruft man sich heute auf 2 theorien:

1. kreislauftheorie: korallenriffe befinden sich in den "wüstenzonen" (nährstoffarmen bereichen) der tropischen ozeane - zooxanthellae verhilft der koralle zu organischem kohlenstoff;
2. biomassen-verluste durch abgabe der zygoten, larven, mucus, etc. in grösseren mengen können durch die aktive mithilfe der zooxanthellae leichter verkraftet werden;

Wie wichtig sind die symbionten wirklich?

Die hohe produktivität des riffsystems ist nur durch das effiziente zusammenspiel zwischen wirt und symbiont möglich. Diesbezüglich existieren verschiedenste lehrmeinungen.

Ein veruch soll das verdeutlichen: ein korallenstock wird unter laborbedingungen aber unter sonnenlicht-einfluss einer 2-monatigen gefilterten meerwasser-probe ausgesetzt die kein zooplankton mehr enthält (DOM lässt sich nicht wegfiltern); da die symbionten einen wesentlichen beitrug zu den metabolischen bedürfnissen der koralle liefert, ist die koralle in der lage diese 2-monatige "diät" zu überleben, ja sogar an gewicht zuzulegen (kalkabscheidung wurde nicht gemessen);

Unter normalen bedingungen ernährt sich das tier auch mit seinen tentakelapparat (cnidienapparat mit cnidocil als auslösemehanismus); wenn genügend zooplankton zur verfügung steht, ist die koralle sogar in der lage eine gute weile ohne mithilfe der zooxanthellae zu überleben.

Frage: kann sich die koralle auf dauer anhand des zur verfügung stehenden zooplanktons ernähren?

Diese frage lässt sich durch die messung der respirationswerte beantworten:

Mittelwert (\bar{X}) aller O_2 werte (anhand von 4 verschiedene korallen-arten) mit einer gesamtanzahl von $n = 25$ individuen liefert einen respirationswert von $0.96 \text{ mg } O_2 / (\text{cm}^2 \cdot \text{tag})$; d.h.:

- Ein verbrauch von $1 \text{ mg } O_2$ entspricht einer freiwerdenden energie von 3.5 cal ;
- 1 mg trockengewicht (TG von 1 cm^2) an zooplankton liefert eine energie von rund 5 cal ;
- folglich veratmet die koralle (metabolischen deckung ihres O_2 -bedarfs) bei 1 mg TG zooxanthellae rund 0.7 mg , was einer 70% igen deckung entspricht ($35 \cdot 100 / 5 = 70$).

Versuchsaufbau zur feststellung des zooplankton-anteils im meerwasser mit einem fix installiertem plankton-stellnetz: unter abwesenheit der zooxanthellae-aktivität benötigt das korallentier täglich eine menge von 1881.6mg zooplankton um den verlust von respirationsprozessen durch die korallenoberfläche abzudecken.

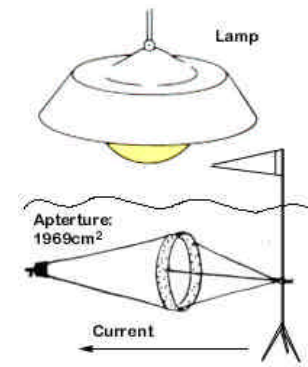
Die ergebnisse dieses versuches legten zu tage dass - bei einer öffnungsfläche von 1960cm^2 - nur 71mg an zooplankton-masse eingefangen wurden (das entspricht nur rund 3.8% der benötigten gesamtenergie); in der praxis fängt der tentakelapparat der korallen noch weniger (ein zusätzliches problem dabei, es gibt zyklische tag-/nacht vertikalwanderungen des zooplanktons was zu einem episodischen ergebnis führt);

Abhilfe im experimentellen aufbau: anbau einer lichtfalle, die die vertikalwanderung unterbindet; dadurch steigert sich der fangwert auf das 5-10fache wodurch sich \bar{X} auf 71mg/tag erhöht.

Eine $1 \times 1\text{m}$ grosse rifffläche mit einer durchschnittlichen oberfläche von 6600cm^2 verbraucht rund $6400\text{mgC}/(\text{tag} \cdot \text{m}^2)$;

die durchschnittliche tentakelänge der polypen ist rund 5mm - aufgerechnet auf 1m^2 ergibt das eine abgedecktes wasservolumen von 3L; folglich müsste dieses volumen $1.8 \cdot 10^6$ mal oder 46mal/sekunde ersetzt werden um den energetischen bedarf des tieres zu decken.

Daraus lässt sich ableiten dass die koralle an die aktivität der zooxanthellae angewiesen ist um ihr überleben sicher zustellen - eine erhöhung der zooplankton-anteils würde dazu nicht ausreichen.



Muscatine & Porter (1977) konnten anhand von radioaktiv markierten kohlenstoff-isotopen ($\text{Na}^{14}\text{CO}_3$) zeigen dass die zooxanthellae von *Pocillopora damicornis* nach nur 24 stunden (je nach ort und kolonie) 35-50% des angebotene kohlenstoff-angebot fixiert und in ihren lipiden, proteinen eingelagert hatte.

Zur veranschaulichung sollen hier die folgenden daten dienen:

respiration durch zooxanthellae und koralle (bright day)	11.7mg C	} respirations-anteil der zooxanthellae: 0.5mg C
respirationsanteil der koralle	11.1mg C	
netto-C-fixierung durch die zooxanthellae	24.1mg C	

der wirt transloziert den kohlenstoff von der zooxanthellae zur koralle ($\approx 9.7\text{mg C}$) was rund 86.8% des respirierten anteils entspricht ($9.7 \cdot 100 / 11.1 = 86.8$)
d.h. die zooxanthellae fixiert wesentlich mehr C als von der koralle abgegeben wird;

Korallen-polypen:

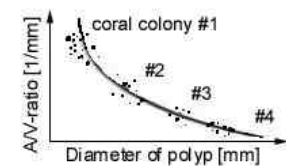
Annahme: je nach tageszeit muss es eine verlagerung von der carnivoren zur autotrophen ernährungsweise geben; viele korallen strecken ihre tentakel nur nachts aus und sind tagsüber eingezogen; ausnahmen *Goniopora sp.* und *Alveopora sp.* haben auch tagsüber ausgestreckte tentakel; d.h. es gibt tagaktive und nachtaktive arten;

Die bildung von polypen-cluster verschiedener arten die nicht untereinander verwandt sind, stellen "artengruppen" dar?;

je nach obernflächen- und volumsverhältnis lässt sich folgende einteilung treffen:

- grosspolypige arten weisen eine kleine O/V-ratio auf; z.b.: $100/90 = 1.1\text{m}$; dieser wert würde einem carnivoren typus entsprechen
- kleinpolypige arten weisen eine grosse O/V-ratio auf (stark verästelte tentakel); z.b. $100/200 = 0.5\text{m}$ und würde einem autotrophen typus entsprechen;

der carnivore polyp ist eigentlich als heterotrof einzustufen;
als faustregel kann man sagen dass 86-90% des energetischen bedarfes durch die zooxanthellae abgedeckt werden, die verbleibenden 10-14% durch das zooplankton.



Coral colonies of different species - A-V-ratio versus polyp diameter;

Qualitative aspekte der zooxanthellae: glucose (glycerol) ^{14}C ist das von den meisten zellen zurückgehaltene molekül; letztenendes wird es aber doch abgegeben um eine zu starke eindickung und den daraus resultierenden osmotischen wassereintrag zu minimieren; nur bei N-limitierung oder unzureichender fotosynthese wird glucose längere zeit von den zooxanthellae zurückgehalten; durch ^{14}C -isotop markierte lipide die in proteinketten der dinos eingebaut wurden konnte nachgewiesen werden dass sie in einem zeitraum von 30-120min genug an fotosynthetat an das kokorallentier abgeben.

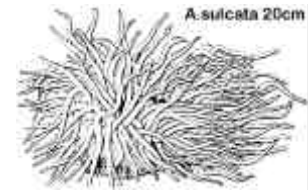
Durch die aufnahme des zooplanktons über den tentakelapparat, kommen seltene fettsäuren, essentielle aminosäuren, vitamine etc. in das korallentier - diese komponenten werden von der zooxanthellae nicht geliefert. Wichtig ist auch zu erwähnen dass viele organismen in der lage sind den in form von "dissolved organic carbon" (DOC) im wasser gelösten kohlenstoff direkt aufzunehmen!

Dazu ein versuch: anhand der mittelmeer-anomone *Anemonia sulcata* (die auch symbiontische zooxanthellae in ihrem gewebe aufweist), konnte mit radioaktiv markierten aminosäuren (tritium-markierte L-AS) nachgewiesen werden, dass diese AS ectodermal (durch den microvilli-saum) aufgenommen und an die zooxanthellae weitergegeben wurden.

Aufnahmerate: $2-10 \mu\text{gAS}/(\text{gTG}\cdot\text{h})$.

Dieser auf- und weitergabeprozess wurde auch bei anderen korallentieren entdeckt;

Da glucose im meerwasser gelöst so gut wie gar nicht vorkommt, kann der glucosebedarf der koralle nur durch die zooxanthellae gedeckt werden.



Fluktuationen der bakteriellen fauna im gastralraum der polypen von korallenstöcken kann direkt durch das C/N-verhältnis ausgedrückt werden und liegt bei:

C:N = 17-200 (bei schlechtem detritus)

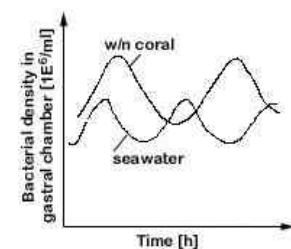
C:N = 15-25 (bei gutem detritus)

C:N < 16 (idealster fall, der die umsetzung am besten erlaubt - siehe strobl-VL) für "grazers"

C:N = $3/5 = 0.6$ bei bakterien, wobei dies durch deren mureinketten (zellwand-bestandteil) gegeben ist; die bakterien-konzentration im meerwasser liegt bei $1 \cdot 10^6/\text{mL}$

Bei der riesenanemone *Stoichatis giganteum*, wurde die bakterielle dichte im gastralraum bestimmt, wobei festgestellt wurde das deren konzentration trotz grosser schwankungen doch über dem des angrenzenden meerwassers liegt.

Grund: manche organismen halten regelrechte bakterienzuchten die sie von zeit zu zeit wegverdauen um sich eine ausreichende stickstoff-versorgung zu garantieren.



Zusammenfassung der energiequellen = trofischen quellen:

1. extrazelluläre produktion der zooxanthellae;
2. zoo- und fytoplankton-ertrag über den tentakel-fangapparat;
3. bakterienrasen im gastralraum;
4. **particulate organic matter (POM)**, partikuläre organische substanz
5. **dissolved organic matter (DOM)**, gelöste organische substanz;

korallen sind jedoch keine hermetisch abgeschlossene organismen; es diffundiert immer wieder DOM zurück ins meerwasser; um diese verluste zu reduzieren bilden viele korallentiere eine deckende mucus-schichte aus (diese ist zwar gut beobachtbar, allerdings nur schwer quantitativ bestimmbar = messbar).

Perifäre zonen werden laufend abgetragen (via erodiver kräfte), weiters bedingt das trockenfallen bei niedrigwasser, dass die schützende mucus-schicht eintrocknet und nach rückkehr der flut abgestossen und erneuert wird; die abstossung erfolgt auch um haftende partikel, überschüssige und verbrauchte zooxanthellae, haftende kalkspikel von porifera, oder sonstig angeschwemmtes material abzustreifen.

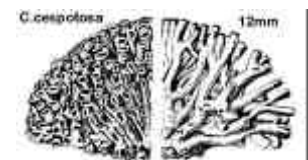
In lagunen kann die abgestossene mucusmenge regelrecht zu schaumteppichen führen.

Der mucus wird auch gerne von krebsen und den im meerwasser suspendierten bakterien aufgearbeitet bzw. auch am lebenden stock!

Anhand von mucusmessungen der im mittelmeer vorkommenden koralle *Cladocera cespitosa* konnte festgestellt werden, dass diese:

$8.5 \mu\text{g mucus}/(\text{gTG}\cdot\text{polyp}\cdot\text{h})$ produziert, was sich wiederum in einen anteil von 44% des respiratorischen C-bedarfs niederschlägt - in anderen zahlen, dies bedeutet einen kohlenstoff-verbrauch von: ca. $102 \mu\text{g C}/\text{mg mucus}$!

Anmerkung: das entspräche einem 20%igen anteil der gesamt-fotosynthese-produktion im Golf von Pyran (Kroatien - siehe Heindl, Velimirov in Marine Biology aus dem jahre 1980 oder 1982).

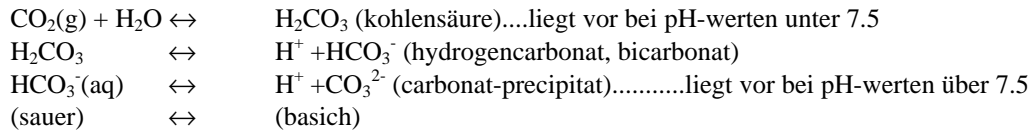


IV. CALCIFIKATION / KALKPRODUKTION

Da kalzium (in form von kalzium-carbonat CaCO_3) im meerwasser reichlich gelöst ist, bedienen sich viele organismen, von bakterien bis vertebraten, dieses elements.

Im meerwasser finden sich auch noch andere metallische spurenelemente wie $\text{Na}(\text{Cl})$, Mg , K , Sr , Br , sowie nichtmetalle wie C , Cl und moleküle wie SO_4^{2-} , CO_3^{2-} , etc. die in einem relativ konstanten verhältnis zueinander stehen. Oft kommt es allerdings zu einer verschiebung der verhältnisse (speziell in küstennähe, grossen flussmündungen, bei starkem regen, etc.) mit der folge das die biologische artendiversität in diesen zonen gestört wird.

Meereswasser weist auch einen relativ konstanten pH von 7.8-8.2 auf; durch die gelösten minerale kommt dem meerwasser eine relativ gute pufferwirkung zu - so löst sich atmosphärisches CO_2 mehr oder weniger gut im meerwasser:



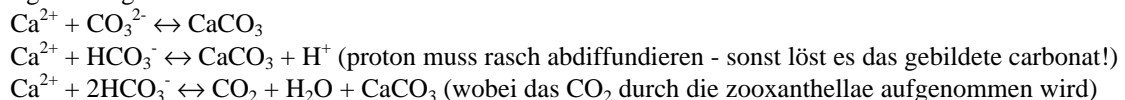
Die in diesen gleichungssystemen angegebenen prozesse laufen andauernd ab; da der grossteil der erdoberfläche von wasser benetzt ist, lösen sich grosse mengen von atmosphärischen CO_2 im wasser; dieser lösungsvorgang ist allerdings temperaturabhängig - es löst sich wesentlich mehr CO_2 bei tieferen als bei höheren wasser-temperaturen. Stürme und andere atmosphärische ereignisse bewirken eine verbesserte CO_2 aufnahme- also auch abgabe (je nach temperaturgefälle) und sättigungsgehalt im meerwasser.

Viele organismen sind in der lage hydrogencarbonat direkt über das gelöste CO_2 zu bilden - dies setzt allerdings einen pH-wert von >8 voraus;

Eine zunahme des gelösten CO_2 führt laut obiger gleichung automatisch zu einer senkung des pH-wertes (und umgekehrt) - ein niedriger pH-wert (sauer) spaltet daher mehr carbonat (in metalloxid + CO_2) und wirkt der precipitat-reaktion entgegen; womit sich folgende zwei prinzipien aufstellen lassen:

1. ein niedriger pH-wert resultiert aus einer erhöhten respiration, einer temperatur-abnahme, einer drucksteigerung (durch die wassersäule), und chemischer oxidation; eine solche situation ist für die skelettbildung eher ungünstig;
2. ein höherer pH-wert resultiert aus einer erhöhten fotosynthese-aktivität, temperatur-zunahme, einer druck-erniedrigung und begünstigt somit die skelettbildung;

korallenriff-bildung kann daher nur im seichtwasser-bereich der tropen von statten gehen, wo genug licht und die temperaturverhältnisse es erlauben; im idealfall läuft die calciumcarbonat CaCO_3 bildung laut stochiometrischer gleichung wie folgt ab:



Meerwasser, im tiefenbereich von $0 \approx 300\text{m}$ ist leicht mit CaCO_3 übersättigert - in $\approx 300\text{m}$ tiefe spricht man von der kompensations-tiefe (rate der carbonat-auflösung \approx ablagerungsrate); unter diesen tiefen tritt das Gegenteil auf - es kommt hier zu keiner carbonat-akkumulation mehr da der hohe wasserdruck mehr carbonat löst als precipitieren lässt; dennoch kommt kalk auch in diesen tiefen in form von abgesunkenen carbonatsedimenten vor (matrix gestütztes material diverser organismen - die kernstruktur benötigt längere desintegrations-zeiten).

Calcium-carbonat CaCO_3

Calcium-carbonat kommt in der natur als wasserit, **aragonit**, **kalzit** und dolomit vor, wobei nur aragonit und kalzit für die marinen prozesse wichtig ist.

In kalkalgen-proben von *Halimeda* sp. konnte man beide polymorphen arten (aragonit und kalzit) wiederfinden, wobei in den äusseren bereichen immer aragonit dominiert; bei gewissen octocorallia kommen spikel vor (interne kalkablagerungen) die eine völlig andere zusammensetzung haben und überhaupt nicht in diese gruppierungen fallen.

Das verhältnis der carbonat-bestandteile zu ihren isotopen ($^{16}\text{O} : ^{18}\text{O}$ oder $^{12}\text{C} : ^{13}\text{C}$) gibt auskunft über deren herkunft bzw. welches milieu zur zeit der precipitierung vorgeherrscht hat.

Diesbezüglich gibt es zwei mess-standards, die in verhältnis zueinander gesetzt, einen referenzwert bilden

- chicao elemite standard (PDB)?
- standard mean ocean water (SMOW)

$$\rho^{18}\text{O} = 1000 \cdot \left(\frac{^{18}\text{O}/^{16}\text{O} \text{ der probe}}{^{18}\text{O}/^{16}\text{O} \text{ des standards}} - 1 \right) \text{ in gleicher weise lässt sich mit } ^{13}\text{C} \text{ verfahren}$$

CaCO₃ bei algen:

Algen welche aragonit abscheiden bevorzugen eine ¹³C, ¹⁶O aufteilung (HCO₃⁻ als bezugsquelle)

Algen welche kalzit abscheiden weisen eine ¹²C, ¹⁶O verteilung auf; (C-bezug aus dem pCO₂ des wassers)

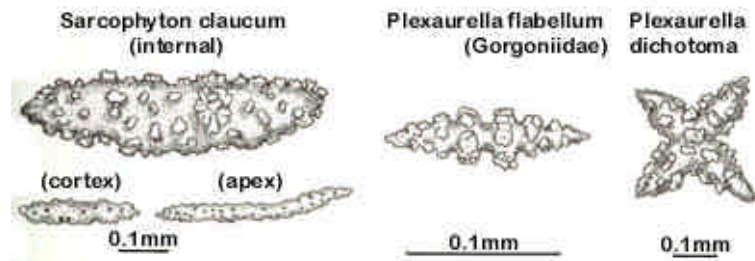
CaCO₃ bei hermatypischen korallen:

Die isotopen-zusammensetzung des abgeschiedenen CaCO₃ der korallen ist durchwegs von dem durch die zooxanthellae aufgenommenen CO₂ bestimmt; das würde einer kalzitalgen-zusammensetzung entsprechen (nur der ¹²C-anteil ist in den korallen ein bischen höher); trotzdem entspricht das korallenriff-skelett jenem des aragonit.

Octocorallia: zu dieser gruppe gehören auch die *Gorgonia*; sie besitzen als zentrales skelett eine keratinstütze und ein mesoskelett (einzelne spikel) welches aus kalk und protein-komponenten zusammengesetzt ist.

- Primäre sklerocyten: eine struktur die aus vielen kristall-vessikeln besteht und durch verschmelzen ihrer produkte primäre CaCO₃-spikel bildet.
- Sekundäre sklerocyten: im intrazellulärem raum werden ? verpackt und verschweisst bzw. andere sklerocyten aufgesetzt

Jede octocorallia-art bildet art-spezifische spikel aus (bild rechts: CaCO₃-sklerite von weich- und hornkorallen);



CaCO₃ bei weichkorallen (octocorallia):

In dieser klasse liegen wenige gruppen vor die zur skelettbildung fähig sind; einzig die orgelkoralle *Tubipora musica* und die blaue koralle *Heliopora coerulea* sekretieren ein leuchtend rotes bzw blaues skelett aus (*T.musica* ist ein globaler vertreter, *H.coerulea* kommt nur im indischen ozean vor); die meisten anderen arten dieser klasse bilden meist nur kalzit-sklerite in form von spikel.



Verteilung von CaCO₃ und MgCO₃:

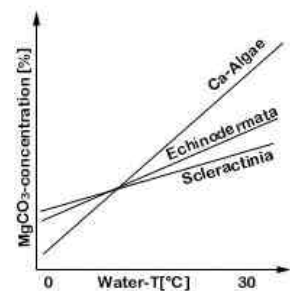
		CaCO ₃ - MgCO ₃
aragonitische algen:	<i>alimeda opuline</i>	84% - 0.7%
aragonitische scleractinia:	<i>Porites porites</i>	96% - 0.5%
kalzit-korallen:	<i>Eunicella papillosa</i>	75% - 7.9%



Die Mg-vertelung in den skeletten ist sehr variabel - es kommt fallweise zu einem verdrängungseffekt von Ca²⁺ zugunsten von Mg²⁺; jedoch bleibt das CaCO₃ die dominierende komponente (Ca²⁺ wird in keinem fall durch Mg²⁺ ersetzt).

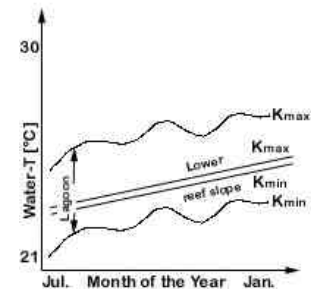


Man spricht hingegen von "high magnesium calcite" (hoch-magnesium-kalzit) wenn der prozentuale magnesium-salzanteil grösser 4% ist. Der prozentuelle anteil des eingelagerten Mg-salzes lässt sich mit der temperatur korrelieren (siehe grafik). Daraus lässt sich jedoch nicht unbedingt der schluss ableiten dass eine erhöhte temperatur mehr Mg-salz im skelett abscheiden lässt; ein versuch mit *Heliopora* (eine in flachlagunen wachsende blaue koralle die der klasse der octocorallia zugeordnet wird) zeigt, wenn sie auf 15m tiefe verplazt wird und somit tieferen temperaturen bei geringerem lichtangebot ausgesetzt ist, wesentlich mehr MgCO₃ in ihr skelett einlagert - die nachstehenden tabelle verdeutlicht das:



<i>Heliopora</i> -standort	wachstumszone	MgCO ₃ -anteil [mol%]
in flachlagune (warm)	spitzenwachstum (growth region).....	0.59%
	basis (non-growth region).....	0.61%
auf 15m tiefe (kühler)	spitzenwachstum (growth region).....	0.66%
	basis (non-growth region).....	0.77%

Anhand der dissoziationskonstante (K) lässt sich folgendes beobachten:
 Im tieferen riffbereich (15m) herrschen wesentlich konstantere temperaturverhältnisse vor, mit der folge dass mehr Mg²⁺ eingebaut wird als im lagunenbereich wo grössere temperatur-schwankungen vorherrschend sind. Der K-mittelwert der lagune ist das resultat einer grossen bandbreite, demgegenüber unterliegt der tiefere riffabschnitt einer wesentlich kleineren temperatur-schwankungsbreite (atmosphärische einflüsse wirken sich in diesen tiefen weit weniger stark aus, zudem ist die spezifische wärme von wasser sehr hoch).



Warum wird überhaupt kalk abgeschieden?

Dazu gibt es mehrere hypothesen - anhand der kalkalgen wurden folgende thesen aufgestellt;

eine ursache resultiert aus der ionenkonzentration die über dem saturationspunkt des freien meerwassers liegt - kalzifikation durch precipitation (CaCO₃ ausfällung).

- **CO₂-utilisations-theorie:** bei ansteigendem pH-wert (protonen-aktivität nimmt ab) wird die precipitatbildung erleichtert, mehr CaCO₃ kann abgeschieden werden, durch die ausfällung des kalksalzes sinkt der anteil an gelöstem CO₂ im meerwasser;
- **Hydrogencarbonat-theorie:** durch die fotosynthetisch bedingte aufnahme der algen von im wasser gelöstem CO₂ kommt es zur bildung von hydrogencarbonat HCO₃⁻. Durch die abgabe von hydronium-ionen OH⁻ versucht die koralle den pH-wert im cytoplasma konstant zu halten (extrazelluläre pH-wert steigt).
- **Organische matrix** hypothese: die Ca-ionenkonzentration im cytoplasma wird auf einen pegel gehalten der die ausfällungsreaktion begünstigt; der protein-synthesekomplex vieler kalzifizierender algen (e.g. Corallinacea) ist dafür verantwortlich; die mikroporen des komplexes (Ø von ca. 10nm) und minimale änderungen im pH-wert bzw. der C-konzentration bringen das ungebundene Ca²⁺-ion mit dem ungebundenen CO₃²⁻-ionen zusammen.
 Diese gelatinartige substanz die viele sulfidgruppen aufweist, ist eine polysaccharid-gruppe die uronic acid (uronsäure) bilden kann (ist mit den zellwänden assoziiert?); diese matrix ist möglicherweise an der CaCO₃ fällung beteiligt; die zellwand-struktur übt dabei einen einfluss auf die protein-polysaccharid-schichte aus; je nach dem welche strukturen in der zellwand eingelagert sind, kommt es zur bildung verschiedener skelettstrukturen (ein grund für die polymorfe vielfalt diverser CaCO₃-skelette); trotzdem scheiden viele algenarten mit einer ähnlichen mucusschichte kein skelett ab; da algen viel zellulose für ihre zellwände produzieren (bilden eine kalzit-ähnliche polymorfe struktur, wobei zwei CH-gruppen der zellulose als β,1-3 xylan und β,1-4 mannose vorherrschen), kommt es zu einer aragonit-kalkabscheidung.
- **Carboanhydrase-hypothese:** enzymatische katalyse der reaktion von CO₂ mit wasser in form folgender gleichung: CO₂(g) + H₂O(l) ↔ H₂CO₃(aq)
 Die konzentration von organischem kohlenstoff begünstigt den kalzifikationsprozess.
- **Interaktion mit microorganismen:** den algen zugesetzte mikroorganismen bringen die algen dazu vermehrt kalk abzuscheiden, obwohl normalerweise keines bis wenig davon gebildet würde wie z.b. im fall der cyanobakterien.

Kalzifikation bei steinkorallen:

Bestimmte gruppen von scleractinia haben eine höhere abscheiderate als andere gruppen obwohl beiden gruppen der selbe prozess zugrunde liegt; nachstehende tabelle spiegelt die Ca-aufnahme in hermatypischen (schnell wachsenden) korallen wieder:

korallenart	Angaben in [µgCa/(ngN·h)]			
	bei sonnenlicht	bei bewölkung	in der nacht	licht:dunkel-verhältnis
<i>Acropora palmata</i>	44	26	3	14
<i>A.cervicornis</i>	54	39	8	6
<i>Porites porites</i>	25	-	8	3
<i>P.furcata</i>	15	-	2	8
<i>Montastrea annularis</i>	12	-	3	23

Der trend ist eindeutig, hermatypische korallen können mit unterstützung der fotosynthetisch aktiven zooxanthellae wesentlich rascher ein kalkskelett aufbauen als ohne - selbst bei völliger dunkelheit ist es ihnen möglich eine gewisse zeit lang zu kalzifizieren.

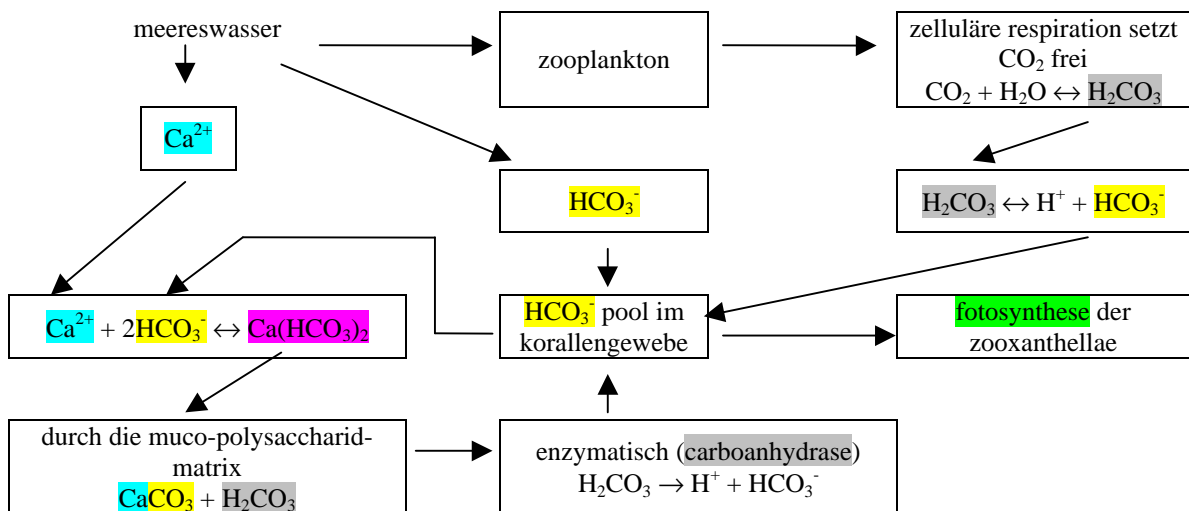
Bei ahermatypischen und apozooxanthellaren korallen, die keine zooxanthellae besitzen ist der unterschied zwischen der licht- und dunkel-abscheidung wesentlich geringer;

Zur kristallgitter-bildung gibt es fünf hypothesen:

a) Goreau-hypothese: dabei entzieht die koralle das kalzium in form des Ca^{2+} -ionen aus dem meerwasser. Über einen noch wenig verstandenen mechanismus werden die Ca^{2+} -ionen zum kalzifikationsort geschleust und auf die muco-polysaccharid-artige schicht abgelagert (ist teil der organischen matrix und fungiert als skelettmodell). In einem 4-stufenprozess findet dann die Ca-abscheidung statt:

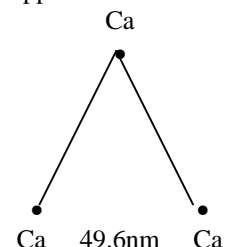
1. $Ca^{2+} + 2HCO_3^-$ (bicarbonat) \leftrightarrow $Ca(HCO_3)_2$ Ca-bicarbonat
2. $Ca(HCO_3)_2 \leftrightarrow CaCO_3 + H_2CO_3$ (kohlensäure muss rasch wegdiffundieren damit's nicht zu sauer wird)
3. $H_2CO_3 \leftrightarrow$ (enzymatisch durch carboanhydrase) $\leftrightarrow H^+ + HCO_3^-$ oder alternativ
4. $H_2CO_3 \leftrightarrow$ (enzymatisch durch carboanhydrase) $\leftrightarrow CO_2 + H_2O$

Die abtransport-rate von HCO_3^- und CO_2 ist dabei von ausschlaggebender bedeutung (schritt 3,4) damit die neubildung der kohlensäure H_2CO_3 nicht zustande kommt und den precipitationsvorgang nicht rückgängig macht. Als weiterer synergistischer effekt kommt tagsüber die fotosynthetisierende aktivität der zooxanthellae (carbo-anhydrase) hinzu; nachts muss die koralle alleine mit der carbo-anhydrase auskommen - dies würde auch die geringere kalzifikation über die nachtstunden hinweg erklären.

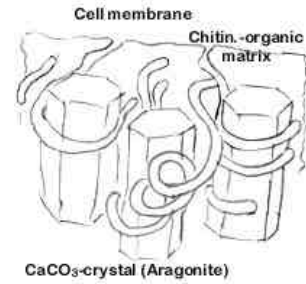


b) kristallgift-hypothese (Simkiss 1964): bestimmte metaboliten die fosforgruppen enthalten, können als kristallgifte wirken; sie verhindern bzw. blockieren die abgelagerung von kalziumsalzen in die bereits bestehende skelettstruktur; stattdessen werden meta-fosfatketten gebildet die in gewisser länge in das kristallgitter des kalzites passen - jede dieser PO_3^{2+} -gruppen kann dabei eine CO_3^{2+} -gruppe ersetzen. In weiterer folge führt das zur störung der oberflächen-struktur und letztlich zur einstellung des kalziumgitter-zuwachs.

Ein mechanismus, der diese meta-fosfatgruppen wieder entfernen könnte, liegt in der präsenz des alkalinen fosfatase vor; dieses enzym ist in der lage das kristallgitter durch hydrolyse wieder zu zerstören - als spaltprodukt entsteht dabei orthofosfat, welches abtransportiert werden muss um nicht bei der neubildung des Ca-carbonat-gitters wieder störend zu wirken; orthofosfat ist für pflanzen ein wichtiger basisdünger und kann in diesem fall von den zooxanthellae gut aufgearbeitet werden; d.h. zooxanthellae wirken als fosfatsenke und tragen somit in indirekt zur Ca-carbonat-gitterbildung bei.



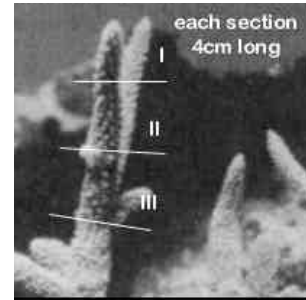
c) matrix-hypothese (Wainright, Muscatine 1963): bei vielen korallen bestimmt die art wie die matrix abgelagert wird über die skeletthärte; so bedingt eine rasche kalzifikation eine relativ rasch aufgebaute "weiche" matrix, wohingegen eine langsam aufgebaute matrix ein "härteres" kalzifikationsprodukt bildet; wie schnell nun die matrix aufgebaut wird ist durch die von der korallenzelle vorgelegten bildung der chitinösen? organischen matrix vorbestimmt (siehe rechts stehende skizze).



Anhand von messung des chlorofyll-gehaltes einer *Acropora*, (staghorn) deren spitzen abgeschnitten wurden und unter einsetz von einem ⁴⁵Ca-isotop, liessen sich folgende beobachtungen machen:

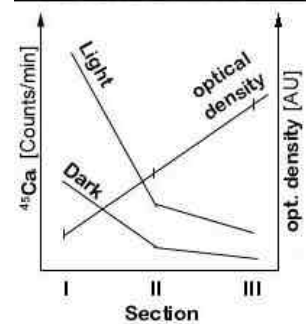
unter tags konnte man eine hohe CPM?-werte, konzentration ⁴⁵Ca pro µg protein messen, in der nacht wurden entsprechend geringere werte festgestellt;

der prozess ist daher an die zooxanthellae gekoppelt und lässt sich anhand des chlorofyll-gehaltes (optische dichtemessungen) relativ leicht erfassen; die basis der einzelnen äste wies dabei die höchsten zooxanthellae-dichtewerte auf, wohingegen zur spitze hin deren dichte linear abnimmt (rechte skizzen)

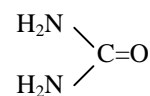
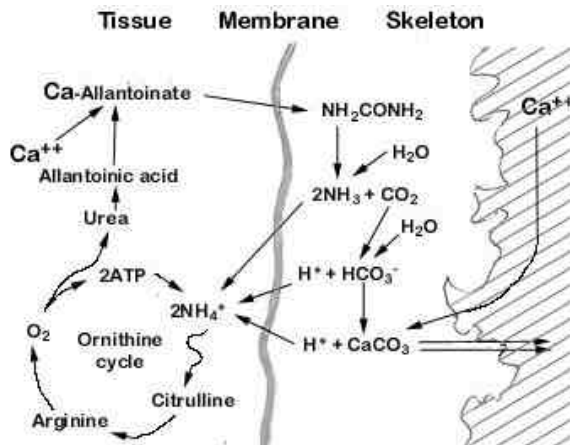
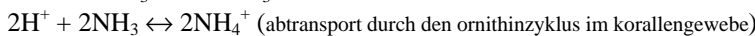
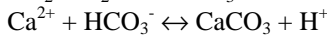
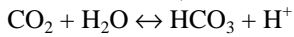
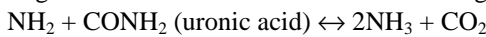


weilers konnte man beobachten dass die translokations-produkte aus den zonen II und III in der Iten zone angelagert wurden; diese ablagerungen wiederum stehen in umgekehrten verhältnis zur optischen dichte bzw. waren dort am höchsten wo die zooxanthellae-konzentration am geringsten war - in abgeschwächter form, jedoch mit gleichem trend konnte man die beobachtung während der dunkelfasen feststellen.

Folglich ist der aufbau der matrix in der spitzenregion durch die aufnahme von chlorofyll und ⁴⁵Ca bestimmt. (warum ⁴⁵C und nicht Mg, welches im chlorofyll drinnen ist?)



d) harnstoff-hypothese (Crosslander, Barnes 1974): harnstoff greift direkt in den kalzifikationsvorgang inform von allantoin ein (allantoin ist ein weiterer typ eines Ca-salzes); um die kalzifikation sicher zu stellen muss man dafür Sorge tragen dass der stickstoff N aus dem kristallgitter ausgeklammert bleibt:



Structural formula of urea

e) Hayes, Goreau (1977) schlugen alternativ noch eine riffbildungs-hypothese vor: anhand von riffbildenden *Porites*-larven die zooxanthellae enthalten wurden durch fixierung und dünn-schicht-schnitte histochemische und elektronen-mikroskopischen untersuchungen gemacht; dabei fand man heraus dass die jungen larven keine matrix ausbilden, jedoch in der trilaminaren? membran (die den lipo-protein-vessikeln des golgi-apparates angehören) minikristalle eingelagert haben; die werden bei der festsetzung an ein hartsubstrat durch exocytose als kristallisationskeim genutzt; im speziellen findet dabei eine modifikation des proteins statt, die eine keimkristall-bildung in der trilaminaren membran (intrazelluläre kalzifikation) initiiert und letztlich den Ca-kristallkeim absondert (dieser vorgang konnte durch radioaktive markierte substanzen nachgewiesen werden).

V. RIFFMORFOLOGIE - initiale fasen der KORALLENRIFF-BILDUNG

Die interagierenden mechanismen in der korallenriff-bildung laufen in folgenden fasen ab:

1. rahmenbau (frame building) durch kalkalgen, *Bryozoa* als auch *Foraminifera*;
2. rahmenbindung (frame binding);
3. porenzementierung (cementation of pores) - verschliessen von grösseren (bis zu m³) lückenräumen;
4. füllen der lückenräume durch sedimentation (filling by sediments);

in bereits etablierten riffen laufen diese prozesse andauern und simultan ab (sind qualifizier- und quantifizierbar); in neu aufzubauenden riffen entspricht die bildung jedoch der oben angeführten sequenz.

Anhand einer im roten meer durchgeführten studie von Schuhmacher 1977, konnte folgendes dokumentiert werden:

Sämtliche, durch den menschen ins meer eingebrachte (versenkte) hartsubstrate stellen einen potentiellen siedlungsraum für korallen dar - anhand dieser fremdkörper liessen sich wachstumsraten und besiedelungsgeschwindigkeiten relativ gut beobachten (datierungsmöglichkeit); allerdings haben diese gewonnenen daten einen nachteil - sie beziehen sich rein auf das glatte, homogene substrat und sind daher nicht unbedingt auf das natürliche, wesentlich heterogene und rauhere substrat übertragbar; durch ausdiffundieren diverser giftstoffe kommt hinzu das fremdkörper dieser art sich sehr oft negativ auf die larvalstadien der korallen auswirken.

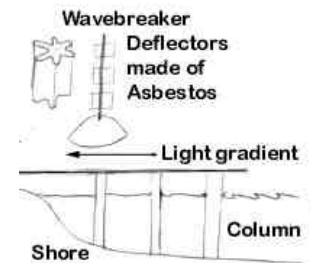
In diesem zusammenhang wurde eine studie im yachthafen von Eilat durchgeführt; dabei versenkte man kubische betonblöcke und dendritische wellenbrecher im hafenbecken.

Zusätzlich, an bojen angehängte aspestplatten sollten die wellenbrechende funktion zusätzlich erhöhen und die eingehende strömung abbremesen.

In der folge konnte man einen gerichteten sukzessionsprozess verfolgen der verschiedene gemeinschaftsentwicklungen eindeutig wiedergab; letztlich etablierte sich eine climax-gesellschaft die im gleichgewicht mit den vorherrschenden abiotischen gegebenheiten steht (mehr oder weniger stabiles ökosystem mit bestimmten charakteristika, in dem ein system vorliegt das die erhaltung einer maximalen biomasse + symbiotischer funktion anstrebt und zu halten versucht (asymptotische annäherung);

Die detritive nahrungskette dominiert in einem solchen system nur so lange bis ein stabiles ökologisches gleichgewicht erreicht ist:

$$\frac{\text{fotosynthetische produktion}}{\text{respirative prozesse}} \approx 1$$



ad 1) Anmerkungen zu den integrativen mechanismen der riffbildung: am beginn wird das substrat durch

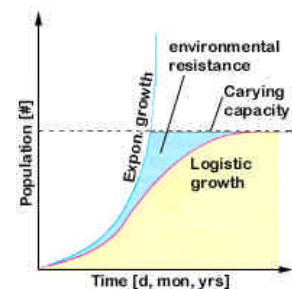
- "fouling organisms" überzogen (wie unter den schiffsbäuchen häufig zu sehen); danach kommt es zur
- rasenbildung durch *Diatomea* und fadenalgen; anschliessend erfolgt eine
- besiedelung durch *Cirripeda*, die von
- kalkalgen und kleinschnecken nachbesiedelt wird die selbst ein kalkartiges substrat ausbilden (die rezipitation =aufnahme von kalk trägt massgeblich zur bildung eines miniatur-sekundär-hartboden bei);
- ab diesen zeitpunkt gesellen sich aktive "grasers" wie *diadema*- und *asteroidea*-populationen sowie herbivore *pisces* hinzu, die durch deren weide-aktivität und durch die zarte substratbildung der kalkalgen und kleinschnecken eine ideale unterlage für die larvalstadien der korallen darstellen (erste erfolgreiche korallenbildung ist damit gewährleistet).

Unter anderen setzt sich der pionier und R-strategie *Stylophora pistillata*, eine kleinwüchsige verzweigte koralle, als einer der erstbesiedler auf diesen substrat fest;
 r, "intrinsic rate of growth" biotisches potential (geburtsrate+immigration-mortalität-emmigration);
 N, "population size" populationsgrösse;
 K, "carrying capacity" maximal mögliche grösse der population;

unter dem limitierenden einfluss der umgebung erfährt erstere formel eine ergänzung durch den K-value; als R-strategie versucht *S.pistillata* den grossteil seiner energie-reserven in das larvalstadium zu verpacken um eine möglichst hohe bestandsdichte aufbauen zu können;

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N$$

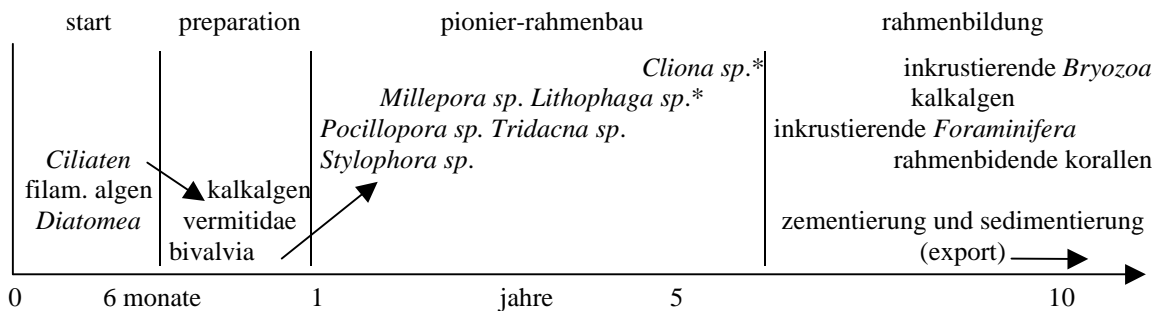
$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \cdot \frac{K-N}{K}$$



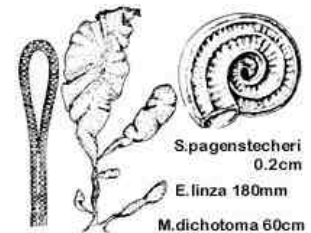
Im gleichzug besiedeln *Pocillopora damicornis* (hermatypische koralle) und *Tridacna* sp. (riesenmuschel) den neuen lebensraum. Ein grossteil der raschwüchsigen R-strategen stirbt nach 4-5 jahren wieder ab und lassen nur das kalkifizierte skelett übrig - was zumindest in einer systematischen netto-erhöhung des kalkanteils resultiert. *Pocillopora danae* wird nur 5-6 jahre alt - eine 5jährige kolonie weist in der regel schon grossflächig abgestorbene bereiche auf (im durchschnitt rund 30%), trotzdem kann der lebende restbestand unter günstigen bedingungen sehr alt werden.

Porites sp. ist ein k-strategie (complex); diese langsam wachsende koralle verbraucht den grossteil seiner energien im versuch eine erfolgreiche kolonie aufzubauen um der wasseroberfläche entgegen wachsen zu können; dabei wird nicht so viel in die nachkommenschaft der bestehenden kolonie investiert, vielmehr kann sie durch ihr langsames waschtum ein sehr hohes alter erreichen (kolonie-alter bis >1000 jahre wurden gemessen);

ad 2) anmerkung zur rahmenbindung: durch die aktivität von kalkalgen, *Bryozoa* und *Foraminifera*: ab einer bestimmten kalkdichte nehmen die degenerativen prozesse messbar (z.t. auch sichtbar) zu; anhand folgender zeittafel soll dies veranschaulicht werden:



(*) *Cliona* sp. (bohrschwamm) und *Lithophaga* sp. (bohrende muschel) sind bioerrodive organismen die der riffbildung entgegen wirken; zitat von Friedmann:aus gründen der bioerosion und korrosion ist die zementierung des riffes erst wirkungsvoll, wenn es nur mehr wenige meter unter der wasseroberfläche entfernt ist.



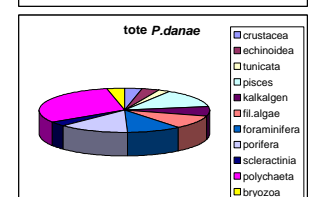
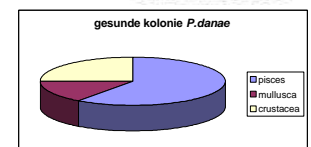
Einige arten die ein riff aufbauen (bestand im überblick des roten meeres):

- filamentous algae: *Enteromorpha clathrata elongata*
- spirorbinae und filigraninae (rohrwürmer): *Filigrana* sp. und *Spirorbis* sp.
- hydrocorallia: *Millepora dichotoma*, eine nesselnde feuerkoralle *M. exaesa*
- scleractinia (steinkorallen): *Pocillopora danae*, *P. damicornis*
- lithofagen: heftig gesteinsbohrende muscheln (wirken bioerosiv) *Lithophaga cumingiana*, *L. hanleyana*



Anhand des oben erwähnten R-strategen *Pocillopora danae* lässt sich gut die sukzession durch andere marine organismen beobachten die in den abgestorbenen koloniebereich nachsiedeln (koloniegrösse von rund 10-15cm und ca. 10-15cm durchmesser):

- im völlig intakten zustand beherbergt die kolonie crustacea, mollusca, und pisces; in den meisten fällen bis zu 8 verschiedene arten.
- eine abgestorbene *P. danae* kann hingegen bis zu 11 und mehr arten beherbergen; crustacea, echinoidea, tunicata, pisces, kalkalgen, filam. algen, foraminifera, porifera, scleractinia, polychaeta, bryozoa, etc. bis zu 42 verschiedene arten wurden auf bestimmten kolonien abgezählt; dabei nimmt die kalkmasse durch die sekundärbesiedelung kräftig zu und zieht in weiterer folge eine grössere diversität an fischen an die sich von diesen organismen ernähren - dies hat zur folge dass die interaktionen zwischen den organismen steigt;



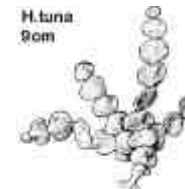
Vergleich zw. lebender und abgestorbener *P. danae*-kolonie

ad 3) anmerkung zur porenzementierung: die versiegelung von hohlräumen erfolgt meist durch abgelagertes sediment die in weiteren durch sedimentbildner gefestigt werden - die porenzementierung ist überwiegend durch die wasserbedingungen vorgegeben.

An der wellenexponierten kante zum riffdach ragen viele einzelne korallenäste aber auch ganze stöcke aus dem flachwasser heraus; durch gesteinsbohrende organismen wird deren stabilität unterhöhlt und können daher relativ leicht durch stärkere wellenaktivität abgebrochen bzw. umgestürzt werden; das stürzende teil / stock kommt meist im reichlich vorhandenen lückensystem des riffes zu liegen und wird weiter abgebaut oder gleich durch sedimentbindende organismen einzementiert.

Korallensediment besteht durchwegs aus seeigel-stachel, spikel von porifera und gorgonia sowie von abgeweideten kalksand.

ad 4) anmerkung zur porenzementierung: in der Karibik ist die kalkalge *Halimeda sp.* der grösste sedimentbildner, erst in zweiter folge tragen die schwamm-spikel und gorgonia-spikel zur substratbildung bei; die korngrößen-verteilung im stufensieb zeigt, dass *Halimeda* die grössten fragmente bildet gefolgt von jenen der *echinoidea*; in der 3ten stufe findet man dann jene der *gorgonia* und *porifera*.



Die beweidung durch die papageienfische (*scaridae*) zerlegt die eingenommen grobfragmente in feinstpartikel; i.e. resultiert in einem sedimentregen der nur noch chemisch analysierbar ist - ob dieser anteil zur porenzementierung beiträgt ist bis jetzt noch nicht gesichert.

Mit ausnahme des GBR (great barrier reef - AUS) reichen riffe im allgemeinen nur bis zu einer tiefe von 40-50m. Folglich müssen viele riffe die nicht in unmittelbarer nähe zur kontinentalen shelfkante stehen durch andere prozesse emporgehoben worden sein. Einerseits trugen die eiszeiten durch die weltweite absenkung der meerespiegel (die bis zu 200m reichte), aber auch langsam ablaufende substratabsenkungen, die mit durch das korallenwachstum kompensiert wurden, sicherlich mit dazu bei.

In einigen saumriffen konnte eine riff-zuwachsrate von rund 1cm/jahr beobachtet werden (netto-wachstumsrate, die den zuwachs an korallensubstanz und die bioerodiven prozesse mit berücksichtigt).

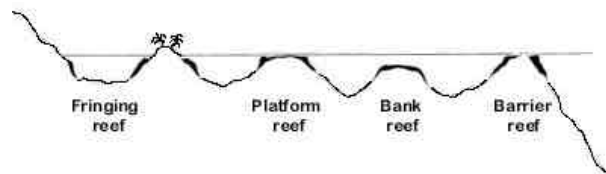
Wie kommt es zu riff-konstruktionen?

Durch umgebungsveränderungen (bodenanhebung, absenkungen, etc) und durch die reiche biologische vielfalt lässt sich die riffentwicklung ablesen - auch wenn die riffe regelrecht durcheinander wachsen.

Rifftypen:

Die vier gängigsten riff-formationen (mischformen und abwandlungen ausgeklammert) sind:

1. saum- oder kontur-riff:
2. barriere-riff
3. plattform-riff
4. atoll



ad 1) das **saum- / kontur-riff** ist der am weitesten verbreitete riffotyp - es säumt die unmittelbar benachbarte küste; die entfernung zur küste hängt vom meeresboden und dessen steilheit ab (= funktion der tiefe). Saumriffe können sehr breit werden (mehrere 100m) und bilden sich typischerweise an jener stelle wo das niedrig-wasser übermässiges trockenfallen nicht zulässt; von dort aus wächst das riff in richtung offenes meer (vorschreitendes wachstum entlang der schutthalde am fuss des riffes).

Im jungen stadium wächst das riff mit relativ gleicher bestandsdichte (sand- oder ufer-saumriff), wohingegen mit zunehmendem alter die homogene dichtevertelung zurückgeht in dem die rückwärtige, küstenzugewandte seite eine austiefung zu einer lagune erfährt (lagunen-riff).

Ist das substrat für eine korallenbesiedlung günstig, so kann ein saumriff auch weiter entfernt vom küstenstreifen entstehen, um dann beidseitig - küstenwärts (bis zur niedrig-wassergrenze) und seewärts (bis zur kompensations-tiefe) expandieren.

Weist die küste ein steil abfallendes neigung auf, so bildet sich nur ein schmales saumriff aus; das rote meer zeigt diesbezüglich eine klassische saum- bzw. kontur-riffbildung.

ad 2) **das barriere-** (wall-) **riff** ist zum unterschied zum saumriff durch seine wesentlich grösseren dimensionen gekennzeichnet (in manchen fällen, mit riffen kleiner dimensionen, ist es jedoch schwer zwischen saum- und barriere-riff zu unterscheiden); die lagunen in barriere-riffen können tiefen bis zu 150m erreichen und mehrere kilometer breit werden.

Entstehung von BR kann durch verschiedene prozesse eingeleitet werden:

- durch eine massive senkung bzw. hebung des untergrundes in bezug zum meeresspiegel;
- spezielle geologische prozesse die über lange zeiträume ablaufen, damit das riffwachstum schritt halten kann;
- können von ozeanischen inselkette ausgegangen sein die abgesunken sind oder noch bestehen;
- können aber auch als zwischenstadien zur atollbildung entstanden sein;

als ein beispiel einer fortgeschrittenen riffbildung hinter dem wall, sei hier die "coral cay" erwähnt, welche eine durch korallensand aufgeschüttete sandbank ist die in weiterer folge sich durch vogeldung und samen-eintrag (auch hydrochor via wasserweg) zu einer begrünten insel weiterentwickelt;

ad 3) **plattform-riffe** sind allseits von tiefen ozeanwasser umgeben und können daher nicht an landmassen gebunden sein; sie kommen sowohl entlang der kontinentalen platten (shelf) aber auch mitten im offenen ozean vor; so findet man an den südlichen ausläufern des GBR (AUS) einige solcher plattform-riffe die regelrecht aus den grossen tiefen des südost-pazifik herausragen.

Die Maskarenen (Cargados, Carajos), eine inselgruppe im indischen ozean vor Mauritius die häufig von zyklonen heimgesucht wird, sind plattform-riffe die nach allen seiten auswachsen.

Entstehung von PFR: immer dort wo der meeresgrund so günstig zur wasser-oberfläche emporragt, dass korallenwachstum ermöglicht wird (überschreitung des licht-kompensationspunktes, oligotrof mit günstige T-bedingungen, etc.).

Patch refs (fleckenriffe), kommen meist im seichtwasser von lagunen vor;

Aus PFR können auch "pseudo-atolle" (ringriff) entstehen, wobei der sandige untergrund durch den abbau von älteren riffteilen herrührt; durch die anhäufung von sand entstehen bänke die manchmal ringförmige gestalt annehmen können und dadurch an ein atoll erinnern (wobei die sandbank letztlich verschwinden kann);

ad 4) **atolle** sind ringförmige, eine lagune umschliessende riffe; um ein atoll aufzubauen bedarf es einer gebirgigen tropeninsel (-kette) die über längere geologische zeiträume wieder im meer versinkt; eine atollbildung setzt allerdings voraus dass der riffzuwachs mit der absink-geschwindigkeit des vulkanischen substrates schritt halten kann; die nach absinken des gipfels überbleibende lagune kann bis zu 100m tief sein; im gegensatz dazu können riff-aussenhänge bis zu 1000m tief steil abfallen. Korallenschutt und sand häufen sich in der lagune und an der basis des riffhanges an. Wie überall in der natur gibt es auch hier konvergenz-erscheinungen, in welchen jedoch die ringkranz-bildung durch andere mechanismen hervorgerufen wurde:

- ein **miniatoll** (od. mini-pseudoatolls) ist ein plattform-riff oder ein fleckenriff in miniatur;
- ein **mikroatoll** (od. bommy) ist ein einzelner korallenstock der innerhalb eines fleckenriffes empor gewachsen ist, und durch bioerosion, zumeist vom zentrum her, wieder abgebaut wird;
- ein **pseudoatoll** ist ein plattform-riff welches durch bioerodive aktivität vom zentrum heraus eine ringähnliche struktur übrig lässt;

der begriff atoll kommt aus dem indischen (Malediven: atoliveri = ringförmig) und bezieht sich auf die ringförmig angeordnete inselkette.

Die entstehung von atollen basiert auf die von C.Darwin (1831) erstellte senkungstheorie (subsidence theory, Wood 1983):

Dabei geht man von einem aus dem meer ragenden vulkankegel der von einem saumriff umgeben ist; eine dem korallenwachstum gleichgesetzte (oder kleinere) absinkgeschwindigkeit ermöglicht dem riff den zur wasser-oberfläche reichenden mindestabstand (licht-kompensationspunkt)

einzuhalten; kommt es jedoch zu einem viel rascheren absinken als das riff in der lage ist nachzuwachsen, so können atolle auch gänzlich verschwinden.

Ein barriere-riff kommt einer fast-atoll-situation sehr nahe indem das riffwachstum in der lage ist den verlust durch das absinkende felssubstrat zu kompensieren;



sukzessive absenkung des vulkankegels - riff kompensiert substratabsenkung in dem es nachwächst

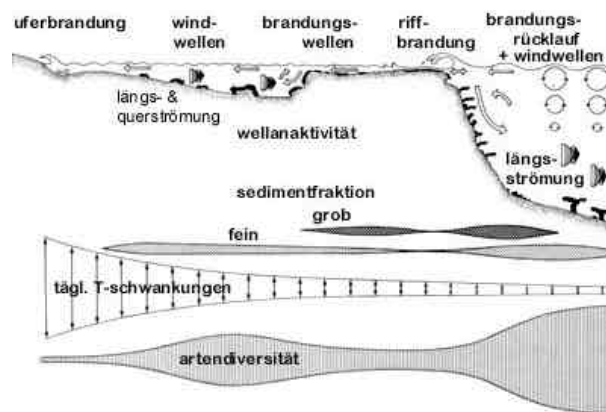
Lange Zeit wurde Darwin's Hypothese nicht akzeptiert; stattdessen zirkulierten andere Bildungs-Theorien:

- Murrey's Theorie: unterseeische Berggipfel, die eine Sediment-Ansammlung begünstigen und dadurch für das Korallenwachstum das geeignete Substrat bereitstellen.... stellte sich als kaum brauchbare Theorie heraus.
- Penk's Theorie: durch Bindung von Wasser während der Eiszeiten in Form von Gletschern, sank der Meeresspiegel um beachtliche 120-160m (Durchschnittswerte), was der Lagunentiefe in einem Atoll wesentlich näher kommt; auf diesem Niveau aufsetzend dachte man sich ein Plattformriff, das durch Abrasion nach aussen wuchs und vom Zentrum aus wieder wegrodert wurde; Probebohrungen um 1896, durchgeführt von der Royal Society, ergaben, dass das Riff in der Lagune nicht 100-200m dick war wie angenommen, sondern rund 700m - erst bei dieser Tiefe stiess man auf das Primärsubstrat.
- Dally + Penk's Theorie: ist ebenfalls eine auf die Eiszeit beruhende These (Glacial-Control-Theory): Riffkalk, der bis zum vulkanischen Basalt in einer Tiefe von 1400m Tiefe reicht, liess erstmal die Idee aufkommen, dass ein Atoll durch Absenkung des Untergrundes entstanden sein konnte; 1951 gemachte Probebohrungen auf dem Bikini-Atoll untermauerten daher C. Darwin's Hypothese.
- Gyots untersuchte einige vulkanische Berggruppen, die durch ihre Absink-Geschwindigkeit eine Atoll-Bildung nicht zulassen und musste ebenso Darwin's richtige Annahme bestätigen.

Erste Riffe musste es schon im Eozän gegeben haben und fielen mehrmals durch die Eiszeiten trocken - mindestens 3mal, da zwischenzeitlich Pflanzenwuchs feststellbar war bzw. spärliche fossile Reste gefunden wurden; obwohl der Grundstock schon in früheren Zeitepochen gelegt wurde, setzte die Riffbildung massiv aber erst nach der letzten Eiszeit ein.

Riffmorphologie: Sie beeinflusst die Zusammensetzung von Lebensgemeinschaften; die Riffform kann sich nur innerhalb einer bestimmter Variationsbreite verändern; jedes Riff muss aber zumindest durch zwei Riffabschnitte gekennzeichnet sein:

- Riffdach (reef flat): das ist ein weitgehend horizontaler Abschnitt des gesamten Riff-Komplexes; der derzeitige Erhaltungszustand wird dabei nicht mit berücksichtigt;
- Riffhang (reef slope): ist der schräg (zum Teil auch steil) zur Riffbasis abfallende Abschnitt;



Zonierung eines Riffes:

Bei (Ufer)saumriffen oder Kontur-Riffen wächst das Riff seewärts, wobei Korallen auch noch an der meerseitig zugewandten Basis des Saumriffes anzufinden sind; Korallen, die dabei auf Kalkalgen-Rücken aufsitzen, sind oft einer erhöhten Brandungsintensität ausgesetzt;

Das Riffdach kann bei Saumriffen leicht abfallend sein, kann aber auch zu einer Erhebung anwachsen, die im weiteren Verlauf steil nach unten abfällt.

Regelmässig sind Saumriffe mit Uferkanälen durchtrennt; das sind seichte bis 10m breite Senken, die parallel zur Küste verlaufen; sie sind natürlichen Ursprungs bzw. sind das Ergebnis hydro-dynamischer Prozesse und sind gekennzeichnet durch extrem starke Fein-Sedimente; diese Zone ist daher kaum von lebenden Korallen besetzt; zwischen Uferkanal und Riffkante liegt das Riffwatt, eine mit mässiger Korallendichte besetzte Zone, die vielmehr durch eine starke Grob-Sedimentation gekennzeichnet ist, i.e. auffällig viel Korallenschutt bzw. Bruchstücke;

Algen als sekundär-Besiedler sind immer auf abgestorbenen Korallen zu finden; Kalkalgen sind leicht in Ufernähe zu finden; dies ist hinsichtlich der Korallenvielfalt eine tote Riffzone - Kalkalgen finden jedoch die besten Wachstumsbedingungen an der wasserumspülten Riff-Aussenkante vor.

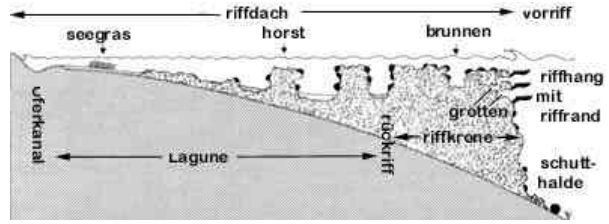
Die Riffkante (Rifftrand) ist eine schmale Übergangszone zwischen Riffdach und Riffhang; der Korallenbestand ist dort so dicht, dass es regelrecht eine zerklüftete Brandungszone darstellt und im weiteren Verlauf sogar zur "Grottenbildung" kommt - Bioerosion ermöglicht eine derartige Oberflächenvergrößerung. Durch die wellenbrechende Funktion sind Korallen an der Riffkante wesentlich stärker gebaut als in strömungs-beruhigten Zonen, wo sie wesentlich fragiler sind.

Der Riffhang ist jene mehr oder weniger steil abfallende Neigung, die bis zur Riffbasis hinunter reicht, wo sich meist Korallenschutt anhäuft.

Das Vorriff ist jener Abschnitt eines Riffes, der sich vor dem Riffhang, an der Basis des Riffes befindet und typischerweise reichlich mit Korallenschutt besetzt ist.

Wichtig: Die einzelnen Zonen sind nicht abgegrenzt, sondern laufen ineinander über.

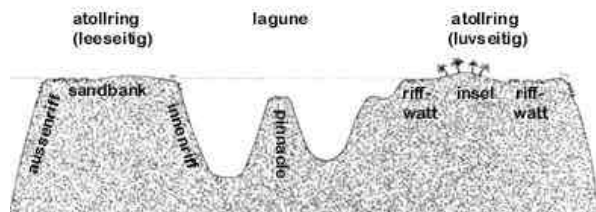
Lagunen-saumriffe: sie weisen ein rifflagune und riffkrone auf; haben aber als zusätzliche merkmale meist einen uferkanal, sowie eine nachfolgende sandige zone, die oft in eine seegras-wiese übergeht; je grossflächiger diese seegras-wiesenfläche ist, desto üppiger zeigt sich der korallenbestand der in form von korallenhorsten (patches) dem riffdach vorgelagert ist; ist der seegras-bestand gering so merkt man das anhand der riffmorphologie, die eher einem fleckenriff gleicht.



Atolle: sie liegen meist im freien ozean, und sind nicht an die kontinentalen platten gebunden; von der riffkante eines atolls lässt sich gut die zonierung erkennen; durch die konstanten strömungsverhältnisse weist das atoll einen *luv*-seitigen (dem wind zugewandt) und einen *lee*-seitigen (wind abgewandt) abschnitt auf.

Als zusätzliches merkmals hat das atoll eine lagune und in manchen fällen sogar eine atoll-inself die 3-5m über dem meeresspiegel liegen kann - die atollinsel war früher bestandteil des riffdaches.

- **Luv-seite:** ein steiler riffs-aussenhang mit üppigen korallenwachstum der bis zu 50m tief hinunter reichen kann; kennzeichnet diese zone; im detail wird durch ein "groove and spur-system" (grad- und rinnen-system) eine oberflächen-vergrößerung erzielt (steigert besiedelungsfläche).



Durch bioerosion kommt es oft zur bildung von höhlensystemen die früher oder später am riffdach durchbrechen und für die anlaufende brandung wie "geysiere" (spritzlöcher) wirken;

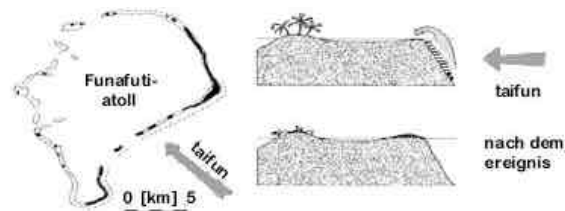
- **Lee-seite:** hier ist die korallendiversität weit geringer, auch ist der sedimentationseffekt weitaus stärker ausgeprägt, da diese seite strömungsbenachteiligt (beruhigt) ist.

Atolle weisen zudem auch in der lagune microatolle und ein ausgedehntes riffwatt auf; ist eine atollinsel vorhanden so liegt sie üblicherweise auf der luv-seite; in gebieten wo sich wind und strömungsverhalten je nach monsun saisonal ändern, kann es vorkommen das sich atollinseln an beiden seiten des korallenkranzes etablieren.

Barriere-riff: es umschliesst oft eine bereits abgesunkene insel - kommt daher einem fast-atoll sehr nahe - es weist auch sehr ähnliche strukturen wie ein atoll auf - mit der ausnahme das ein barriere-riff keine lagune besitzt und das riff selber wesentlich tiefer reicht als in einem atoll; die luv-seite wiederum, ist dem eines atoll sehr ähnlich; barriere-riffe findet man immer am rändlichen ausläufer der kontinental-platten (edge of continental shelf).

Plattform-riff: dieser riffs-typus kann auch aus einem aufgeschüttetem atoll hervorgegangen sein, sodass eine durchgehende von luv- zur lee-seite reichende, eingebnete plattform entsteht; eine artenanhäufung am riffdach ist daher möglich.

Koralleninsel: wenn sie vorhanden ist, so liegt sie innerhalb des riffs auf dem riffdach; das anfangsstadium einer solchen inselbildung wird durch das "coral cay" eingeleitet; sie können jedoch je nach exposition durch wind und wellen aber relativ schnell wieder verschwinden; die konsolidierung einer solchen insel erfolgt meist dann wenn substratbinder fuss fassen können (vegetation in form von gebüsch oder bäumen, sowie wallbildung von harten korallen an der riffkante); als beispiel sei hier das Funafuti-atoll erwähnt (im zentral-pazifik); es bestand bis zum auftreten einer grösseren sturmfront 1972, aus einer insel die mit einer kokosplantage besetzt war; die von südost einwirkende sturm-welle zerstörte nicht nur den vegetationskörper sondern schliff im exponierten rifflang unter den ersten 20m den gesamten korallenbestand; am äusseren rifflang wurde durch den sturm ein mit rund $2.8 \cdot 10^6$ t mächtiger schuttwall aufgeschüttet und erweiterte das atoll um eine zweite insel.



Ähnliche prozesse führen über längere zeiträume zu dem gleichem resultat; die korallen-schuttkette kann eine gewisse zeitspanne das abgetragene material zusammenhalten, doch erfolgt über kurz oder lang, ein gradueller abbau.

Wenn aufgrund einer abschottung das salzwasser einen riffbereich nicht mehr mit salzwasser umspülen kann, stattdessen nur das durch regen eingetragene süßwasser dominiert, so besiedeln innerhalb kurzer zeit landpflanzen das substrat; die samen solcher pflanzen erreichen die insel über den wasserweg (hydrochor) wie im falle der mangroven-keimlinge, schraubenpalme (\neq kokuspalme), anemochor durch den wind, über den kot oder durch das gefieder der vögel (epo-zoochorie) und in einigen fällen durch den mensch (antropochorie) die ratten oder sonstige blindpassagiere auf einer solchen insel abladen.

VI. RIFFBEWOHNER

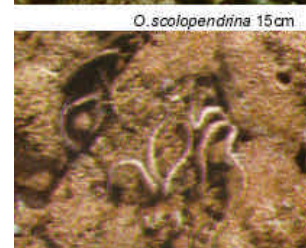
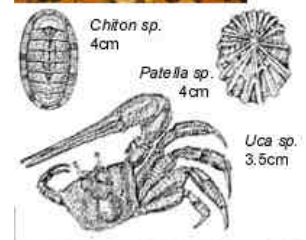
Ein riff beherbergt fast die gesamte palette der taxonomischen ordnungen der fauna, die zudem noch auf engstem raum koexistieren.

Strandregion: viele crustacea-arten wie *Ocypode seratan* (reiterkrabbe) liegen bei ebbe auf dem riffdach, an der wasserlinie findet man häufig bohngrosse krebse der gattung *Hippa sp.*

Der hartboden der strandregion ist der lebensraum einiger vertreter der cirripeda (*Tetraclita sp.* seepocken) und anderer placofora (*Acanthopoleura sp.* = käferschnecken, *Patella sp.* u.a.).

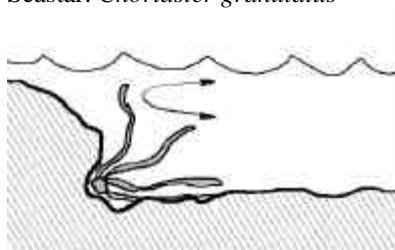
Hinsichtlich der flora domonieren magrovenbestände deren wasserumspülte wurzel und äste als sekundären hartsubstrat wirken; hier findet man häufig gattungen von winkerkrabben *Uca sp.*, sowie arten von *Macrophthalmus depressus* (eine krabbe, die sich bei gefahr im feinsandigen substrat eingräbt und nur die stielaugen herausragen lässt).

Der uferkanal eines saumriffes ist durch die starke strömung in der regel arm an artendiversität - es gibt hier keine charakteristische makrofauna (meiofauna ist kaum untersucht); wenn vorhanden so lassen sich krabben oder kleine durchziehende fische beobachten;



Riffwatt: der ufernahe abschnitt ist artenarm; temperatur- und pO₂-schwankungen, ebbe und flut, stellen einen extremen lebensraum dar der durch starken sedimentabtrag gekennzeichnet ist; hier dominieren einsiedlerkrebse, die bei ungünstigen bedingungen den standort wechseln oder kurzfristig sich in ihre behausung zurückziehen; fallweise lassen sich echidodermata (seesterne) und ofiuroida (schlangensterne) der art *Ophiocoma scolopendrina* aufspüren; deren nahrungserwerb durch abtasten der sediment-oberfläche besteht (kann oberflächen-häutchen oder meeres-oberfläche nutzen, die reich an organischen C-verbindungen sind).

Hermit crab: *Paguritta harmsi*
Seastar: *Choriaster granulatus*



Schlangensetern: *Ophiocoma scolopendrina*

Rifflagune: die entwicklung der lebensgemeinschaft in der lagune hängt von der menge an ausgetauschtem seewasser ab;

- dabei können rasenbildende korallen-gesellschaften entstehen;
- ein ausgedehntes lagunenbecken kann als absetz-becken der eingetragenen korallensand-sedimente dienen; dabei kommt es aber bei intensiver sedimentation zum rückzug der hart-korallen; in einer solchen situation dominieren seegras-wiesen die das substrat binden;

bei vorhandensein von seegras, lassen sich natürlich syngnathidae (seepferdchen, seenadeln) und holothuriidae *Halodeima atra* (eine sehr giftige seegurke) finden; andere seegurken die weniger giftig sind, wie *Actinopyga bannwarthi*, *Synapta sp.* sekretieren klebrige cuvier'sche schläuche als defensiv-waffe aus der afterregion.

Am boden liegende scyfozoa, medusen der gattung *Cassiopeia sp.* (wurzelmund-quallen) findet man oft im seegras; sie besitzt wie korallen zooxanthellae die ihr in der ernährung zusätzlich unterstützen.

In der rifflagune findet man auch besonders toxische conidae *Conus sp.*

(gastropoda), die in der lage ist durch ausstossen ihres giftpfeiles (rachis-zahn) ein rasches und tödlich wirkendes gift in ihr opfer zu injizieren.

Echinodermen wie sanddollars (irregularia) sind weitere bewohner des sandigen teils der lagune; *Echinodiscus auritus*, *Lovenia elongata* und andere wühlen sich graben durch das sandig-lockere substrat.

Die fischfauna in der lagune ist durchwegs von soleidae *Pardachirus marmoratus* (seezunge) und anderen plattfischen geprägt.

Rück-riffregion: horste (bommies, pinnacles) und mikroatolle sind teil der rückwärtigen zone hinter der riffkrone. Im schatten der brandung findet man ascidiacea, braun- und grünalgen, hydroidea, bryozoa, etc. Unter den bryozoa gibt es nur wenige wirklich spezielle riffbryozoa – und diese sind kaum untersucht

Unter den grazern sind strombidae (flügel-schnecken) wie jene der art *Lambis lambis*; *Srombus sp.* etc. sowie trochidae *Trochus niloticus* (kreiselschnecken) sehr häufig anzutreffen.

Seeigel der art *Diadema setosum*, *D.antillaium* findet man eher an hardsubstrat-exponierten stellen. Sind die tiere stärkerer strömung ausgesetzt, so richten sie ihre nadeln der strömung entsprechend aus. Jungfische der gattung *Siphamia* (kardinal-fische) finden auch im stachel-kranz der seeigel vor räubern schutz; einzig der fische der familie balistidae *Balistes fuscus* (drückerfish) ist in der lage diese seeigel zu fressen, indem er sich seitlich annähert und den seeigel wendet und so an der unterseite anknabbern kann.

Zu den fischen die korallen abweiden gehören jene der familie scaridae *Scarus sp.* (papageienfische); eine in der Karibik vertretene art ist *Scarus viride*.

Eine weitere fischart der familie pomacentridae *Amphiprion bicinctus* (clownfische) ist immer in verbindung mit der aktinien der familie stoicidae *Stoichactis sp.* (riesenaktinie) zu finden; dabei dominiert ein grösseres exemplar (weibchen) und mehrere kleinere (männchen); sirbt das weibchen oder wird es gefressen, so rückt eines der männchen nach und ersetzt es (hermafrodie).

Die lagune ist auch heimat vertreter einiger tridacnidae wie z.b. *Tridacna sp.*



Riffplattform: ist der am abgeflachte teil der riffkante wo die restwellen der brandung auslaufen können; unter anderem *Tridacna crocea*; sie wächst sehr langsam und bohrt sich als einziger ihrer gattung aktiv in den korallenkalk ein, alle anderen *Tridacna*-arten sich durch stark klebende byssusfäden am substrat verankert.

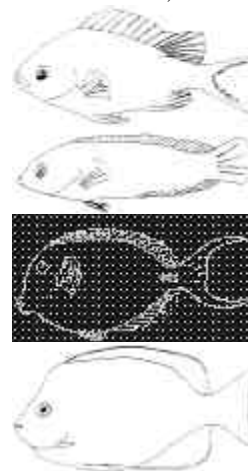
Viele vertreter der familie cypridae wie *Cypraea caneoia*, *C.pantherina* (kaurischnecken), oder *Monetaria moneta*, *M.annulus* (porzellanschnecken) sind hier anzutreffen; um ein leben lang das selbe gehäuse zu bewohnen scheidet ihr nach aussen geklappter mantellappen nach extern hin fortwährend neue hauchdünne kalklagen ab, wohingegen sie innerlich der gleichen anteil an substanz abgebaut wird.

Rifftrand: ist jener teil des riffes welcher der starken brandung des ozeans ausgesetzt ist; die hier vorkommenden kalkalgen können diesen kräften widerstehen; unter den korallenfamilien sind hier acroporidae sehr häufig. Viele hochwüchsige hydroidea wie *Aglaophenia cupressina* oder *Lytocarpus phillipinus* können bei fingerkontakt durch ihre nematocysten ein recht schmerzhaftes brennen hervorrufen. Die durch die strömung herbeigespülten pärlichen nährstoffe bewirken auch eine erhöhte fischfauna; die familie der acanthuridae (doktorfische) und scaridae (papageienfische) sind wiederum auffällige vertreter. Unter den invertebraten findet man echinodermata wie *Hetreocentrotus mammillatus* und *Phyllacathus imperialis* (lanzengriffe-seeigel). Andere fischfamilien der fistulariidea *Fistularia petimba* (flötenfische) oder serranidae *Anthias sp.* (fahnenbarsche) oder aus der familie der pomacentridae *Abudefduf saxatilis* bilden grössere schwärme.

Generell zeigen riff-fische durch ihren hochrückigen und flachen körperbau eine ideale anpassung an diesen ökosystem.

Rückriff – rifftrand: im uferseitigen hang der riffkrone als auch am rifftrand sind mehrere grössere fisharten präsent; hier lassen sich vereinzelt knorpelfische der familie mobulidae *Manta birostris*, carcarinidae *Triaenodon obesus* (white tip reef shark) und knochenfische der familie sfirenidae *Sphyrna barracuda sp.* sowie scorpaenidae *Pterois miles*, *P.radiata* (rotfeuerfische); andere nicht weniger spektakuläre fischfamilien die in dieser zone leicht finden kann, sind:

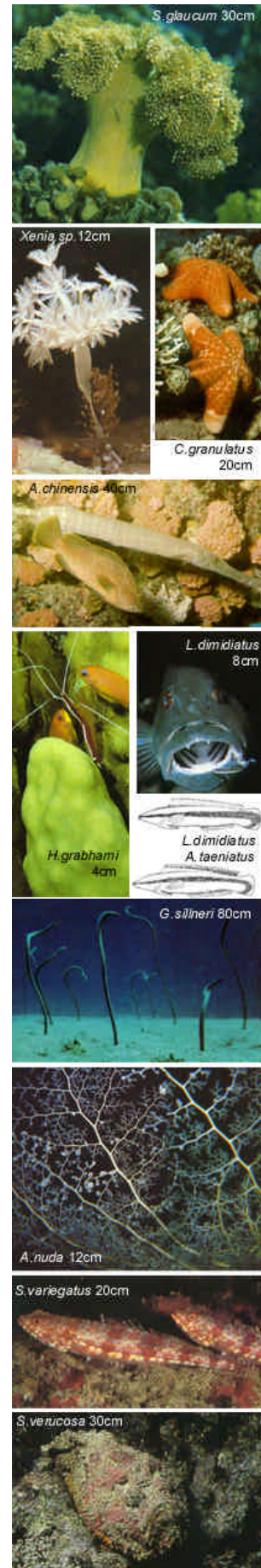
- pomacentridae (damsel fish): small, stoky regular shape;
- labridae (wrasse): small or medium cigar-shaped; tail is part of his body; swims like a bird flies;
- acanthuridae (surgeon fish): disc-shape, blades on body near tail; distinct frill on tail; will see them chomping algae on the coral or the sand;
- pomacanthidae (angelfish): disc-shaped, spine on gill;



- chaetodontidae (butterfly fish); disc-shaped, stripe over the eye; no spine on gill;
- efippidae (bat fish); like a butterfly but very big (>50cm);
- balistidae (triggerfish): bottle shaped slightly flattened; swims with rear fins (not tail); body is rigid;

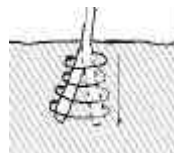


Vorriff: am seewärts vorgelagerten riffkörper befindet sich eine grössere artenvielfalt an xeniidae (weichkorallen) *Xenia sp.* alcinoidae *Sinularia sp.*, *Lobophytum sp.* und *Sarcophyton sp.*; Typische vertreter der asteroidea sind *Choriaster granulatus* (walzen-seestern), und *Ae Aulostomus chinensis* (trompetenfisch). Besonders hervorzuheben sind die putzerstationen des vorriffes; die von *Hypolysmata grabhami* (putzergarnele) oder labridae wie *Labroides dimidiatus* betreut werden; der putzer-nachahmer in der familie der blenniidae *Aspdontud taeniatus* ist eine mimikrierende art die dem zu putzenden tier stücke aus der haut und flosse abbeisst. In der Karibik gibt es keine putzende *Labroides*-art; sie wird von bis zu sieben anderen fisharten ersetzt.



Sandfläche (abfallend): der schutthalde vorgelagert befindet sich meist noch eine sandfläche die von *Gorgasia sillneri* (röhrenaale) surchsetzt sind; sie bauen röhren in den sand und filtern plankton aus der wassersäule - bei gefahr ziehen sie sich in die höhle zurück; ihr schwanzbereich ist mit einer schleimdrüse ausgestattet - dadurch ist es ihr möglich bei gefahr wie ein korkenzieher sich in das substrat zurück zu ziehen.

Die nachtaktive gogonocefalidae *Astroboa nuda* filtiert mit ihren tentakeln beute aus dem wasser (zusammenrollen) und zieht sich tagsüber in felsspalten zurück. Die fischfamilie sinodontidae *Synodus variegatus* (eidechsen-fisch) warten kopfschwenkend auf beute; aus der familie der scorpenidae gibt es einen sehr giftigen vertreter der noch besser getarnt ist *Synaceia verrucosa* (steinfisch); ein biss von ihm und man hat; sein gift denaturiert allerdings relativ rasch wenn es mit heissem wasser in kontakt kommt.



Rückzugsverhalten von *Gorgasia sillneri* (röhrenaale)

Bioerosion von riffen:

Das ausmass der riffzerstörung wird erst sichtbar wenn durch extreme wetterbedingungen mit hohem wellengang ganze blöcke, die von innen her ausgehöhlt wurden, vom aufgebauten riffsubstrat ausbrechen; meist jedoch beginnt der riffabbau schon vorher, weniger drastisch, durch bohrende oder fressende lithofagen (bioerodierende organismen);

Niedere organismen aus der gruppe der sifonales wie endolithische alge *Ostreobium sp.* leben obligatorisch im skelett von korallen; dicht unter der oberfläche, wo noch etwas licht hindurch scheint; sie sind oft zu einem grünen band konzentriert und bauen durch ihre bohrende tätigkeit gleich wieder einen teil des eben von den polypen abgeschiedenen kalkes ab.

Endolithische porifera wie *Cliona sp.* sind die wichtigsten korallenzerstörer überhaupt; diese bohrschwämme künden nach aussen hin eine nur leicht zerfressene oberfläche an indem ab und zu stecknadel-grossen rötlichen (gelb- oder grünlichen) punkten sichtbar sind; sie ätzen dabei das kalkskelett regelrecht auf; die in der karibik vorkommende art *Siphonodictyon coralliphagum* baut sogar cm-weite gänge und ist in der lage in rund 100tagen ganze 6kg korallenskelett aufzuarbeiten.

In der gruppe der annelida, aus der familie der spinaculidae gibt es einige substrat-abbauer wie die *Phascolosoma nigrescens* die mit ihren chitinigen häutzähnen ritzen im korallenskelett so erweitern können, dass sie eine passende wohnhöhle abgeben.

Unter den mollusca existiert eine klasse an bivalvia der art *Lithophaga hanleyana* die kalkbohrend sich manchmal sogar massenhaft in den korallenstöcken festsetzen können; sie ätzen dabei mit dem fest an die lochwandung gepressten mantelgewebe das substrat auf. Eine andere art *Gastrochaena cuneiformis* arbeitet sich ebenfalls so in den stock hinein - sie besitzt allerdings im gegensatz zu *L.hanleyana* zwei sifonale öffnungen. Ist der angebohrte korallstock noch am leben so muss die bohrrichtung um 180° gewendet werden um die sifonales öffnungen nicht zuwachsen zu lassen.

Ein anderer vertreter der mollusca in der familie der epitoniidae *Epitonium sp.* (schnecke) fressen sich an den polypen von *Tubastrea aurea* an.

Jene der familie ovulidae fressen das gewebe, und jede der familie scollidae, magilidae? bzw. coralliofilidae? sind schnecken die das korallengewebe abweiden. Unter den asteroidea gibt es einen vertreter *Acanthaster planci* der die korallenstöcke grossflächig durch ausstülpen des magens (ectodermal) abweidet.

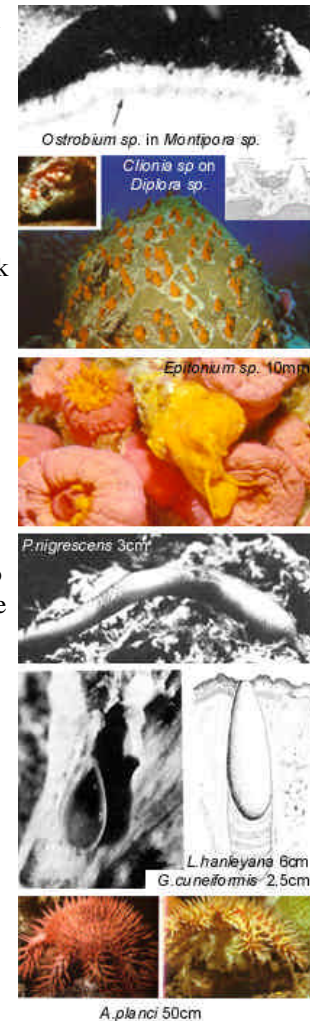
Unter den scaridae finden sich einige genera wie *Scarus sp.* (papageienfische) weiden massive korallenstöcke als auch sekundäres hartsubstrat ab.

Unter den chaetodontidae gibt es einen vertreter *Chaetodon sp.* (schmetterlingsfischen) welcher chemisch, mechanisch, oder in kombination in die korallenstöcke bohrt; durch dessen respiration entsteht kohlendioxid H_2CO_3 , die in kombination mit raspelbewegungen zur abtragung des substrates führt.

Unter den echinodermata, in den familie der echinometridae sowie jenen der diatematidae gibt es arten wie *Echinometra mathaei* und *Diadema sp.* die durch raspelnde tätigkeit das korallenskelett wegerodieren.

Der beste riffabbauer ist allerdings der mensch; viele menschen die in den küstenzonen der tropen leben, bedienen sich der korallansubstanz zum bau von häusern, strassenbefestigungen, ankerplätzen, etc. dadurch wird die wellenbrechende funktion des riffes gestört, was zur folge hat dass die betroffenen küsten einer verstärkten wellenaktivität, und somit stärkeren erosionskräften ausgesetzt sind.

Zusätzlich bringt der tourismus mit zahlreichen sporttauchern und schnorchlern zusätzliche belastungsfaktoren an das riff - ein durch "urlauber" gebrochener *Acropora*-ast wächst nur mit rund 3-8cm/jahr wieder nach; im generellen gilt: der koralle schadet jede berührung mit menschlicher haut, denn neben der quetschung des sottilen korallengewebes führt das körperfett zur zerstörung der aufgebauten mucusschicht am betroffenen gewebe (die mucusschicht ist ein bedeutender schutz und verteidigungsschild des korallentiers!)



VIII DIVERSITÄT IM RIFF

Die komplexe strukturen in korallenriff-gemeinschaften lassen sich heute durch mehrere hypothesen herleiten; diese müssen einen "cluster" von theorien berücksichtigen, die zusammenpassen müssen; in dieser hinsicht lassen sich zwei grobe ansätze aufstellen (die im grunde rein filosofischer natur sind):

1. predictability hypothesis (Saunders, et al.): complexity correlates with surroundings (Slobodkin, Sanders, Grassle): sie meinten dazu dass nicht nur die komplexizität am riff selbst als faktor zu berücksichtigen ist (drückt die diversität aus), sondern auch deren umgebung muss mit diesen faktoren korrelieren; dabei wird folgendermassen argumentiert:
 - hohe artendiversität in den tieferen riffbereichen, die durch gleichbleibende bedingungen und somit lange anpassungs-zeiten gegeben ist; demgegenüber sind die
 - küstennahen riffzonen durch aufströmungssystemen (upwelling) wesentlich weniger artenreich; sie zeigen trotz hoher makrofyten-bestände, ein reichliches nährstoff-angebot, und eine hohe biomassen-produktion, allerdings bei einer geringen diversität!
2. unpredictability hypothesis (Sale and Russel): competition-hypothesis: sie haben sich intensiver mit der struktur riff beschäftigt ohne jedoch den einfluss des tiefenwassers mit zu berücksichtigen; sie konnten anhand künstlicher riffstrukturen beobachten, dass diverse fischgruppen gegenüber anderen dominieren; sie kommen auf den schluss dass inter- und intraspezifische konkurrenz-vorgänge die komplexizität im riff bestimmen;
3. Critical unit hypothesis (Bradbury und Loya): durch die aufarbeitung unzähliger daten konnten sie supra-spezifische gruppen herausarbeiten und so als artengruppierung wie eine einheit funktioniert; Sie ordnen diese gemeinsam agierenden arten einer gilde zu, die je nach anzahl dieser gilden die komplexizität eines systems (diversität) entsprechend anzuheben bzw. sinken lässt;

Allen hypothesen ist jedoch die verteilung der arten zugrunde gelegt; dabei muss man zwischen der relation an individuenanzahl und arten unterscheiden:

- Richness - artenreichtum
- Evenness - artenverteilung

Shanon-Wiener -index (1949):

$$H' = - \sum_{i=1}^s (P_i \cdot \ln P_i)$$

s, anzahl der arten

$P_i = n_i/N$ = relative abundanz

n_i , anzahl der individuen jeder art

Billonin-index (1956):

$$H = \frac{1}{N} \cdot \log \frac{N!}{N_1! \cdot N_2! \cdot N_3! \cdot \dots \cdot N_s!}$$

N, totale anzahl der individuen

$N_{1,2,3,s}$, abundanzen jeder species

Simpson-index:

$$D = \frac{1}{\sum_{i=1}^s P_i^2}$$

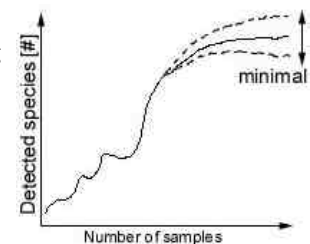
s, the total number of species in the community

P_i , the proportion (häufigkeit) for the i^{th} species

Problem: die erwartungshaltung steigt nicht, bei probennahme ist erwartungshaltung hoch - es gibt keine erwartungshaltung; die probe ist die erwartungshaltung;

Die funktion von einheiten ist sinnvoll für die autoökologie; von einem organismus jedoch auf die vorhersagbarkeit bzw nicht-vorhersagbarkeit zu schliessen ist nicht sinnvoll!

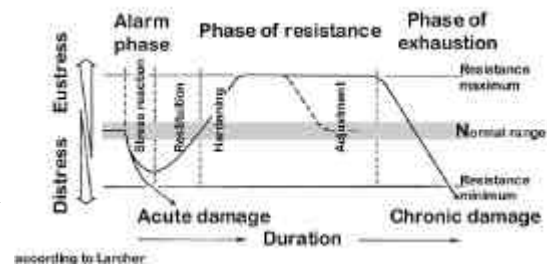
Die zahl der funktionellen einheiten steigt mit der vorhersagbarkeit der umgebung!



Erwartungshaltung ändert sich nur mehr in diesem bereich \approx diversität!

Hypothesen zur diversität (aus heutiger sicht): diese lassen sich nur anhand dynamischer prozesse erstellen, in der bis dato schon viele daten erhoben wurden; diese hypothesen beruhen auf die untersuchung von ökosystemen;

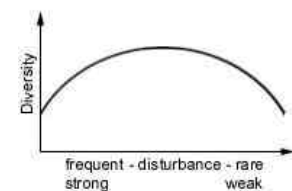
1. **Equilibrium hypothese** (gleichgewichts-hypothese): sie bezieht sich auf die arten-zusammensetzung;
 - i) die arten-zusammensetzung besteht in der gegebenen konfiguration - kehrt nach der störung wider dort zurück;
 - ii) bei störung kommt es zu abweichungen der arten-zusammensetzung, die aber zur konfiguration die vor der störung bestanden hat, zurückkehrt.



- a) **Intermediate disturbance hypothesis**: die höchste diversität kann erhalten werden, wenn eine mittelstarke (keine starke) störung einwirkt; eine solche immer wiederkehrende störung (chronisch) bewirkt eine abhärtung (phase of resistance - sofern die stresseinwirkung von den arten gerade noch vertragen wird);
Eine einzelne massive störung, bzw. viele starke störungen führen über kurz oder lang zu einem artenarmen ökosystem; eine mittelstarke störung hingegen verteilt die arten optimal im ökosystem - der begriff mittlere störung bedarf allerdings einer genaueren definition!
- b) **Equal chance hypothesis**: alle arten besitzen die gleiche fähigkeit freie lebensräume zu besiedeln; ab dem zeitpunkt der festsetzung am substrat, stehen ihnen potentiell die gleichen chancen durch chemische, fysikalische, oder einer kombination von beiden, um mitstreiter abzudrängen; die diversität ist aus dieser sicht daher eine funktion der artenanzahl die zu einem zeitpunkt zur verfügung steht (entspricht der lokalen populationsgrößen - alle mit gleicher chance);
- c) **Gradual change hypothesis**: saisonale variationen im ökosystem geben den bestehenden arten nicht genug zeit um mitstreiter zu eliminieren, da die veränderten abiotischen bedingungen die fähigkeiten sich gegen andere durchzusetzen beschränkt (sind beschäftigt mit den veränderten saisonalen bedingungen zurecht zu kommen)...ist jene hypothese die die breiteste zustimmung findet;
2. **Non-equilibrium hypothese**: da experimentelle prüfungen notwendig sind um diese hypothesen zu bestätigen, sind diese ansätze aufgrund der schwer überprüfaren zusammenhänge kaum testbar;
 - a) **Niche diversification hypothesis**: bei einer gegebenen variations-bandbreite des habitats können umso mehr arten darin vorkommen, je mehr arten sich spezialisieren; wiederum stellt sich dabei das problem des verhältnisses zwischen ressourcen und competition - sie sollte gut ausgewogen sein - ist allerdings schwer nachweisbar;
 - b) **Circular network hypothesis**: dabei handelt es sich um eine competitive hierarchie; i.e. spezie A dominiert über B, B über C; lässt allerdings nicht den schluss zu dass art A über C dominiert; denn wenn $A > B$, $B > C$, $C > A$ ist so wird niemand eliminiert, stattdessen stellt sich ein dynamisches gleichgewicht ein; es inkludiert auch die möglichkeit die diversität zu erhöhen!
 - c) **Compensatory mortality hypothesis**: eine gesellschaft mit sehr dominanten arten in der die dominanz einer dominierenden art zurück geht, bzw. gegebenenfalls so weit zurückfällt dass die kompetitive eliminierung auf andere arten ebenfalls rediziert wird, könnte in folge zu einer diversitäts-steigerung führen; e.g. *Porites*-arten sind keine k-strategen, sie würden langfristig von so einer entwicklung profitieren.

Für jedes ökosystem können andere hypothesen herangezogen werden; wenn jedoch keine hypothese das ökosystem passend beschreibt muss diese entsprechend nachgebessert oder durch eine neue ersetzt werden; dies trifft z.b. auf folgende ökosysteme zu:

- wald-ökosysteme
- riff-ökosysteme



zustand kurz nach - lang
nach der störung?

O'Connell führte am GBR langzeit-experimente durch, die über 15 Jahre andauerten; jeder dieser untersuchungsorte wurde über diesen zeitraum 1x pro jahr aufgesucht und per foto dokumentiert; dabei stellte sich heraus dass die ersten fünf jahre kaum veränderungen zeigten; vertreter der "intermediate disturbance hypothesis" führen dass auf die konstante strömung zurück - erst ein zyklon, ein *Acanthaster* outbreak, oder andere grössere störungen, führen zu einer verringerung der artendiversität im ökosystem; eine hohe störungsfrequenz, bewirkt dass arten die rasch wachsen (*Stylophora sp.*, *Pistillata sp.*, etc.) im ökosystem dominieren;

lange intervalle zwischen den störereignissen gibt neuen arten nicht nur die möglichkeit sich in einem neuen lebensraum festzusetzen sondern sich auch dort zu etablieren und dadurch die artendiversität zu erhöhen; bleiben jedoch störungen gänzlich aus so geht auch die diversität mit der zeit zurück!

Der grund liegt darin dass arten die eine effiziente methode haben um ressourcen zu nutzen, oder konkurrierende arten zu eliminieren, sich eher durchsetzen; dabei handelt es sich um arten die resistent gegen natürliche feinde sind (können physikalischen und chemischen einflüssen am besten widerstehen); auf äusseren oder exponierten riffhängen kommen daher nicht unbedingt mehr arten vor als auf geschützten standorten.

Zyklone oder hurrikane stellen starke störungsereignisse dar die in regelmässigen grösseren abständen vorkommen; sie führen interessanter weise zur grössten artendiversität;

Direkte, interaktive aggressionvorgänge:

- tentakelaggressionen bei korallen
- überschattung - *Acropora* sp. kann andere durch ihr rasches wachstum abschatten;
- fremdverdauung - bestimmte korallen besitzen "mesenteride filamente"; diese sind in der lage das gewebe anderer korallentiere anzuverdauen, und sie auf diesem weg zum rückzug zu drängen;

analog lässt sich diese verdrängung auf externe störungen auslegen (variationen in intensität und fläche); wiederum gilt, dass die diversität am grössten ist, wenn eine mittelstarke störung das system befällt (siehe oben);

- intensive störung (durch *Acanthaster planci*): der "weidende seestern-teppich" der bei massiven outbreaks grosse flächen betrifft und durch die extensive beweidung absterben; eine wiederbesiedlung ist nur durch die nachkommen, im larvalstadium möglich; korallenlarven können grosse distanzen überwinden und das nackte sekundär-substrat wiederbesiedeln; in einem solchen fall ist allerdings die resultierende artendiversität relativ gering;
- kleinere störungen, die nur auf eine begrenzte fläche einwirken (z.b. durch das militär) hängen von der mobilität der parameter ab; diese wiederum sind aufgrund der kleinheit des betroffenen areals nicht unbedingt ausschlaggebend; denn die nachwachsenden arten stammen direkt von den durch die nachbarschaft zusammen-gesetzten artenvielfalt ab - die artendiversität ist daher von der umgebenden diversität abhängig;
- mittelgrosse störungen, hingegen profitieren sowohl von der lokalen wiederbesiedlung als auch von der larvalen "fern-" besiedlung;

kompetitiver ausschluss: bei korallen dominieren die schnellwüchsigen korallen durch überschattung die langsam wachsenden;

interaktion zwischen zwei individuen:

- sweeper-tentacles: ausstrecken periferer tentakel um den nachbar "weg-zu-nesseln"; dadurch wird ein repsektabstand gebildet;
- mesenterial filaments: filamente die aus dem gastralraum ausgestülpt werden und dem benachbarten individuum entgegengehalten mit dem ziel den konkurrenten durch extrazellulär abgeschiedene verdauungsenzyme "zu verdrängen".

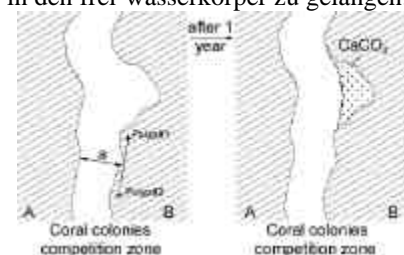
Die von Lang durchgeführten untersuchungen in der Karibik und experimente in aquarien zeigten dass z.b. *Millepora* sp. als sehr "aggressive" art die konkurrenten verdrängt. In den meisten situationen, wo eine koralle eine andere aussticht hat allein den zweck platz zu schaffen um besser in den frei-wasserkörper zu gelangen; wiederholte umkehr in kompetition zwischen korallen (korallendichte sehr hoch): dabei lässt sich beobachten dass es oft zur umkehr der dominanz zwischen konkurrierenden arten kommt;

Messungen über 4-5 jahre

zeitpunkt 1: A>B

zeitpunkt 2: A<B

die zustände gleichen sich an indem zuerst A=B, dann A>B, in weiterer folge B>A und letztendlich A=B wird; wann jedoch welche art über wen dominiert ist nicht vorhersagbar; bei absterben einer art kommt es immer wieder zu angleichung;



konkurrenz zwischen korallenart A-B

Endo-Upwelling

Warum weisen atolle eine so hohe produktivität und artendiversität auf, obwohl atolle in den nährstoffärmsten teilen der tropischen ozeane liegen?

Aufgrund der niederen anorganischen nährstoff-werte muss die bilanz qualitativ erstellt werden; dazu wurden folgende beobachtungen gemacht:

Riffe in tropischen gewässern (mit ausnahme von jenen durch den menschen beeinflussten) weisen einen geringen organischen nährstoff-gehalt auf (sind regelrecht eutrof, und werden daher auch als die marinen wüsten bezeichnet);

Annahme: Das langsame wachstum bestimmter korallen kann nur auf die nährstoff-armut zurückgeführt werden; ab einer bestimmten produktionsleistung (ist gewichts- und grössenabhängig), erfährt die koralle relativ gesehen einen schnelleren zuwachs (ein vergleich von importierten und exportierten ? geht sich nicht immer aus?)

Beobachtungen:

i) die indigenen atoll-bewohner ernähren sich aus reichen fischgründen

i) luftaufnahmen von atollen belegen die strömungs-gerichtete orientierung des atolls

Aufstellung des durch upwelling importierten nährstoff-reichen tiefenwassers im verleich zum exportierten nährstoff-austrag:

$$N_{Export} > N_{Lagune}$$

$$P_{Export} > P_{Lagune}$$

$$Si_{Export} > Si_{Lagune}$$

$$C_{Export} > C_{Lagune}$$

d.h. es werden mehr nährstoffe exportiert als zugeführt werden; in limnischen systemen wirkt P limitierend; in marinen systemen wirkt N limitierend!

Was ist "upwelling"?

1. Messen der jahreszyklen an atollen: der beitrag der cyanobakterien ist nicht so gross dass man sich einen so grossen nährstoff-export leisten könnte; eine gute nährstoff-produktion durch bakterien bei 24°C ist starken schwankungen unterworfen;
2. Korallenriffe dominieren an den westküsten der kontinente; hier kommt es durch die rotation der erde und der durch die equatorial ausgerichteten O-W-strömungen zum effekt des downwellings; dabei wird das nährstoff-reiche tiefenwasser zusätzlich noch unter einer 200-300m dicke warmwasser-säule abgedrängt (noch ungünstiger)

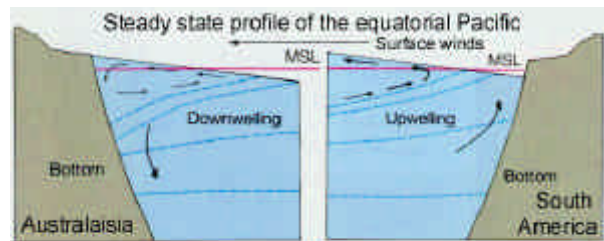


Fig 7. For downwelling to occur (according to Ekman), a southbound wind must be present - this is the case at the east coast of Australia; while a northbound wind must blow at the west coast of South America for upwelling to take place.

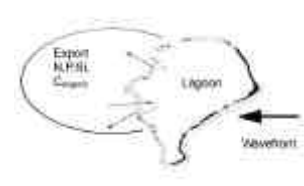
Untersuchungen anhand der präsenz von N-fixierenden cyanobakterien ergaben dass sie nicht im ausreichender menge vorhanden sind; hinzu kommt dass die durchschnitts-temperatur zu kalt ist um die N-fixierung voranzutreiben - folglich sind die cyanobakterien vernachlässigbar (zu geringer N-eintrag); In den tropen sind die winde zu schwach um nährstoffreiches tiefenwasser aus 200-300m tiefe an die oberfläche zu verfrachten - lediglich ein leichtes mini-upwelling trägt dazu bei dass etwas tiefenwasser durch die meeresströmungen entlang der atollkante nach oben gelangen (ist wiederum vernachlässigbar).

Die von den französischen militärs im testgelände des Mururoa atolls (French Polynesia) gemachten untersuchungen sollten indirekt für klarheit sorgen.

Dabei ging es vorrangig um die auswirkungen der unterirdischen nuklear explosionen auf das marine ökosystem, und der evtl. vorhandenen filterwirkung des atolls um austritt radioaktiver strahlung zu unterbinden.

100m tiefe brunnenbohrungen ergaben dass der wassereintrag in den einzelnen bohr-löchern durchaus verschieden war; die dabei gemessenen N-, P-, Si-konzentrationen waren überraschender weise wesentlich höher als im umgebenden meerwasser.

Daraus abgeleitet ergab sich der schluss dass das kalksubstrat der atollbasis wesentlich poröser war als ursprünglich angenommen wurde; weiters stellte man fest dass die salinität des bohrwassers weit unter den werten des meerwassers lag. Wenn nun dieses wasser für die erhöhte biomassen-produktion verantwortlich sein sollte - stellt sich die frage: wie kommt dieses nährstoffreiche wasser an die organismen?



nährstoff-export aus der lagune > als produktion

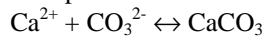
Endo-upwelling (Rougerie F. Wauthy B. 1993; The endo-upwelling concept - from geothermal convection to reef construction):

Es muss daher einen konvektions-strom geben der das salzarme aber nährstoff-reiche filterwasser nach oben zieht;

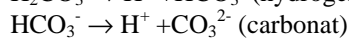
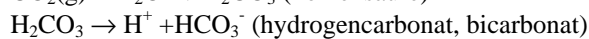
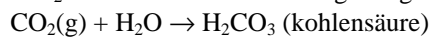
Das in grösseren tiefen in die poren des kalksubstrates eindringende nährstoff-reiche tiefenwasser wird durch den kapillar-effekt nach oben abgelenkt; dadurch das das kalkmaterial wie eine semipermeable membran fungiert werden die relativ grossen Cl^- -ionen zurückgehalten; dadurch gewinnt der konvektion-strom durch die geringere wasserdichte zusätzlich an dynamik;

In vielen fällen spielt auch ein noch vorhandener temperatur-unterschied eine rolle; das an der kalkbasis angrenzende basaltgestein des erloschenen vulkankegels, emittiert zuweilen noch beträchtliche wärmemengen die das eindringende meerwasser erwärmen und den konvektionsstrom weiter anheizen.

Andererseits löst das eindringende kalte meereswasser durch den hohen druck das $CaCO_3$ auf indem das löslichkeits-produkt durch den hohen druck in richtung edukte verschoben wird:



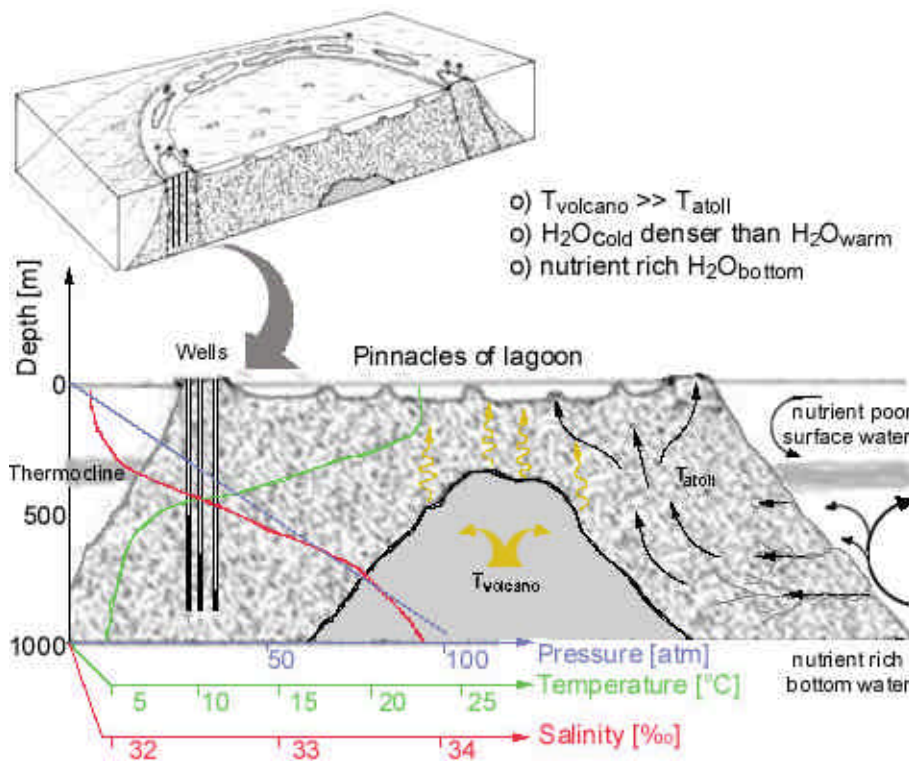
Hinzu kommt dass tiefenwasser einen höheren gehalt an CO_2 aufweist als oberflächen-nahes wasser; das gelöste CO_2 verschiebt das reaktions-gleichgewicht allerdings in richtung produkte:



Die dabei entstehenden wasserkanäle im kalkgestein bewirken einen verbesserten wasser-eintrag ins kalksystem; in weiterer folge strömt auch mehr wasser nach, dass auch reicher an Mg^{2+} -ionen ist; dies wiederum in kombination mit Ca^{2+} -ionen führt zur bildung von dolomit (prezipitiert speziell an den oberen kappen des atolls; siehe Strobl-VL - bodenIII), welches wesentlich verwitterungs-beständiger ist als $CaCO_3$.

Letztendlich bewirkt dieser aufsteigende nährstoff-reiche wasserstrom dass es im seichtwasser-bereich des atolls durch den nährstoff-eintrag zu einer üppigen artendiversität kommt; speziell pinnacles und bommies (schornstein-artige) gebilde florieren im lagunenbereich; der äussere atollgürtel profitiert ebenso von dieser düngung. In weiterer folge trägt der durch vögel beigesteuerte guano zur unterstützung des nährstoff-kreislaufs bei (hier im speziellen der P-eintrag).

Theroeritisch müssten diese prozesse auch im mittelmeeer zu beobachten sein, wo eine entsprechend hohe dichte an noch aktiven und erloschenen vulkanen existiert (Stromboli, Lippari, etc); dabei führen allerdings grössere makrofyten-bestände (i.e. andere artenzusammensetzung als am riff) zur konkurrenz gegenüber der sessilen fauna.



faktoren die das endo-upwelling beeinflussen