

**Photobiologische, energetische und genetische Aspekte des
mutualistischen Zusammenlebens von Zooxanthellen
(*Symbiodinium sp.*) und Steinkorallen im Golf von Aqaba, Jordanien**

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität zu Köln

vorgelegt von
Heike Kampmann
aus
Remscheid

Köln, im Dezember 2002

Die der vorliegenden Arbeit zugrunde liegenden Experimente wurden am Institut für Zoologie in der Abteilung Ökologie der Universität zu Köln durchgeführt.

<p>1. Gutachter: Prof. Dr. D. Schlichter 2. Gutachter: Prof. Dr. W. Topp Vorsitzender des Prüfungsausschusses: Prof. Dr. H.-G. Herbig Tag der mündlichen Prüfung: 06.02.03</p>
--

1	Einleitung	6
<hr/>		
2	Das Untersuchungsgebiet	13
2.1	Der Golf von Aqaba	14
2.2	Freilandexperimente	15
3	Material und Methoden	17
<hr/>		
3.1	Bestimmung der Photonenflussdichten in Abhängigkeit von der Tiefe und der Jahreszeit	17
3.2	Tiefenverteilung und Abundanz der Versuchskorallen am Transekt	17
3.2.1	Versuchskorallen	17
3.2.2	Kurzzeitige Hälterung der Versuchstiere	17
3.3	Koloniewuchsformen.....	18
3.4	Biomasseparameter :	18
3.4.1	Proteinbestimmung.....	18
3.4.2	Proteinbestimmung der Proben.....	18
3.5	Morphologische Daten der Zooxanthellen : Bestimmung des Volumens, des Durchmessers und der Anzahl	19
3.6	Pigmentuntersuchungen	19
3.6.1	Chlorophyllbestimmung	19
3.6.2	Peridininbestimmung	19
3.7	Sauerstoffproduktions- bzw. Respirationsmessungen.....	20
3.7.1	In vivo Messungen.....	20
3.7.2	Polarographische Messungen von isolierten Zooxanthellen (in vitro) und Korallenfragmenten (Nubbins) (in vivo)	20
3.7.3	Eichung der Elektrode und Berechnung der Sauerstoffproduktionsdaten.....	22
3.7.4	Lichtquelle und Einstellung bzw. Messung der Lichtintensität.....	22
3.7.5	Isolierung von Zooxanthellen.....	23
3.7.6	Präparation der Nubbins.....	25
3.8	Versetzungsexperimente mit <i>M. elephantotus</i> (Horizontal / Vertikal)	26
3.9	Oberflächenbestimmung der Korallenkolonien	26
3.9.1	Erstellung einer Eichgeraden zur Oberflächenbestimmung	26
3.9.2	Oberflächenbestimmung der Korallen	27
3.10	Stärkegel Elektrophorese	27

3.10.1	Elektrophoretische Auftrennung der Isoenzyme	28
3.10.2	Die Aufarbeitung der Proben	29
3.10.3	Zusammensetzung der Isolierungs- und Elektrophoresepuffer	29
3.10.4	Herstellung der Gele	29
3.10.5	Elektrophorese	29
3.10.6	Enzymnachweise	30
3.10.7	Färbelösungen	30
3.10.8	Auswertung der Zymogramme	30
3.11	Auswertung und Datenverarbeitung	31

4 Ergebnisse 32

4.1	Tiefen - und jahreszeitenabhängige Veränderung der Photonenflussdichten im Untersuchungsgebiet.....	32
4.2	Tiefenverteilung und Abundanz der Versuchskorallen am Transekt	35
4.3	Tiefenabhängige Veränderungen der Koloniewuchsformen.....	35
4.4	Der Einfluss tiefenabhängiger Faktoren auf die Gesamtbiomasse der Steinkorallen und ihrer Zooxanthellen.....	38
4.5	Morphometrische Veränderungen der Zooxanthellen in Abhängigkeit von der Tiefe.....	41
4.6	Tiefenabhängige Veränderung der Pigmentausrüstung von vier Steinkorallenarten.....	42
4.7	Photosynthetische Produktion und Respiration isolierter Zooxanthellen, Nubbins und ganzer Kolonien in Abhängigkeit von der Tiefe.....	46
4.7.1	Tiefenabhängige Veränderung der photokinetischen Parameter isolierter Zooxanthellen	47
4.7.2	Bestimmung der photokinetischen Parameter von Zooxanthellen	51
4.8	Versetzungsexperimente mit Kolonien der Art <i>M. elephantotus</i>	64
4.8.1	Der Einfluß veränderter Photonenflußdichten auf den Pigmentgehalt	64
4.8.2	Auswirkung der Transplantationen auf die Gesamtbiomasse und die Zooxanthellen der <i>Mycedium elephantotus</i> Kolonien.	65
4.8.3	Auswirkung der Versetzung von <i>Mycedium elephantotus</i> Kolonien auf die photokinetischen Parameter.....	66
4.8.4	Veränderung der photokinetischen Parameter bei Kurzzeittransplantationen und horizontalen Transplantationsexperimenten.....	70
4.8.5	Die Auswirkung der Versetzung von <i>Mycedium elephantotus</i> Kolonien auf die photokinetischen Parameter der isolierten Zooxanthellen.....	71
4.9	Der Einfluß der Strahlung auf den täglichen und annuellen Energiehaushalt von vier Steinkorallenarten aus dem Golf von Aqaba	75
4.10	Der Einfluß der Strahlung auf den täglichen und annuellen Energiehaushalt für Nubbins von drei Steinkorallenarten aus dem Golf von Aqaba	82

4.10.1 Tiefenabhängige, tägliche Photosynthese mit Kompensations- bzw. Sättigungslichtintensitäten im Sommer und Winter für vier Steinkorallenarten des Roten Meeres.....	86
4.11 Enzymelektrophoretische Untersuchungen	87
4.11.1 Auswertung der Zymogramme.....	88
4.11.2 Mathematische Auswertung.....	90

5 Diskussion 96

5.1 Der Lichtfaktor und die Verbreitung der untersuchten Steinkorallenarten im Untersuchungsgebiet.....	96
5.1.1 Anpassungsstrategien der vier untersuchten Steinkorallenkolonien und deren Zooxanthellen, an die mit zunehmender Tiefe geringer werdende Photonenflussdichten.	97
5.1.2 Qualitative und quantitative Veränderungen der Zooxanthellenpigmente in Abhängigkeit von der Tiefe.....	102
5.2 Photobiologische Konsequenzen der Akklimatisierung an die sich mit der Tiefe verändernden Umweltfaktoren	107
5.3 Einfluß der täglich verfügbaren Strahlung (PAR) auf den Energiestatus von vier Steinkorallenarten.....	115
5.4 Transplantationsversuche mit Kolonien der Art <i>Mycedium elephantotus</i>	119
5.5 Enzymelektrophoretische Untersuchungen	121
5.6 Vergleich der Messungen mit isolierten Zooxanthellen, Nubbins und Korallenkolonien	125

6 Zusammenfassung 128

7 Literatur 132

Abkürzungsverzeichnis

α	photosynthetische Effektivität
Abb.	Abbildung
Abschn.	Abschnitt
A. hyacinthus	<i>Acropora hyacinthus</i>
A. s.	<i>Acropora squarrosa</i>
A. sulcata	<i>Anemonia sulcata</i>
A. v.	<i>Acropora variabilis</i>
Chl a	Chlorophyll a
Chl c ₂	Chlorophyll c ₂
CZAR	contribution of trans located zooxanthellae carbon to animal daily respiration
DMSO	Dimethylsulfoxyd
EDTA	Ethylendiamintetraacetic-acid
fl.	Femtoliter
h	Stunde
I _c	Kompensationslichtintensität
I _k	Sättigungslichtintensität
IP	Isoelektrischer Punkt
LI	Lichtintensität
L. f.	<i>Leptoseris fragilis</i>
M. e	<i>Mycedium elephantotus</i>
min	Minute
MSS	Marine Science Station
MTT	Tetrazolium Salz (blue)
MW	Meerwasser
NADP ⁺	Nicotinamidadenindinukleotid-Phosphat
O. q.	<i>Ostreobium quekettii</i>
P	Photosynthese
PAR	Photosynthetic Active Radiation
P _{Bmax}	Maximale Bruttphotosynthese
Perid.	Peridinin

Abkürzungsverzeichnis

PMS....	Phenanzin-Methosulphat
P_{net}	Nettophotosynthese
POM	particular organic material
DOM	dissolved organic material
PSU	Photosynthetic Unit
PTG.....	Presslufttauchgerät
R.....	Respiration
R_{24h}	Respiration über 24 Stunden
R_w	Respiration der Wirtskoralle
R_z	Respiration der Zooxanthellen
S. p.	<i>Stylophora pistillata</i>
SDS	Lauryl Sulfat, Natrium Salz
Tab.	Tabelle
TCA	Trichloressigsäure
Tris	Tris (hydroxymethyl) aminomethan
U-Bad	Ultraschallbad
Zoox.	Zooxanthellen

1 Einleitung

Zooxanthellate Steinkorallen sind die wichtigsten Karbonatproduzenten und Hauptgerüstbildner der heute existierenden tropischen, photischen Korallenriffe. Der Begriff Riff wurde von Schuhmacher (1988), als eine maßgeblich durch lebende Organismen aufgebaute, meist bankförmige Struktur, die vom Meeresboden bis zur Wasseroberfläche reicht und so groß ist, dass sie erheblich die physikalischen und damit auch die ökologischen Eigenheiten ihrer Umgebung beeinflusst, definiert. Die Tatsache, daß die Wasseroberfläche erreicht wird, ist jedoch nicht in jedem Fall gegeben, eine Ausnahme bilden z.B. die in 300 m Tiefe existierenden Kaltwasserriffe (Freiwald, 1993; Schäfer, 1994; Freiwald et al., 1995, 1996). Durch das Wachstum der riffbildenden Organismen entsteht ein in ökologisch unterschiedliche Bereiche differenzierter Lebensraum. Die Zonierung der Organismen ließ entlang verschiedener ökologischer Gradienten spezifische Lebensgemeinschaften mit einer Vielfalt von gegenseitigen Abhängigkeiten entstehen.

Um solche Riffstrukturen aufbauen zu können, genügt jedoch nicht allein die Existenz von Steinkorallen, dazu bedarf es weiterer Voraussetzungen. Die Verbreitung und das Wachstum riffbildender (hermatypischer) Steinkorallen wird durch eine Vielzahl von abiotischen und biotischen Faktoren bestimmt.

Die nördlichen und südlichen Grenzen des Vorkommens der sogenannten Warmwasserriffe decken sich in etwa mit 30° nördlicher bzw. südlicher Breite. Bei mittleren Temperatur von unter 20°C ist eine umfangreiche Riffbildung nicht mehr zu beobachten. Somit gehört die mittlere Jahrestemperatur neben der Strahlung zu den wichtigsten abiotischen Faktoren die, die Entstehung von Korallenriffen im Flachwasser ermöglichen. Weitere wichtige abiotische Faktoren sind die Salinität, die Verfügbarkeit von bestimmten Ionen (Ca^{2+} , NH_4^+ u. PO_4^{2-}), die Strömungsverhältnisse, die Sedimentbelastung, sowie physikalisch-chemische Erosionsprozesse. Zu den biotischen Faktoren zählen unter anderem die Raumkonkurrenz, Bioerosion, Prädation und die Konkurrenz um verfügbare Nährstoffquellen.

Die Dominanz hermatyper Steinkorallenarten am Aufbau heutiger Riffe steht im Zusammenhang mit dem Besitz von symbiotischen Dinoflagellaten. Im allgemeinen wird davon ausgegangen, dass die Zunahme der Bedeutung von Steinkorallen für die Karbonatproduktion, mit der Entstehung der Korallen-Dinoflagellaten Symbiose, die vermutlich in der Trias vor ca. 225 Mio. Jahren auftrat, ihren Ursprung fand (Wells, 1956; Heckel, 1974 aus Schönberg & Trench, 1980 a; Stanley & Swart, 1995).

Heute sind ca. 500 zooxanthellate Steinkorallenarten mit diesen Eigenschaften bekannt. Neben diesen dominanten Arten gibt es solche, die Kolonien bilden, jedoch keine symbiontischen Algen enthalten, sowie solitäre Korallen, die mit oder ohne Zooxanthellen vorkommen.

Die symbiontischen einzelligen Algen gehören zu den Dinoflagellaten und werden im allgemeinen als Zooxanthellen bezeichnet. Zooxanthellen finden sich in den Zellen von Foraminiferen, Radiolarien, Ciliaten, Schwämmen, Cnidariern, Tunicaten und Mollusken (s. Droop, 1963; Taylor, 1974; Muscatine, 1990; McNally et al. 1994).

Die Symbiosen zwischen heterotrophen Wirten und Dinoflagellaten spielen eine sehr wichtige Rolle in oligotrophen, tropischen Gewässern. In Korallenriffen tragen sie großen Anteil zur Primärproduktion bei. Die Photosynthese der Algen wird auch für die hohe Karbonatproduktion von hermatypen Steinkorallen verantwortlich gemacht (Goreau, 1977; Barnes & Chalker, 1990).

Die Bezeichnung "Zooxanthella", wurde erstmals von Brandt (1882) bei der Beschreibung von braun pigmentierten, endosymbiontischen Algen von Radiolarien der Art *Collozeum inereme Haeckel* aus der Bucht von Neapel eingeführt. Heute wird der Begriff "Zooxanthellen" verallgemeinert für die Beschreibung aller endosymbiontischen Dinoflagellaten verwendet, obwohl die Identität der von Brandt beschriebenen symbiontischen Algen nicht genau geklärt ist. Verschiedene Untersuchungen an *Collozeum* ergaben sowohl gymnodinoide, als auch amphidinoide Zellen. Bei den in marinen Cnidariern lebenden Zooxanthellen handelt es sich ausschließlich um gymnodinoide Dinoflagellaten. Sie werden der Art *Gymnodinium microadriaticum* zugeordnet, synonym hierzu wird die Art als *Symbiodinium microadriaticum* (Freudenthal) bezeichnet. Ursprünglich benannte Freudenthal (1962) die symbiontischen Dinoflagellaten aus dem Gewebe der karibischen Qualle *Cassiopeia sp.* als *Symbiodinium microadriaticum*. Diese taxonomische Benennung soll der weiten Verbreitung der symbiontischen Dinoflagellaten in allen Korallen, bei vielen Protozoen, Schwämmen, Plattwürmern und Mollusken Rechnung tragen, sie lässt jedoch die morphologischen Besonderheiten außer Betracht. Taylor (1971) modifizierte daher den Gattungsnamen zu *Gymnodinium*. In den meisten neueren Arbeiten wird allerdings die Bezeichnung *Symbiodinium* bevorzugt. Daher wird auch in dieser Arbeit die Bezeichnung *Symbiodinium* verwendet.

Die Dinoflagellaten gehören zur systematischen Abteilung Dinophyta (Pyrrhophyceae, Dinoflagellata) und umfassen eine diverse Gruppe von meist freischwimmenden,

einzelligen planktonischen Mikroalgen. Die meisten der 1000 Arten (120 Gattungen) leben im Meer, wo sie zusammen mit den Diatomeen und Coccolithineen den Hauptanteil des Phytoplanktons ausmachen (Straßburger, 1999). Sie haben eine gelbbraune Färbung, die auf ihre charakteristische Pigmentausstattung zurückgeführt werden kann. Bei den Pigmenten handelt es sich um Chlorophyll a, Chlorophyll c₂, β-Carotin und die Xanthophylle: Dinoxanthin, Diadinoxanthin und Peridinin, sowie Neodinoxanthin und Neoperidinin (Straßburger, 1999).

Innerhalb der Wirtszelle kommen die Zooxanthellen in coccaler Form vor, d.h. sie sind unbegeißelt und abgerundet. Werden die Zooxanthellen von ihren Wirtsorganismen isoliert und in Kultur gehalten, bilden sie periodisch begeißelte Zellen (Schoenberg & Trench, 1980a). Mc Laughlin & Zahl (1966) konnten zeigen, dass diese motile Form der Zooxanthellen der freischwimmenden, planktonischen Dinoflagellatenart *Gymnodinium* sehr ähnlich sind. *Gymnodinium sp.* weist einen komplexen Entwicklungszyklus auf (Schoenberg & Trench, 1980a). Es wird angenommen, dass die coccalen Zellen innerhalb der Wirtszellen ein Stadium dieses Zellzyklus repräsentieren. Im speziellen handelt es sich um eine von zwei möglichen Formen von immobilen Zysten, die in der Lage sind sich zu teilen (Steele, 1975; Schoenberg & Trench, 1980a).

Das Vorkommen von symbiontischen Algen im Gewebe hermatyper Korallenarten tropischer Riffe führte schon früh zu der Frage, ob die photoautotrophe Ernährungsweise die wichtigste Energiequelle für die Korallen ist und somit das Wachstum und die Kalzifizierung fördern. Bereits Gravier (1908) vermutete, dass, obgleich Korallen in der Lage sind Beute zu fangen, ihr Grundbedarf an Nahrung über die Photosynthese der Zooxanthellen gedeckt wird. Durch die Cytosymbiose mit Zooxanthellen entwickelten diese Korallenarten eine spezielle ökologische Beziehung, die letztendlich zu erhöhten Wachstumsraten führte (Stanley, 1995). Die Zooxanthellen gehören zu den dominantesten Primärproduzenten in tropischen Riffgemeinschaften (Larkum, 1983; Hatcher, 1988; Barnes & Chalker, 1990; Muscatine, 1990).

Es gibt heute keinen Zweifel daran, dass die mutualistische Beziehung zwischen den Wirtskorallen und ihren Algen signifikant zur Produktivität und zum Aufbau des Karbonatgerüsts der Riffe beiträgt. Viele Untersuchungen zeigen, dass die Zooxanthellen die Kalzifizierungsrate des Wirtes steigern (Chalker, 1981; Wellington, 1982; Barnes & Chalker, 1990). Dies wiederum steht vermutlich mit der Photosyntheseleistung der Symbionten und der Weitergabe von Photoassimilaten an das Wirtsgewebe in Zusammenhang (Muscatine, 1990; Douglas, 1994; Kleypas, 1997).

Viele Eigenschaften des Ökosystems Korallenriff sind eng mit strukturellen und funktionellen (physiologischen) Charakteristika der Korallenkolonien verknüpft. Eine wichtige Voraussetzung für den Erfolg zooxanthellater Steinkorallenarten war deren Anpassungsfähigkeit an unterschiedliche Lebensbedingungen aufgrund ihrer Plastizität.

Hermatypische Korallenarten gehören gleichzeitig verschiedenen trophischen Ebenen an und nutzen alle bekannten Ernährungsmöglichkeiten, die von sessilen Tieren bekannt sind. Durch die symbiontischen Algen (Schlichter et al. 1983; Muscatine & Weiß, 1992; Davies, 1992) im Gewebe und die endolithischen Algen im Korallenskelett (Schlichter et al. 1995, 1996, 1997) sind sie in der Lage, die photoautotrophe Produktion der Algen zu nutzen. Korallen nehmen gelöste organische Substanzen (DOM = dissolved organic material) auf. Die gelösten organischen Substanzen werden mittels aktivem Transport über die Zellmembran aufgenommen (z.B. Schlichter, 1982). Die Korallenpolypen sind fähig, Plankton zu fangen und nutzen damit auch dieses heterotrophe Nahrungsangebot. Sie besitzen entsprechend spezialisierte Mechanismen, um bewegliche Beute zu fangen, aufzunehmen und zu verdauen. Weiterhin können sie Nahrung durch Mucusnetze oder Mucusfilamente aus dem Sediment, dass sich auf ihrer Oberfläche ablagert, aufnehmen (Lewis & Price, 1976; Sorokin, 1993; Sebens, 1997; Schlichter et al., 1998). Nicht verwertbare Sedimentpartikel werden, ebenfalls durch Mucus, von der Korallenoberfläche entfernt. Die Fähigkeit, mehrere voneinander unabhängige Ernährungsmöglichkeiten nutzen zu können, erlaubt den Korallen ein weites Spektrum verschiedener Riffhabitats zu besiedeln. Gleichzeitig ergibt sich daraus eine hohe Anpassungsfähigkeit an sich verändernde Umweltbedingungen.

Die Zooxanthellen sind in gewissem Umfang in der Lage, Veränderungen der Lichtintensität zu kompensieren. Die symbiontischen Algen können bei sich reduzierenden Lichtintensitäten die Pigmentkonzentration pro Algenzelle erhöhen, was mit einer Volumenveränderung der Algenzelle einhergehen kann. Durch die Volumenreduzierung können mehr Algenzellen in einer Schicht angeordnet werden, so dass sie direkt dem Licht ausgesetzt werden, vergleichbar mit der einschichtigen Lage des Assimilationsgewebes bei Schattenblättern höherer Pflanzen. Zudem kann die Anzahl und die Größe der photosynthetischen Einheiten (PSU) verändert werden. Bei einer Vergrößerung der PSU wird die Anzahl der akzessorischen Pigmente (Antennenpigmente) pro aktivem Zentrum (Chl a) erhöht, womit eine bessere Ausnutzung der verfügbaren Photonen erreicht wird (z.B. Perry et al., 1981). Das Verhältnis von Chlorophyll a zu den Antennenpigmenten verschiebt sich. Die

Veränderung des Pigmentgehaltes kann auch über eine Erhöhung oder Verminderung der Algenanzahl reguliert werden. Wobei nicht klar ist, ob diese Veränderung durch die Algen selbst oder über den Wirt gesteuert wird. Die Optimierung der Nutzung vorhandener Photonen für die Photosynthese durch eine Vermehrung der Algenanzahl und des Pigmentgehaltes ist jedoch nur solange wirksam, bis es zur Selbstbeschattung kommt.

Als Konsequenz der Filterwirkung des Meerwassers auf die einfallende Strahlung und der daraus resultierenden Verminderung der Photonenflussdichte, sowie der Veränderung des Lichtspektrums, entwickelten aquatische Pflanzen eine Vielzahl von Pigmentsystemen, um das vorhandene Licht auszunutzen. Bei Landpflanzen hingegen setzte sich nur ein dominantes Pigmentsystem durch (Jeffrey, 1980). Die Fähigkeit, sich an den Gradienten der Bestrahlungsstärke im Phytal anpassen zu können, ist als wichtiger Auslesefaktor für die Tiefenverteilung der Algen anzusehen (Lüning, 1985). Alle Algentaxa besitzen Chl a, das in der lebenden Pflanze im Blaubereich bei 440 nm und im Rotbereich bei etwa 675 nm absorbiert. Somit sind alle Algen sind in der Lage, in klarem Wasser das blaue Tiefenlicht zu absorbieren. Neben dem ubiquitären Chl a unterscheiden sich die Algengruppen in ihren akzessorischen Pigmenten. Typisch für Dinoflagellaten sind Chl c₂, β-Carotin und Peridinin. Neben diesen akzessorischen Pigmenten besitzen die Dinoflagellaten noch Diadinoxanthin, Diatoxanthin und Fucoxanthin (D, B, A) (Straßburger, 1999). Mit dieser Pigmentausrüstung sind die Algen in besonderem Maße fähig den blau-grünen Spektralbereich des Lichtes zu nutzen. Zudem besitzen die akzessorischen Pigmente eine mögliche Schutzfunktion, indem sie überschüssige Energie von absorbierten Photonen vom reaktiven Zentrum des Photosystems (Chl a) ableiten, um eine Photoinhibition durch zu hohe Anregungsenergie zu vermeiden (Harris & Piccinin, 1977; Björkmann, 1981; Powles, 1984).

Neben solchen Anpassungen des Pigmentgehaltes wurden auch ultrastrukturelle Veränderungen der Chloroplasten gefunden. Untersuchungen zur Anpassung von Zooxanthellen an extreme Lichtbedingungen finden sich z.B. bei Kaiser et al. (1993).

Ziel dieser Arbeit war es die Bedeutung des Beitrags der phototrophen Energiebereitstellung durch die symbiontischen Algen verschiedener Korallenarten mit unterschiedlichen Hauptwachstumstiefen zu bestimmen. Neben den Messungen der phototrophen Basisdaten für die Energiebilanz wurden auch Mechanismen untersucht, die zur Effektivierung der autotrophen Energiebereitstellung führen.

Die Produktionsmessungen erfolgten mit isolierten Zooxanthellen, mit intakten Kolonien und den Endstücken ästiger Korallen, die im Weiteren als Nubbins bezeichnet werden. Ebenso wurde die Fähigkeit der Photoadaptation (genetisch festgelegt), bzw. Photoakklimatisation (physiologische Plastizität) (Buddemeier et al. 1997) die sich bei photosynthetischen Organismen mit abnehmender Lichtintensität zum Teil durch die Veränderung von Pigmentkonzentrationen zeigen (biochemische Parameter) aber auch an den Charakteristika der Photosynthese - Lichtkurven sichtbar werden, analysiert

Weiterhin wurde untersucht, ob es sich bei den Zooxanthellen in den jeweiligen Korallenarten um echte Zooxanthellenarten (Photoadaptation) handelt oder ob eine einzige Art über ein breites physiologisches Reaktionsmuster verfügt (Photoakklimatisation).

Es gibt eine Reihe von Gründen zu vermuten, dass es sich bei den symbiontischen Dinoflagellaten, die mit ca. 80 verschiedenen Wirtsorganismen assoziiert sind, nicht wie zunächst angenommen, in allen Wirtsorganismen um die gleiche Art *Symbiodinium microadriaticum* handelt. Allein die große Anzahl von Wirtsorganismen und deren weite geographische Verbreitung, von der Karibik, Indopazifik und dem Mittelmeer, ließ die Existenz einer einzelnen symbiontischen Dinoflagellatenart unwahrscheinlich erscheinen und legte nahe, dass eine rein morphologische Beschreibung der Symbionten die Möglichkeit außer acht lässt, dass es sich um verschiedene Rassen oder Arten handeln könnte. Ebenso schwierig war die Vorstellung, daß sich die Symbionten im Laufe der Evolution konservativ verhielten, während die Wirtsorganismen einer enormen Anpassung unterlagen. Während der letzten 230 Mio. Jahren der Evolution veränderten und passten sich die Skleraktinien an die jeweiligen Umweltbedingungen an, nicht zuletzt aufgrund geographischer Isolierung durch Meeresspiegelsenkungen (Fairbridge, 1960; Sheppard, 1964; Curray, 1965).

In der vorliegenden Arbeit wurde zum einen die Wirtsspezifität der Zooxanthellen untersucht und zum anderen wurde geprüft, ob Versetzungsexperimente Aufschluss über eine mögliche genetische Fixierung der photosynthetische Leistung geben können. Hierzu sollten enzymelektrophoretische Untersuchungen an isolierten Zooxanthellen weitere Hinweise liefern.

Die durchgeführten Langzeituntersuchungen im Golf von Aqaba, Jordanien (Rotes Meer), sollte die Erweiterung des Wissens über ökologische Voraussetzungen funktionsmorphologischer und physiologischer Aspekte von ökologischen Parametern auf das Wachstum und die Karbonatproduktion sein.

Die Riffe im Roten Meer bei Aqaba (29°27'N) existieren an der nördlichsten Verbreitungsgrenze photischer, tropischer Korallenriffe. Für die Riffe bei Aqaba wurden 130 der 177 bekannten zooxanthellaten Arten des Roten Meeres beschrieben (Mergner & Schuhmacher, 1974; Scheer & Pillai, 1983; Head, 1987). Die Randlage dieser Saumriffe wurde gewählt, um Aufschluss über steuernde Faktoren des Riffwachstums aufzeigen zu können.

2 Das Untersuchungsgebiet

Das Rote Meer liegt zwischen dem afrikanischen Kontinent und der arabischen Halbinsel. Es ist Teil des im Tertiär entstandenen syro-afrikanischen Grabensystems. Durch die Halbinsel Sinai begrenzt, teilt sich das Rote Meer im Norden in zwei Meeresarme: den Golf von Aqaba und den Golf von Suez, der durch den 160 km langen Suez-Kanal eine "künstliche" Verbindung zum Mittelmeer erhalten hat. Im Süden ist das Rote Meer durch die Meerenge von Tiran "Bab El Mandeb", eine hoch aufragende Bodenschwelle, vom Indischen Ozean abgegrenzt. Die Wassertiefe bei "Bab El Mandeb" beträgt heute etwa 130 m an der flachsten Stelle. Der Wasseraustausch zwischen dem Roten Meer und dem Indischen Ozean ist daher nur sehr gering. Diese nur 26 km breite und seichte Verbindung entstand vor ca. 5 Millionen Jahren. Etwa zur gleichen Zeit schloss sich die Verbindung zum Mittelmeer (Head, 1987).

Durch die Unterbrechung der Verbindung zum heutigen Mittelmeer und die entstandene Öffnung zum Indischen Ozean, finden sich im Pliozän erstmals indo-pazifische Faunenelemente in den Ablagerungen.

Die Eiszeiten während des Pleistozän störten die Fauna des Roten Meeres ein weiteres Mal durch erhöhte Salinität, schwankenden Temperaturen und den fallenden Meeresspiegel. Während der Eiszeit sank der Meeresspiegel um ca. 100 m.

Der heutige Meeresspiegelstand wurde vor etwa 5000 Jahren erreicht, so daß die Regeneration der heute existierenden tropischen Riffgemeinschaften in einem relativ kurzen Zeitraum erfolgte (alle Angaben nach Head, 1987).

In seiner heutigen Form erstreckt sich das Rote Meer über eine Länge von 1932 km, mit einer durchschnittlichen Breite von 280 km und einer maximalen Tiefe von 2850 m (Marcos, 1970).

Das Rote Meer liegt zwischen 30°N und 12°30'N. Trotz dieser weiten geographischen Ausdehnung über mehrere Breitengrade lassen sich von Norden nach Süden keine unterschiedlichen Klimazonen finden. Das Rote Meer ist ein "Meer in der Wüste". Die gesamte Küste ist extrem arid, die Regenfälle überschreiten nirgendwo 18 cm³ pro Jahr. Die Anliegerstaaten des Roten Meeres sind im Westen Ägypten, Sudan, Äthiopien, Djibuti und Somalia. Saudi-Arabien und Yemen teilen sich die Ostküste. Im Norden, am Golf von Aqaba gehört jeweils ein kurzer Küstenabschnitt um Eilat zu Israel und um Aqaba zu Jordanien.

2.1 Der Golf von Aqaba

Der Golf von Aqaba ist der östliche Seitenarm des nördlichen Roten Meeres und somit ein Teil des 6000 km langen syrisch-afrikanischen Spaltenbruchs, der in ENE-WSW Richtung verläuft und sich von Mozambique bis in die Türkei erstreckt (s. Reiss & Hottinger, 1984).

So wie das Rote Meer vom Indopazifik, so ist der Golf von Aqaba durch eine unterseeische Schwelle vom Hauptbecken des Roten Meeres abgegrenzt. Verbindungen zum Hauptbecken des Roten Meeres bestehen über zwei Passagen, zum einen die westliche Enterprise Passage mit einer Breite von 1,3 km und einer Tiefe von 252 m und zum anderen der nur 0,85 km breiten und 84 m tiefen Grafton Passage. Der Hauptwasseraustausch der Meeresbecken erfolgt über die Enterprise Passage. Der Golf von Aqaba ist ca. 177 km lang, maximal 25 km breit und an der tiefsten Stelle 1830 m tief.

Der eingeschränkte Wasseraustausch mit dem Hauptbecken des Roten Meeres und die hohen Verdunstungsraten führen zu Salinitätswerten im Oberflächenwasser von 40,3 ‰ - 41,16 ‰ (Reiss et al., 1984).

Eine ausführliche Beschreibung der klimatischen und ozeanographischen Gegebenheiten finden sich bei Frederick (1987). Detaillierte Angaben über die Geologie und Palaeogeographie gibt Braithwaite (1987).

Die Abbildung 1 a bis c zeigt Karten des Roten Meeres, sowie Ausschnittsgraphiken des Untersuchungsgebietes.

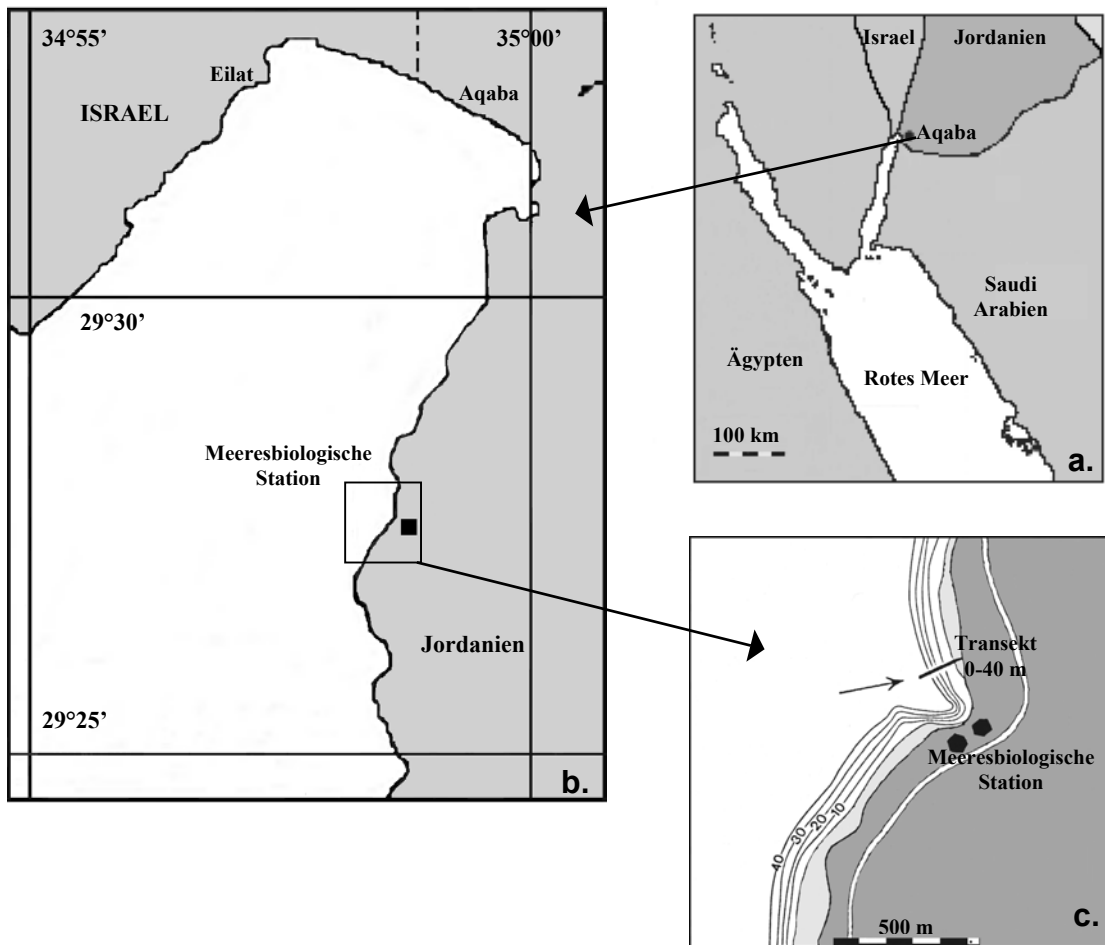


Abbildung 1: a. Übersichtskarte des Roten Meeres, b. Ausschnittskarte vom nördlichen Teil des Golfes von Aqaba und c. Ausschnitt des Küstenabschnittes an der Meeresbiologischen Station von Aqaba mit der Lage des Untersuchungstransektes.

2.2 Freilandexperimente

Die Freilandexperimente wurden an der Marine Science Station (MSS) (29°30'N), Aqaba (Jordanien) durchgeführt. In ca. 200 m Entfernung vom Ufer der Station wurde ein steiler Riffhang ausgewählt, der im oberen Bereich bis 10 m 15° und ab 20 m bis 40 m eine Hangneigung von 60° aufwies. An diesem nach Süd-Süd-Westen ausgerichteten Riffhang wurde ein Vertikaltransekt (Abbildung 1 c und Abbildung 2) angelegt. Hierzu wurde eine Leine entlang des Riffprofils von 5 m bis in eine Tiefe von 40 m gelegt. An den in Abb. 2 bezeichneten Probestellen 1 bis 4, in 5, 10, 20 und 40 m wurden jeweils 8 m lange Quertransekte gespannt. Während der vier mehrmonatigen Aufenthalte in den Jahren 1992 bis 1994 erfolgte entlang der Quertransekte, die Bestimmung der Steinkorallenarten und deren Anteil an der Riffbedeckung.

In den Tiefenstufen 5, 10 20 und 40 m wurden entlang des Transektes Kolonien verschiedener Steinkorallenarten für die Laborversuche gesammelt. Mit Kolonien der Art

Mycedium elephantotus wurden zusätzlich Versetzungsexperimente über drei Monate durchgeführt. An den in Abbildung 2 angegebenen Probestellen (1-4), wurden PVC-Körbe installiert, in denen die umgesetzten Kolonien gelagert wurden.

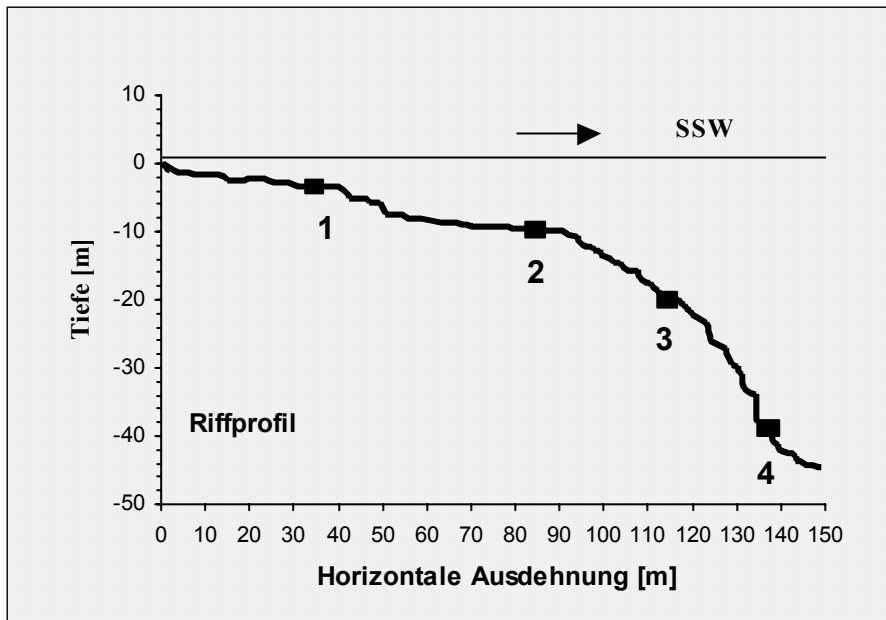


Abbildung 2: Profil des untersuchten Saumriffs. Das Riffprofil wurde aufgenommen, indem die Strecke in 1 m Schritten gemessen und gleichzeitig die Tiefe festgestellt wurde. Die Punkte 1 bis 4 bezeichnen die Lage der Probestellen. Entlang dieser Probestellen wurde eine Leine von 5 m bis 40 m gelegt (Vertikaltransekt). Ausgehend von den Probestellen (1 bis 4) wurden jeweils sogenannte Quertransekte ungefähr rechtwinklig vom Vertikaltransekt ebenfalls mit Leinen gespannt. Die Quertransekte hatten eine Länge von 8 m.

3 Material und Methoden

3.1 Bestimmung der Photonenflussdichten in Abhängigkeit von der Tiefe und der Jahreszeit

Die Messungen der Photonenflussdichten erfolgten mit einem LI-Cor LI 185 Quantum Radiometer und einem LI-Cor UWQ Sensor 2626. Mit diesem Sensor kann Licht im Wellenlängenbereich von 400 bis 700 nm PAR (photosynthetic active radiation) gemessen werden. Die Lichtmessungen entlang des Transektes zwischen 0 und 40 m Tiefe (Abbildung 2) erfolgten wöchentlich jeweils mittags. Die tiefenabhängigen Veränderungen der Photonenflußraten im Tagesgang für die Wintermonate Januar bis März und die Sommermonate Juli bis September wurden aus den für die Mittagszeit bestimmten Photonenflußdichten nach Mc Bride (1992) berechnet. Die Messungen erfolgten in den Jahren 1992 bis 1994.

3.2 Tiefenverteilung und Abundanz der Versuchskorallen am Transekt

Entlang des Vertikaltransektes (Abbildung 2) wurden an den vier Probenstellen (s. Abbildung 2) in 5, 10, 20 und 40 m jeweils 8 m lange Quertransekte gelegt. Oberhalb und unterhalb der Transektlinien wurden jeweils 8 m² Riffoberfläche fotografiert. Anhand der Dias ließen sich die Arten und deren prozentuale Anteile an der Riffbedeckung bestimmen. Als Bestimmungsliteratur dienten Scheer & Pillai, 1983 sowie Sheppard & Sheppard, 1991.

3.2.1 Versuchskorallen

Für die Laborversuche wurden Kolonien von, *Mycedium elephantotus* (Pallas, 1766), *Acropora squarrosa* (Ehrenberg, 1834), *Acropora variabilis* (Klunzinger, 1879) und *Stylophora pistillata* (Esper, 1795) aus Tiefen von 5, 10, 20 und 40 m eingesetzt. Die Kolonien wurden jeweils entlang des Leinentransektes (Abbildung 1 c und Abbildung 2) gesammelt.

3.2.2 Kurzzeitige Hälterung der Versuchstiere

Aus dem Riff wurden die Korallenkolonien in einem lichtundurchlässigen Behälter ins Labor transportiert, wo sie in einem Becken mit fließendem Meerwasser gehältert wurden. Für Korallen aus Tiefen von 20 und 40 m wurden die Becken abgedunkelt, so dass die Lichtintensitäten nicht über den in 40 m Tiefe gemessenen (40 bis 60 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) lagen. Die Versuchskorallen blieben maximal 1 bis 2 Tage im Labor.

3.3 Koloniewuchsformen

Entlang des Transektes (vergl. Abbildung 2) wurden entlang der in Abschnitt 3.2 beschriebenen Quertransekte Fotos gemacht, um die sich mit der Tiefe verändernde Kolonieform zu dokumentieren.

3.4 Biomasseparameter :

3.4.1 Proteinbestimmung

Die Proteinbestimmung erfolgte nach der Methode von Markwell et al. (1978), wobei es sich um eine modifizierte Lowry Methode handelt, Lowry et al. (1951). Für die Proteineichgerade wurde Ovalbumin als Standard (10 mg Ovalbumin/ 10 ml 1,5 % NaOH, 1%ig SDS) verwendet. Diese Proteinstammlösung diente zur Herstellung einer Verdünnungsreihe, deren Proteinkonzentrationen zwischen 10 und 130 µg Protein / 0,2 ml lag. Die Proteineichgerade ist in Abbildung 3 dargestellt.

3.4.2 Proteinbestimmung der Proben

Von jeder Aufarbeitung erfolgte die Proteinbestimmung von den Rohhomogenaten und den gereinigten Zooxanthellensuspensionen, sowie von allen Rohhomogenaten der in vivo Messungen. Direkt nach der Herstellung der Homogenate wurden Aliquots bei minus 20°C tiefgefroren. Nach dem Auftauen der Proben wurden die Proteine zunächst mit 10 % TCA (Trichloressigsäure) gefällt (20 min im Eisbad). Anschließend wurden die Proben abzentrifugiert, der Überstand abgenommen und das Pellet in 1,5 %tiger NaOH resuspendiert. Es wurden jeweils Dreifachbestimmungen durchgeführt.

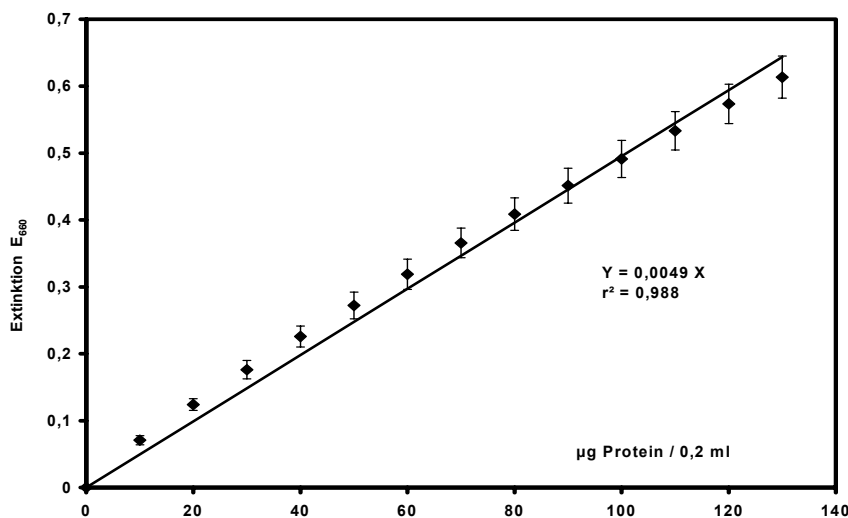


Abbildung 3: Proteineichgerade nach Markwell et al. (1978). Als Standard diente 10 mg Ovalbumin/ 10 ml 1,5 % NaOH/ 1 %ig SDS.

3.5 Morphologische Daten der Zooxanthellen :

Bestimmung des Volumens, des Durchmessers und der Anzahl

Von jedem Rohomogenat (vor der Filtration durch die Gaze, s. Abschn. 3.7.5), den gereinigten Zooxanthellensuspensionen und den Suspensionen aus der Meßkammer wurden 2 x 1 ml Proben entnommen. Eine Teilprobe wurde mit 0,2 ml Lugol'scher Lösung (0,2 ml Lugol + 0,8 ml Zooxanthellensuspension) fixiert, während die zweite Probe unfixiert tiefgefroren wurde. Ebenso wurden jeweils 1 ml Aliquots von den Homogenaten der in vivo Messungen mit ganzen Korallenkolonien entnommen.

Die Zooxanthellenzahl wurde mit einem Culture-Counter (Casy1/ Schärfe-System) bestimmt. Zur Ermittlung der Zellzahl am Culture-Counter wurden die Proben 1:200 (Rohhomogenate) bzw. 1:100 (gereinigte Zooxanthellensuspensionen) verdünnt. Von jeder Probe erfolgte eine Doppelbestimmung. Die Bestimmungen der Volumina und der Durchmesser der Zellen erfolgten gleichzeitig mit der Erfassung der Zellzahl über den Culture-Counter.

3.6 Pigmentuntersuchungen

3.6.1 Chlorophyllbestimmung

Von jedem Rohomogenat und jeder gereinigten Zooxanthellensuspension wurden jeweils 5 x 1 ml Aliquots für die Chlorophyllbestimmung entnommen, abzentrifugiert (2 x 4 min / 5000 rpm Sorvall RC - 2 B / Rotor: SS 24 + Adapter für Eppendorfreaktionsgefäße, 4°C), die Überstände verworfen und die Pellets tiefgefroren.

Die Pigmentextraktion der Proben erfolgte nach der Methode von Hiscox & Israelstam (1979). Nach dem Auftauen der Pellets wurden diese mit 1 ml DMSO (Dimethylsulfoxyd 100%) versetzt und 3 Stunden bei 65°C inkubiert. Die Pigmentextrakte blieben nach dieser Behandlung für mehrere Wochen stabil. Vor der Bestimmung des Pigmentgehaltes mussten die Proben abzentrifugiert (5 min / 5000 rpm / Sorvall RC - 2 B / Rotor: SS 24 + Adapter für Eppendorfreaktionsgefäße, 22°C) werden. Anschließend wurden die Extinktionen des Überstandes bei Wellenlängen von 630 und 663 nm gemessen (Hitachi Spektrophotometer 100 - 40). Die Berechnung des Pigmentgehaltes erfolgte nach der Gleichung von Jeffrey & Humphrey (1975), die auch für DMSO - Extrakte gültig ist.

3.6.2 Peridininbestimmung

Die tiefgefrorenen Pellets wurden in 1 ml Ethanol eluiert und für 2 x 15 min in ein eisgekühltes Ultraschall-Bad gegeben. Anschließend wurden die Proben abzentrifugiert (2 x 3 min / 13000 rpm / Eppendorfzentrifuge). Das Spektrum der Überstände wurde an einem Hitachi Spektrophotometer 100 - 40 für die Wellenlängen 400, 450, 460, 475, 480, 500 und 550 nm gemessen. Dies ermöglichte eine Kontrolle, ob der Peak für Peridinin

tatsächlich bei 475 nm lag. Die Bestimmung der Peridininkonzentrationen erfolgte photometrisch bei 475 nm:

Extinktionskoeffizient (Jeffrey & Haxo, 1968):

Peridinin (Ethanol): $E_{475} 132,5 \text{ l} \times \text{g}^{-1} \times \text{cm}^{-1}$.

3.7 Sauerstoffproduktions- bzw. Respirationsmessungen

Die Photosyntheseleistung der Zooxanthellen wurde *in vitro* und *in vivo* in Abhängigkeit von der Herkunftstiefe und der Lichtintensität bestimmt und zwar für gesamte Kolonien, Nubbins (Kolonienfragmente) und für isolierte Zooxanthellen. Die ermittelten Daten dienen einer formalen Abschätzung des phototrophen Beitrags der symbiontischen Algen zum Gesamtstoffwechsel (Alge und Wirt).

3.7.1 In vivo Messungen

Es wurden Kolonien der Arten *Stylophora pistillata*, *Mycedium elephantotus*, *Acropora variabilis* und *Acropora squarrosa* aus vier Tiefen (5, 10, 20 und 40 m) gesammelt. Die Korallen wurden vor den Messungen über Nacht in einen lichtundurchlässigen, mit frischem Meerwasser durchströmten Behälter gesetzt und erst kurz vor der Messung entnommen. Die Messungen erfolgten in hierfür konstruierten Respirationskammern, bei denen die Lichteinstrahlung nur von oben erfolgte. Die eigentliche Messkammer war von einem Wassermantel umgeben, so daß es mit Hilfe einer Kühlanlage (Lauda) möglich war, die Temperatur ($\pm 2^\circ\text{C}$) in der Versuchskammer konstant zu halten. Die Daten der Sauerstoffproduktion wurden mit einer WTW Sauerstoffelektrode (Oxi-Digi bzw. Triox) ermittelt. Die Messungen erfolgten über 2 bis 3 Stunden und wurden in steril filtriertem Meerwasser durchgeführt.

Im Anschluß an die Messungen wurde das Gewebe mit Hilfe des „Airbrush-Systems“ vom Kalkskelett entfernt und homogenisiert (Ultra Turrax). Das Rohhomogenat wurde tiefgefroren und diente zur Bestimmung der Zooxanthellenzahl, des Pigment- und Proteingehaltes.

3.7.2 Polarographische Messungen von isolierten Zooxanthellen (in vitro) und Korallenfragmenten (Nubbins) (in vivo)

Die Messungen wurden mit Zooxanthellen, die aus dem Gewebe von Korallenkolonien der Arten *M. elephantotus* und *A. squarrosa* isoliert wurden, durchgeführt. Zusätzlich wurden Zooxanthellen aus transplantierten Kolonien der Art *M. elephantotus* isoliert. Es wurden jeweils 4 bis 6 Messungen mit den Zooxanthellensuspensionen einer Isolierung durchgeführt. Die Messungen erfolgten über zwei Tage, während des ersten und zweiten Forschungsaufenthaltes. Zu Beginn des dritten Aufenthaltes wurden noch zwei weitere Messeinheiten eingerichtet, so dass die Produktionsmessungen an einem Tag

durchgeführt werden konnten. In den nachfolgenden Tabellen sind die Produktionsdaten sowohl auf Chlorophyll a (Chl a) als auch auf die Zooxanthellenanzahl bezogen. Die Berechnung der Produktionsraten der isolierten Zooxanthellen auf die Korallenoberflächen befinden sich im Anhang.

Die Nubbins wurden, ebenso wie die Kolonien, in einem lichtundurchlässigen Behälter am Abend vor dem Messbeginn ins Labor gebracht, und dort bis zu den Messungen in einem abgedunkelten, mit frischem Meerwasser durchströmten Becken gehältert. Für die Messungen wurden die Korallenfragmente an den Plastikhalterungen (s. Abschn. 3.7.6) mit Angelschnur in die Mikrostoffwechsellammer gehängt.

Die polarographische Messung der Sauerstoffproduktion bzw. Respiration der isolierten Algen und der Korallenfragmente erfolgte mit einem Sauerstoffmessgerät der Fa. Bachofer (Bachoferkammer, Abbildung 4). Hierbei handelt es sich um eine kleinvolumige Messkammer mit einem Maximalvolumen von 2 ml.

Die Kammer enthält eine Sauerstoffelektrode vom Clark-Typ. Die Elektrode ist mit einer Polarisierungseinheit verbunden, die eine Polarisierungsspannung von ungefähr 700 mV liefert. Die Änderungen der O₂-Konzentrationen in den Kammern wurde über eine Messkarte und das dazugehörige Messprogramm (PC-LabDAS) mit einem Computer erfasst. Im Anschluss an die Experimente konnten die Daten in ein Tabellenkalkulationsprogramm (Quattro Pro) übernommen und ausgewertet werden.

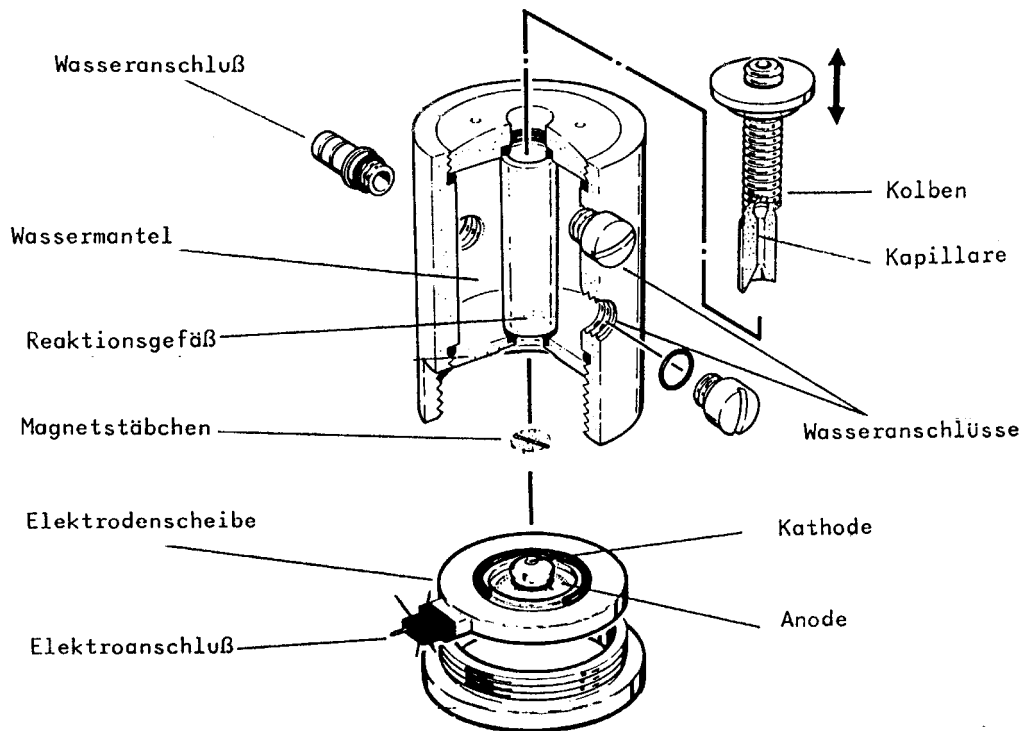


Abbildung 4: Aufbau der Bachoferkammer (aus Bachofer, 1987)

3.7.3 Eichung der Elektrode und Berechnung der Sauerstoffproduktionsdaten

Die Eichung der Elektrode auf 0 % Sauerstoffsättigung erfolgte mit Natriumdithionit. Einige Kristalle Natriumdithionit wurden in die Messkammer gegeben, war der O_2 -Gehalt auf 0 bzw. 0 mV gesunken, wurde die Kammer mind. 10 mal mit O_2 - gesättigtem A. deion. gespült. Nachdem sich die Elektrode erneut äquilibriert hatte wurde der 100 % O_2 - Sättigungswert an der Strom/ Spannungseinheit festgelegt (dies ermöglicht eine vernünftige Spreizung des Messbereiches). Für die Berechnung der Sauerstoffproduktion wurde der Wert für die Sauerstoffsättigung bei $20^\circ C$ ($= 0.276 \mu\text{mol } O_2/ \text{ml}$) aus Walker (1988) entnommen. Die Eichungen wurden täglich vor Messbeginn durchgeführt.

3.7.4 Lichtquelle und Einstellung bzw. Messung der Lichtintensität

Als Lichtquelle wurde für alle Produktionsversuche Osram Dulux L 18 / 21 Lampen verwendet. Die spektrale Zusammensetzung dieser Lampen entsprach der des Tageslichtes (lt. Herstellerangaben, s. Anhang). Die Messung der Lichtintensitäten erfolgte mit einem LI-Cor LI 185 Quantum Radiometer und einem LI-Cor UWQ Sensor

2626. Mit dem Sensor konnte Licht im Wellenlängenbereich von 400 bis 700 nm PAR (photosynthetic active radiation) gemessen werden.

Zur Einstellung der Photonenflussdichten für die Messungen in der Bachoferkammer wurde eine den Kammerdimensionen entsprechende halbrunde Küvette gebaut. Dies ermöglichte Lichtmessungen an der Stelle, die der Mitte der Messkammer entsprach. Hierdurch konnte eine eventuelle Fokussierung des Lichtes durch die sphärische Form der Kammer minimiert werden (Brennlasereffekt). Die so eingestellten Lichtintensitäten können nicht über der maximal gemessenen Lichtintensität liegen.

Neben der Einstellung der Lichtintensitäten für die Produktionsmessungen, wurden mit diesem Messgerät auch Lichtprofile entlang des Transektes gemessen.

3.7.5 Isolierung von Zooxanthellen

Um die Photosyntheseleistung der Zooxanthellen ohne den Einfluss des Wirtsgewebes messen zu können, mussten die Zooxanthellen möglichst ohne Geweberückstände isoliert werden. Die größten Probleme bei der Isolierung von Zooxanthellen aus dem Gewebe von Korallen stellten zum einen die Nesselkapseln dar und zum anderen der Mucus, der bei der Gewebeentfernung vom Korallenskelett auftritt. Der größte Anteil des Mucus konnte durch mehrmalige Filtration der Homogenate durch Gaze beseitigt werden. Die Nesselkapseln waren weder durch Filtration, noch durch differentielle Zentrifugation aus dem Homogenat zu entfernen. Erst über die Methode der Dichtezentrifugation konnte eine Zooxanthellenfraktion ohne Nesselkapseln gewonnen werden.

Die Isolierung der Zooxanthellen erfolgte im wesentlichen nach der Methode von Tytler & Davies, 1983 über Dichtezentrifugation mit Percoll®. Die von Tytler und Davies verwendeten Pufferlösungen wurden, bis auf den TBSPS-Puffer (s.u.), der in Abwandlung zu Tytler & Davies 10-fach konzentriert hergestellt wurde, unverändert übernommen (Kampmann, 1992). Diese Änderung vereinfachte die Herstellung des Gradientenmaterials und ermöglichte, dass die für die jeweilige Isolierung benötigte Percollmenge erst kurz vor den Versuchen mit dem Puffer (TBSPS) auf den gewünschten pH-Wert und die entsprechende Osmolarität eingestellt werden konnte. Abbildung 5 zeigt Fotos eines Gradienten vor und nach der Zentrifugation.

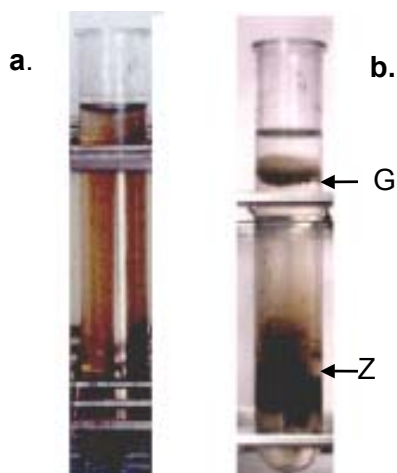


Abbildung 5 a und b: Isolierung von Zooxanthellen durch Isopyknische Zentrifugation in einem linearen Dichtegradienten (0 bis 90 % V/V Percoll® in TBSPS-Puffer). **a.** Gradient vor der Zentrifugation. **b.** Gradient nach der Zentrifugation. Z = Zooxanthellen; G = Gewebe mit Nesselkapseln.

Isoliert wurden Zooxanthellen aus dem Gewebe der Steinkorallenarten *Mycedium elephantotus* und *Acropora squarrosa* aus 5, 10, 20 und 40 m. Aus *M. elephantotus* wurden zusätzlich Zooxanthellen aus den versetzten Kolonien isoliert.

Zur Isolation der Algen wurde zunächst das Gewebe der Korallen mit Hilfe eines hierfür entwickelten "Airbrush-Systems" (Abbildung 6) mit Isolierungspuffer (TBSAS) vom Kalkskelett entfernt. Anschließend wurde das Gewebe homogenisiert (Ultra Turrax) und das Gesamtvolumen dieses Rohhomogenates bestimmt. Es folgte die Entnahme von Aliquots zur Bestimmung der Anzahl an Algenzellen, sowie des Pigment- und Proteingehaltes. Dann wurde das Homogenat mehrmals über 1 bis 2 Lagen Gaze (PE 49-HC/ estal Mono) filtriert (Nutsche), um den größten Anteil des auftretenden Schleims zu entfernen.

Die weitere Aufarbeitung und Reinigung der Zooxanthellen erfolgte über Percollgradienten (s.o.). Die Abbildung 5 a und b zeigen den Percollgradienten. Da sich nach den ersten Isolierungsversuchen herausstellte, dass die Zooxanthellen in steril filtriertem Meerwasser (MW) höchstens zwei Tage gehältert werden konnten (pH-Wert Erniedrigung von pH 8,22 auf pH 6,52 nach drei Tagen) wurden die isolierten Algen für den Zeitraum der Hälterung in TBS-Puffer belassen. Die Ionenzusammensetzung des TBS-Puffers entspricht der des Meerwassers. Über den Versuchszeitraum wurde das Gefäß mit der Zooxanthellensuspension in eine auf die entsprechende Messtemperatur regulierte Kammer gegeben, die um ein Verklumpen der Algen zu verhindern, auf einem Schüttler vorsichtig bewegt wurde. Die Produktionsmessungen der isolierten Zooxanthellen erfolgten jeweils einen Tag nach der Isolierung in den kleinvolumigen Stoffwechselkammern, da die Zooxanthellen am selben Tag, an dem die Isolierung durchgeführt wurde, geringere Photosyntheseraten aufwiesen als am Tag nach der

Isolierung. Ab dem zweiten bis zum vierten Tag im Anschluss an die Isolierung wiesen sie hingegen gleichbleibende Produktionsraten auf.



Abbildung 6: Das verwendete "Airbrush-System" bestand aus einer Druckluftpistole, die über einen Inflatorschlauch mit einer Pressluftflasche (PTG) verbunden war. An der Ausströmöffnung der Druckluftpistole war ein dünner Silikonschlauch angebracht, an dessen Ende eine Kanüle mit verschließbarem Hahn gesteckt wurde. Das andere Ende des Schlauchs wurde in eine Pufferlösung (TBSAS) getaucht. Die Kanüle war so an der Spitze der Druckluftpistole befestigt, dass der Luftstrom den Puffer ansaugen konnte. Durch die feine Kanülenöffnung entstand ein scharfer Strahl, mit dem das Gewebe vom Kalkskelett entfernt und zusammen mit der Pufferlösung in einem Plastikbeutel gesammelt werden konnte.

3.7.6 Präparation der Nubbins

Es wurden ca. 1 cm lange Endstücke von ästigen Korallenkolonien der Arten *Acropora squarrosa*, *Acropora variabilis* und *Stylophora pistillata* aus den Tiefen 5, 10, 20 und 40 m abgetrennt und mit Sekundenkleber auf Plastikhalterungen befestigt (Abbildung 7) Mit diesen "Plastikstielen" konnten die Korallenfragmente auf beschwerte Styroporblöcke gesteckt werden. Die so präparierten Korallenstücke wurden für zwei Wochen an die Freilandstandorte der Korallenkolonie (Herkunftstiefen) zurückgesetzt.

Zum Schutz vor Seeigeln und Fischen befanden sich die Korallenfragmente in PVC-Körben, die mit grobmaschigem Hühnerdraht abgedeckt waren.

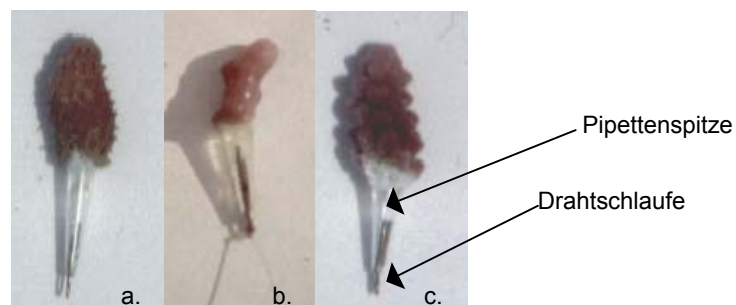


Abbildung 7: Präparation von Nubbins: a) *A. variabilis*; b) *S. pistillata* und c) *A. variabilis*. Die Nubbins wurden mit Sekundenkleber auf abgeschnittene Pipettenspitzen geklebt. Mit diesen Halterungen konnten sie in Styroporblöcken befestigt werden. Die Drahtschlaufen am Ende dienten der Befestigung in der Messkammer.

3.8 Versetzungsexperimente mit *M. elephantotus* (Horizontal / Vertikal)

Um den Einfluss biotischer und abiotischer Faktoren auf die physiologischen Leistungen der Zooxanthellen in Abhängigkeit von der Tiefe zu studieren, wurden jeweils 4 bis 5 mittelgroße Kolonien (ca. 15 bis 20 cm hohe Fächer) der Art *Mycedium elephantotus* aus den Ursprungstiefen in die drei anderen Tiefen versetzt, wobei die vom Untergrund gelösten Kolonien zunächst für drei Tage in den Ursprungstiefen blieben. Innerhalb von zwei Wochen wurden sie dann stufenweise in die jeweiligen Transplantationstiefen gebracht. Umgekehrt wurden auch auf gleichen Tiefenstufen Kolonien von sonnigen, "Starklicht- Standorten" an beschattete Stellen versetzt. Die transplantierten Kolonien wurden entlang des Vertikaltransektes in PVC-Körben über einen Zeitraum von drei Monaten gehalten. Die Körbe waren zum Schutz vor Seeigeln und Fischen mit grobmaschigem Hühnerdraht abgedeckt.

3.9 Oberflächenbestimmung der Korallenkolonien

Die Oberflächenbestimmung der Korallen erfolgte nach der Methode von Hoegh-Guldberg (1988). Sie beruht auf einer spektrophotometrischen Bestimmung von absorptiv an die Oberfläche angelagerten Pigmenten. Zunächst wurde eine Eichgerade mit zylindrischen Körpern, deren Oberflächen bekannt waren, erstellt (s. Abbildung 8).

3.9.1 Erstellung einer Eichgeraden zur Oberflächenbestimmung

Zunächst wurden 10 zylindrische Körper aus Gips hergestellt, deren Oberflächen zwischen 23 und 262 cm² lagen. Die Oberflächen der Zylinder wurden zuerst in Tapetengrundierung getaucht und getrocknet. Im nächsten Schritt wurden die Eichkörper, um die Saugfähigkeit der Oberflächen zu vermindern bzw. um eine gleiche Oberflächenbeschaffenheit aller Eichflächen und letztlich auch der verschiedenen Versuchskorallenarten zu erreichen, 2 x in weißer Wandfarbe (Latexfarbe) getaucht. Zwischen diesen Tauchvorgängen wurden die Eichkörper wiederum getrocknet. Die so behandelten Eichkörper wurden dann zur Bestimmung der Oberflächen in einer Lösung aus Methylenblau + Detergenz (Triton x 100) gefärbt. Die überschüssige Farblösung wurde durch 10maliges schütteln entfernt. Die restliche Farbe wurde dann mit A. deion. in einem bestimmten Volumen abgespült. Jeweils 1 ml dieser Spülflüssigkeit diente zur photometrischen Konzentrationsbestimmung der Lösung. Die Extinktion wurde bei einer Wellenlänge von 664 nm an einem Beckman Spektralphotometer Model 25 gemessen.

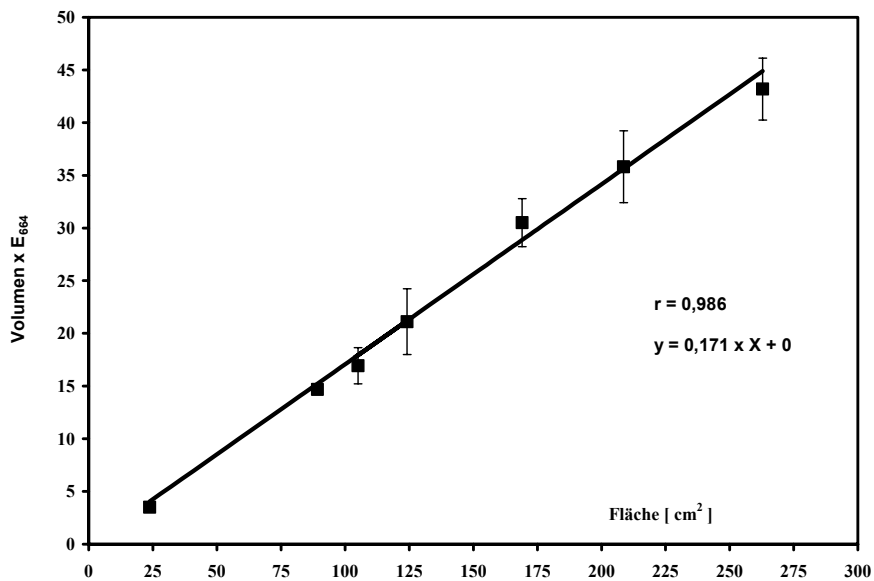


Abbildung 8: Eichgerade zur Bestimmung der Korallenoberfläche nach einer Methode von Hoegh-Guldberg (1988). Als Standards wurden zylindrische Körper mit bekannter Oberfläche verwendet. Als Färbelösung diente Methylenblau + Detergenz (Triton x 100).

3.9.2 Oberflächenbestimmung der Korallen

Von allen Versuchskorallen wurde das Gewebe mit Hilfe des "Airbrush-Systems" entfernt und Aliquots des Gewebehomogenates für die Untersuchungen biochemischer Parameter tiefgefroren. Die Kalkskelette wurden in Chlorax gereinigt und anschließend getrocknet. Die weitere Aufarbeitung zur Oberflächenbestimmung der Korallenkolonien erfolgte wie für die Eichkörper beschrieben.

3.10 Stärkegel Elektrophorese

Für die Untersuchungen wurde die horizontale Stärkegelelektrophorese gewählt. Diese Methode hat sich schon früher zur Untersuchung der genetischen Variabilität von marinen Invertebraten (Sole Cava et al., 1992; Sella et al., 1993), bzw. zur Untersuchung der Spezifität der Symbiose zwischen marinen Cnidariern und Zooxanthellen (z.B. Schoenberg u. Trench, 1976, 1980 a, b, c) und von marinen einzelligen Rotalgen (Sosa et al., 1992) bewährt. Die Analysen der vorliegenden Arbeit wurden mit isolierten Zooxanthellen verschiedener Wirtsorganismen durchgeführt. Die Zooxanthellen wurden über Dichtezentrifugation (Percoll®) gereinigt und zunächst bei -25°C tiefgefroren. Im Anschluss an den Transport in Trockeneis von Aqaba nach Köln wurden die Proben bis zur Aufarbeitung bei -80°C gelagert.

3.10.1 Elektrophoretische Auftrennung der Isoenzyme

Bei Isoenzymen handelt es sich um multiple Formen von Enzymen, die sich aber in ihrer Aminosäuresequenz unterscheiden. Diese Enzyme besitzen zwar aufgrund ihrer voneinander abweichenden Aminosäurezusammensetzung (AS) eine unterschiedliche Struktur, sie zeigen jedoch die gleiche Substratspezifität und katalysieren die gleichen Stoffwechselreaktionen. Da sie sich in ihrer Aminosäurezusammensetzung unterscheiden, haben sie verschiedene Isoelektrische Punkte (IP) und pH-Optima für ihre enzymatische Aktivität, so dass sie im elektrischen Feld verschiedene Laufeigenschaften aufweisen.

Die elektrophoretische Trennung von Proteinen beruht auf ihren Ladungen und ihren unterschiedlichen Wanderungsgeschwindigkeiten im elektrischen Feld.

Verschiedene Autoren haben mit einem "Kompromissystem" gearbeitet (z.B. Anlauf, 1989 u. Sosa, 1992), d.h. es wurde nur ein Puffersystem für alle zu untersuchenden Enzyme eingesetzt.

Zu Beginn der vorliegenden Untersuchung wurden 9 Enzyme (GPI = Glucose-Phosphat-Isomerase, EST = Esterase, Dia = Diaphorase, TO = Tetrazoliumoxidase, MDH = Malatdehydrogenase (NAD abhängig), PGI = Phosphoglucoisomerase, SOD = Superoxid-Dismutase, GDH = Glucosedehydrogenase, PGM = Phosphoglucomutase, LDH = Lactatdehydrogenase) getestet, unter Verwendung der verschiedenen Puffersysteme von Schoenberg & Trench (1980), Anlauf (1989) und Sosa (1992). Da sich weder mit dem System von Anlauf, noch mit dem von Sosa brauchbare Ergebnisse für die zu untersuchenden Enzyme ergaben, erfolgten die weiteren Untersuchungen nach der Methode von Schoenberg & Trench (1980). Diese Autoren testeten ebenfalls an Zooxanthellen vier Enzyme (Esterase; Malatdehydrogenase, Tetrazoliumoxidase und Glucose-Phosphat-Isomerase) in drei Puffersystemen. Von diesen vier Enzymen waren drei (Esterase, Malatdehydrogenase und Glucose-Phosphat-Isomerase) für die isolierten Zooxanthellen reproduzierbar und auswertbar.

Die in den Untersuchungen getesteten Enzyme katalysieren beim Nachweis folgende Reaktionen:

EST : α -Naphthylacetat \rightarrow Acetat + α -Naphthol

PGI : Glucose-6-P \rightarrow Fructose-6-P

MDH : L-Malat + NAD \rightarrow Oxalacetat + NADH

3.10.2 Die Aufarbeitung der Proben

Die Aufarbeitung der Proben erfolgte ebenfalls nach der Methode von Schoenberg & Trench (1980). Die tiefgefrorenen Pellets der isolierten Zooxanthellen wurden zunächst mit 0,5 ml gekühltem Isolierungspuffer versetzt und für 15 min in ein eisgekühltes U-Bad gestellt. Anschließend wurden die Proben abzentrifugiert (Sorvall RC - 2B/ Rotor SS 24/ 5000 rpm/ 5 min/ 4°C), der Überstand wurde abgenommen und ebenso wie das Pellet tiefgefroren. Vor der weiteren Aufarbeitung wurden die Zooxanthellenpellets gefriergetrocknet um überschüssige Flüssigkeit zu entfernen. Die gefriergetrockneten Pellets wurden in einen eisgekühlten Mörser gegeben, in 20 µl Gelpuffer zerkleinert und auf Filterstreifen gesogen (Whatman Nr. 3/ 0,6 x 0,5 cm). Die Trennung der Proteine erfolgte in einem Stärkegel (12 %).

3.10.3 Zusammensetzung der Isolierungs- und Elektrophoresepuffer

Die Zusammensetzung der Isolierungs- und Elektrophoresepuffer erfolgte im wesentlichen nach der Methode von Schoenberg & Trench (1980).

3.10.4 Herstellung der Gele

Die Herstellung der Gele erfolgte nach der Beschreibung von Anlauf (1989).

Zur Herstellung eines 12 %igen Stärkegels wurden 36 g Stärke in ca. 80 ml kaltem Gelpuffer gelöst. Die restlichen 220 ml Gelpuffer wurden in einer Saugflasche auf einem heizbaren Magnetrührer zum kochen gebracht. Die gelöste Stärke muß zügig zu dem erhitzten Gelpuffer hinzugegeben und von Hand kräftig geschwenkt werden, um ein Verklumpen des Gels zu verhindern. Anschließend wurde die Gelmasse nochmals aufgekocht. Nach dem erneuten Erreichen des Siedepunktes wurde die Gelmasse über eine Wasserstrahlpumpe ca. eine Minute lang entgast und anschließend sofort in einem Guss in die Gelkammern geschüttet. Das Gel wurde, um ein Austrocknen zu vermeiden, mit einer Folie abgedeckt und nach dem Erkalten auf Raumtemperatur über Nacht im Kühlschrank aufbewahrt.

3.10.5 Elektrophorese

Die mit der Probe getränkten Filterpapierstreifen (s.o.) wurden mit Hilfe eines Slotschneiders in das kathodale Ende des Gels eingeschoben, in den äußersten Slot wurde immer ein mit Bromthymolblau getränkter Filterstreifen als Marker gesteckt. Nach vollständiger Beschickung des Gels mit den Proben wurde das Gel gegen Verdunstung wiederum mit einer Klarsichtfolie abgedeckt, und die beiden offenen Enden der Gelkammer in die mit Elektrodenpuffer gefüllten Pufferkammern eingesetzt. Die Pufferkammern und das Gel befanden sich in einem Kühlschrank, um die Temperatur im

Gel während der Elektrophorese gering zu halten. Die Stromstärke, die am Stromspannungsregler eingestellt werden musste, wurde über den Querschnitt des Gels berechnet (Lu & Williams, 1994). Die Spannung des Gels sollte nicht über 8 V/ cm² liegen. Hatte der Marker eine Laufstrecke von 10 cm erreicht, wurde der Elektrophoresevorgang gestoppt und mit den Enzymnachweisen begonnen.

3.10.6 Enzymnachweise

Der Nachweis der Enzyme erfolgt durch spezifische Farbreaktionen, die darauf beruhen, daß die Enzyme noch aktiv sind. Das Gel wurde hierzu aus der Gelkammer genommen und mit Hilfe einer Gelharfe horizontal in vier 2 mm starke Scheiben geschnitten. Die Gelscheiben wurden dann jeweils in die, für einen spezifischen Enzymnachweis entsprechenden Färbepuffer (s. u.) eingelegt. Eine Färbelösung enthielt das entsprechende Substrat, dessen Umsetzung von dem nachzuweisenden Enzym katalysiert wird. An diese Umsetzungsreaktion ist eine Farbreaktion gekoppelt, die enzyspezifische Farbmuster im Gel entstehen läßt. Die Inkubation für den Enzymnachweis erfolgte bei 35°C im Dunkeln. Nach vollständiger Ausfärbung der Banden wurden die Gelscheiben in 7,5 %iger Essigsäure fixiert, anschließend wurden die Bandenmuster dokumentiert.

Die Farbreaktion, die an die Substratumsetzung gekoppelt war, konnte für die Enzyme MDH, TO und GPI mit Tetrazoliumsals (MTT) vorgenommen werden. Tetrazoliumsals ist im oxidierten Zustand ein gelber, wasserlöslicher Farbstoff, der im reduzierten Zustand als blaues Formazan ausfällt. So lassen sich Enzyme nachweisen, die als Co-Enzym NAD oder NADP benötigen. Die Esterase hingegen hydrolysiert als Substrat α -Naphthylacetat, das dabei entstehende α -Naphthol verbindet sich mit Fast Blue-RR-Salt zu einem gefärbten Präzipitat.

3.10.7 Färbelösungen

Die Färbelösungen wurden jeweils erst kurz vor der Färbung hergestellt. Die Herstellung der Färbelösungen erfolgte nach der Methode von Schoenberg & Trench (1980).

Chemikalien: Alle Chemikalien für die Nachweisreaktionen der Enzyme wurden von der Fa. Sigma und Standardchemikalien zu Herstellung der Puffer von der Fa. Merck bezogen.

3.10.8 Auswertung der Zymogramme

Bei den meisten elektrophoretischen Untersuchungen diploider Organismen werden die Bandenmuster eines Enzyms den beiden Allelen eines Genlocus zugeordnet ("Allozym").

Für jedes Enzym werden die Banden einer definierten Laufstrecke jeweils einem Allel zugeordnet. Die Bezeichnung der Allele erfolgte numerisch in aufsteigender Reihenfolge mit zunehmender Laufstrecke. Hierbei repräsentieren einbandige Muster durch die Überlagerung der beiden gleichen elektrophoretischen Formen die homozygote und mehrbandige Muster die heterozygote Ausprägung der Isozyme eines Genlocus. Das Muster, daß im Anschluss an die Elektrophorese sichtbar wird hängt u. a. auch von der Anzahl der Untereinheiten ab, aus denen das Enzym aufgebaut ist. Heterozygote Muster mit drei Banden entstehen so z.B. durch die Kombination der zwei Untereinheiten (UE) zweier dimerer Isozyme zu drei verschiedenen schnell wandernden Varianten (langsam/langsam, schnell/langsam und schnell/schnell). Die beiden Allele werden dabei durch die langsamste und die schnellste Bande dargestellt (Ayala, 1982; Ferguson 1980). Solche symmetrischen Isozymmuster entstehen immer dann, wenn die beiden Allele die gleichen Mengen Enzym produzieren, deren Aktivität gleich ist und sich die Untereinheiten zufällig und ohne Einschränkung kombinieren. Asymmetrische Muster entstehen dann, wenn die Polypeptidkette, die von einem der beiden Allele gebildet wird einen geringeren Anteil zur Aktivität des Enzyms beiträgt, oder wenn eine der gebildeten Polypeptidketten weniger stabil ist als die des anderen Allels, bzw. ein Enzym in einer geringeren Rate gebildet wird.

3.11 Auswertung und Datenverarbeitung

Die Auswertung der Daten erfolgte mit Hilfe kommerzieller Datenverarbeitungsprogramme. Die statistischen Analysen wurden mit Hilfe des SPSS-Programmpaketes durchgeführt. Da die zu vergleichenden Datensätze zwischen $n = 2$ und $n = 18$ lagen, erfolgten die Berechnungen von Einzelvergleichen unabhängiger Datensätze mit dem U-Test nach Mann und Whitney. Mehrfachvergleiche wurden mit dem Kurskal-Wallis H-Test berechnet. Bei vorliegen signifikanter Unterschiede wurde die Lage der Unterschiede mit dem U-Test (Bühl & Zöfel, 1996) festgestellt.

Die Berechnungen der Dendrogramme erfolgte in SPSS mit der "unweighted average linkage method of clustering analyses" (Bühl & Zöfel, 1996).

4 Ergebnisse

4.1 Tiefen - und jahreszeitenabhängige Veränderung der Photonendichten im Untersuchungsgebiet

Die Strahlung ist einer der Hauptfaktoren der die Tiefenverteilung hermatypischer Korallen beeinflusst. Dabei kann auch neben der abnehmenden Lichtintensität, die sich mit der Tiefe verändernde spektrale Zusammensetzung des Lichtes von Bedeutung sein (Jeffrey, 1980). In dieser Studie wurde die Lichtintensität in Abhängigkeit von der Tiefe und der Jahreszeit gemessen. In Tabelle 1 sind die monatlich gemittelten tiefenabhängigen Photonendichten, aus wöchentlichen Bestimmungen, angegeben. In Tabelle 2 sind die relativen Lichtwerte tiefenabhängig, bezogen auf die Oberflächenstrahlung, zusammengestellt. Die Daten wurden jeweils den Jahreszeiten entsprechend über drei Monate gemittelt.

Tabelle 1: Tiefenabhängige Abnahme der Photonendichte im Jahresverlauf im Golf von Aqaba (29°31' N). Angegeben sind Monatsdurchschnittswerte (n = 4 - 5) der Photonendichten in Tiefen zwischen 0 und 40 m. Die Lichtmessungen entlang des Transektes erfolgten wöchentlich mit einem LI-Cor LI-185B Quantum Radiometer und einem LI-Cor UWQ 2626 Sensor. Die mit *gekennzeichneten niedrigen Werte sind auf eine Algenblüte im Mai zurückzuführen.

Monat	Photonendichte [$\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$]					
	0 m	3 m	5 m	10 m	20 m	40 m
Januar	1200	768	615	180	83	36
Februar	1275	720	535	279	146	48
März	1663	1063	758	455	225	51
Durchschnitt	1379	850	636	305	151	45
April	1525	775	650	375	200	58
Mai	1963	1005	573	149*	25*	3*
Juni	1733	1067	797	430	205	47
Durchschnitt	1740	949	673	268	135	35
Juli	1867	1175	908	421	210	66
August	1800	930	858	388	165	52
September	1725	1000	800	415	193	63
Durchschnitt	1797	1035	855	408	189	60
Oktober	1613	1118	824	358	184	66
November	1467	950	733	357	194	57
Dezember	1423	1070	780	340	190	50
Durchschnitt	1501	1046	779	352	189	58

Tabelle 2: Angegeben sind die mittleren prozentualen Anteile des an der Oberfläche eingestrahltten Lichtes in Abhängigkeit von der Tiefe für April - Juni, Juli - September, Oktober - Dezember und Januar - März. Die gemessenen mittleren Oberflächenlichtintensitäten wurden als 100% Wert eingesetzt.

Prozentuale Anteile des an der Oberfläche eingestrahltten Lichtes				
Tiefe [m]	Jan.- März	April - Juni	Juli - Sept.	Okt. - Dez
0	100	100	100	100
3	61	54	57	66
5	45	38	48	52
10	23	19	23	22
20	12	8	11	12
40	4	2,4	3	4

Die gemessenen Photonenflussraten zeigten im Jahresverlauf deutliche Unterschiede (Tabelle 1). In den Wintermonaten (Januar - März) lagen die durchschnittlichen Strahlungsintensitäten an der Oberfläche bei $1400 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und in den Sommermonaten (Juli - September) bei $1800 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mit Maximalwerten von $2100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Auf die unter Wasser messbaren Photonenflussraten wirkt sich jedoch nicht nur die Oberflächenlichtintensität aus, sondern auch die Wasserqualität, die Strömung, die Wellenbewegung und der Bewölkungsgrad können eine Abschwächung der unter Wasser gemessenen Strahlungsintensität bewirken.

Im April und Mai 1992 trat eine starke Algenblüte auf, so daß im Monatsdurchschnitt in 20 m Tiefe $25 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und in 40 m Tiefe nur noch $2,4 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gemessen werden konnten. Die prozentualen Anteile des Oberflächenlichtes, die für fünf Tiefen im Jahresverlauf bestimmt wurden, lassen Aussagen über die sich verändernden Wasserqualitäten zu. Aus Tabelle 2 geht hervor, daß mit Ausnahme der Algenblüte im Frühjahr die Lichtdurchlässigkeit des Wassers im Jahresverlauf gleich blieb. In den Abbildungen 9 a und b sind die sich im Tagesgang verändernden Photonenflussraten für die vier Tiefen (5, 10, 20 und 40 m) und die Oberfläche angegeben.

Während die prozentualen Anteile des Oberflächenlichtanteils im Jahresverlauf kaum variierte (s. Tabelle 2), ergaben sich durch die kürzeren Tageslängen und die niedrigeren Oberflächenlichtintensitäten in den Wintermonaten geringere Photonenflussdichten (vergl. Abbildung 9 a und b).

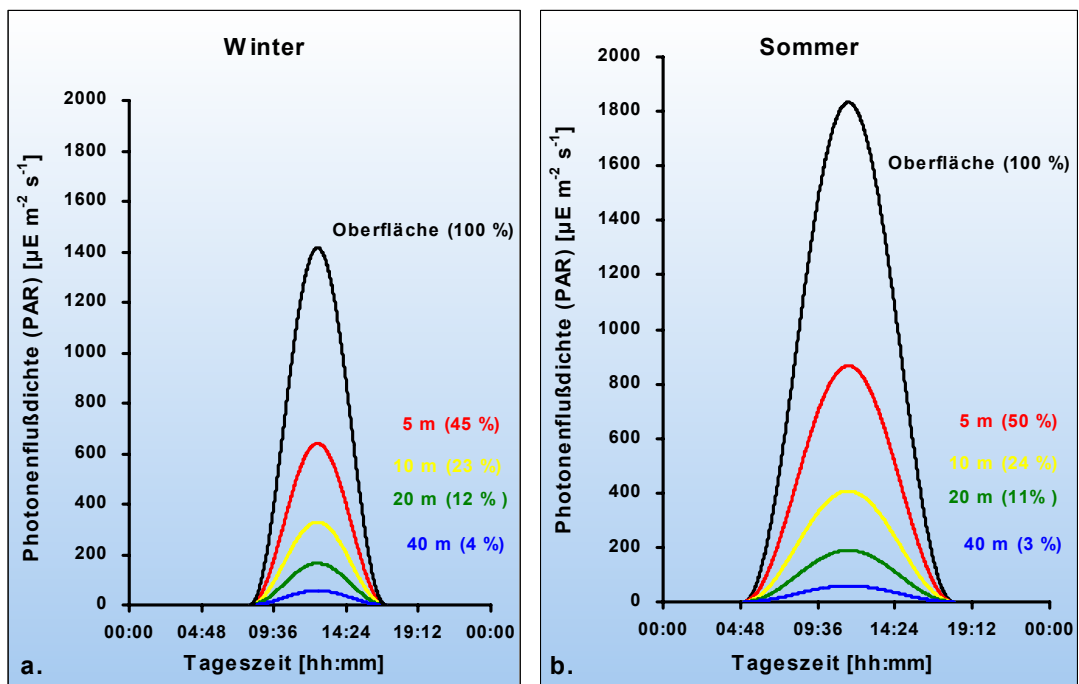


Abbildung 9 a - b: Tiefenabhängige Veränderung der Photonenfluenzrate im Tagesgang. **a)** im Winter; **b)** im Sommer. Die Kurven wurden aus den für die Mittagszeit bestimmten Photonenflußdichten nach Mc Bride, 1992 berechnet.

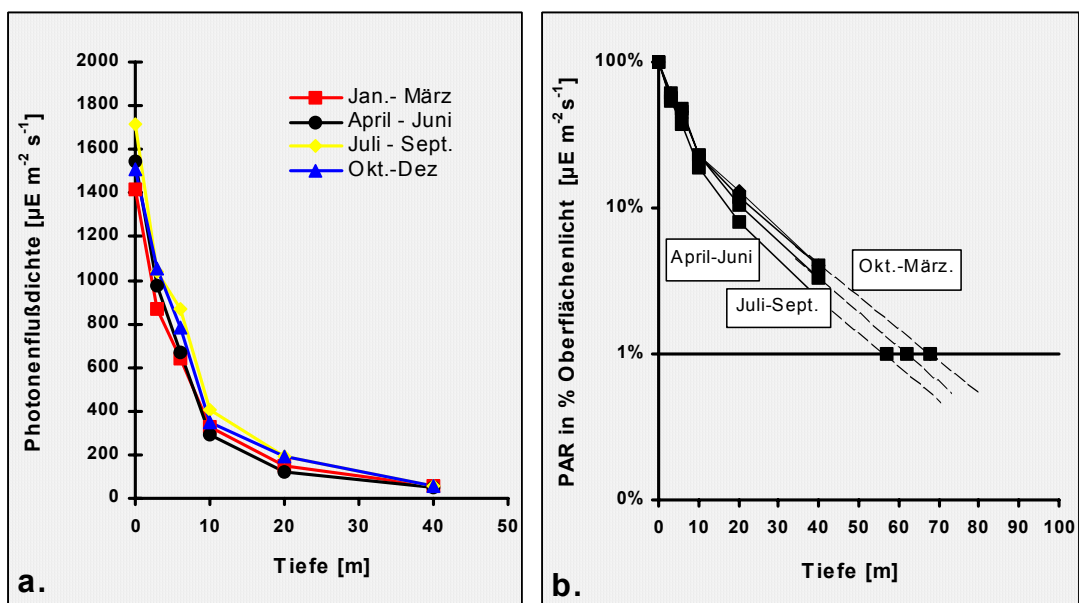


Abbildung 10 a - b: a. Änderung der Lichtintensität (PAR) in Abhängigkeit von der Tiefe und der Jahreszeit am Vertikaltransekt im Golf von Aqaba. Die Messungen erfolgten immer zur Mittagszeit. Dargestellt sind die Mittelwerte über jeweils drei Monate. **b.** Normalisierte UW - Lichtprofile des Transektes in Aqaba für die verschiedenen Jahreszeiten; die durchgezogene Linie gibt die 1% Lichtgrenze an.

4.2 Tiefenverteilung und Abundanz der Versuchskorallen am Transekt

Für die in den Untersuchungen eingesetzten Korallenarten *M. elephantotus*, *A. squarrosa*, *A. variabilis* und *S. pistillata* ergaben sich folgende tiefenabhängigen Bedeckungsgrade (s. Tabelle 3):

Tabelle 3: Prozentuale Bedeckungsgrade der untersuchten Korallenarten entlang des Leinentransektes, für die vier Tiefenstufen 3 - 5, 10, 20 und 40 m; vergl. Abb. 2.

Korallenart	Prozentualer Bedeckungsgrad			
	3-5 m	10 m	20 m	40 m
<i>Mycedium elephantotus</i>	sporadisch	2,5	36,4	25,2
<i>Acropora squarrosa</i>	2,1	10,5	6,1	2,2
<i>Acropora variabilis</i>	27,8	8,9	1,6	sehr selten (0,0)
<i>Stylophora pistillata</i>	5,6	9,3	3,8	1,4

S. pistillata und *A. squarrosa* sind Arten, die ihre Hauptverbreitung in 10 m Tiefe haben. *M. elephantotus* kommt mit zunehmender Tiefe häufiger vor, ihre Abundanz ist um 20 m am höchsten. Kolonien von *A. variabilis* sind in den flachen Transektabschnitten dominant. Ihr prozentualer Deckungsanteil nahm mit zunehmender Tiefe schnell ab. In einer Tiefe um 40 m waren nur vereinzelt kleine Kolonien zu finden, jedoch nicht im Bereich des gewählten Transektes.

Die unterschiedlichen Verbreitungsmuster der Korallen werden zunächst mit den morphologischen und physiologischen Anpassungsmechanismen der Wirtskorallen und deren Symbionten geklärt, um später mit Hilfe von enzymelektrophoretischen Untersuchungen Anhaltspunkte zu finden, ob genetische Unterschiede zwischen den Symbionten aus verschiedenen Wirtsarten oder aus unterschiedlichen Tiefen existieren.

4.3 Tiefenabhängige Veränderungen der Koloniewuchsformen

Für alle Arten konnte eine Veränderung der Wuchsform der Kolonien mit der Tiefe beobachtet werden. Die untersuchten ästigen Korallen *A. squarrosa*, *A. variabilis* und *S. pistillata* zeigten mit zunehmender Tiefe eine geringere Verzweigung der Kolonie. Des Weiteren waren die Äste von Kolonien aus 20 m und vor allem bei solchen aus 40 m Tiefe stark abgeflacht. Hierbei waren die Unterseiten jeweils sehr hell gefärbt, während die Oberseiten eine dunkelbraune Färbung aufwiesen.

Die Veränderungen der Wuchsformen von *M. elephantotus* Kolonien, sind in Abb. 11 dargestellt. Die Kolonien von *M. elephantotus*, die ihre Hauptverbreitung zwischen 20 m und 40 m hatte und auch in größeren Tiefen (50 bis 60 m) noch regelmäßig anzutreffen waren, veränderten ihre Fächer- bzw. trichterförmige Gestalt mit abnehmender Tiefe.

In 15 bis 10 m Tiefe zeigten die Kolonien zwar noch eine aufrechte Fächerform, jedoch waren diese wesentlich kleiner als in 20 und 40 m Tiefe. In 20 m und 40 m Tiefe können die Trichter Durchmesser von mehr als einem Meter erreichen, in 10 m Tiefe zeigten die Fächer eine flächige Ausdehnung, die selten eine Breite von 20 bis 25 cm und eine Höhe von 15 bis 20 cm überschritten. In 10 bis 15 m Tiefe erschienen die Kolonien zudem dicker, da der Fächerrand nicht wie bei Kolonien größerer Tiefen nur wenige Millimeter dick waren, während die Basis einige Zentimeter erreichte. In 5 m Tiefe waren die *M. elephantotus* Kolonien nur noch selten zu finden. Die Fächer der Kolonien waren oft zusammengerollt, so dass an den Außenseiten helleres Gewebe zu finden war als an den Innenseiten.

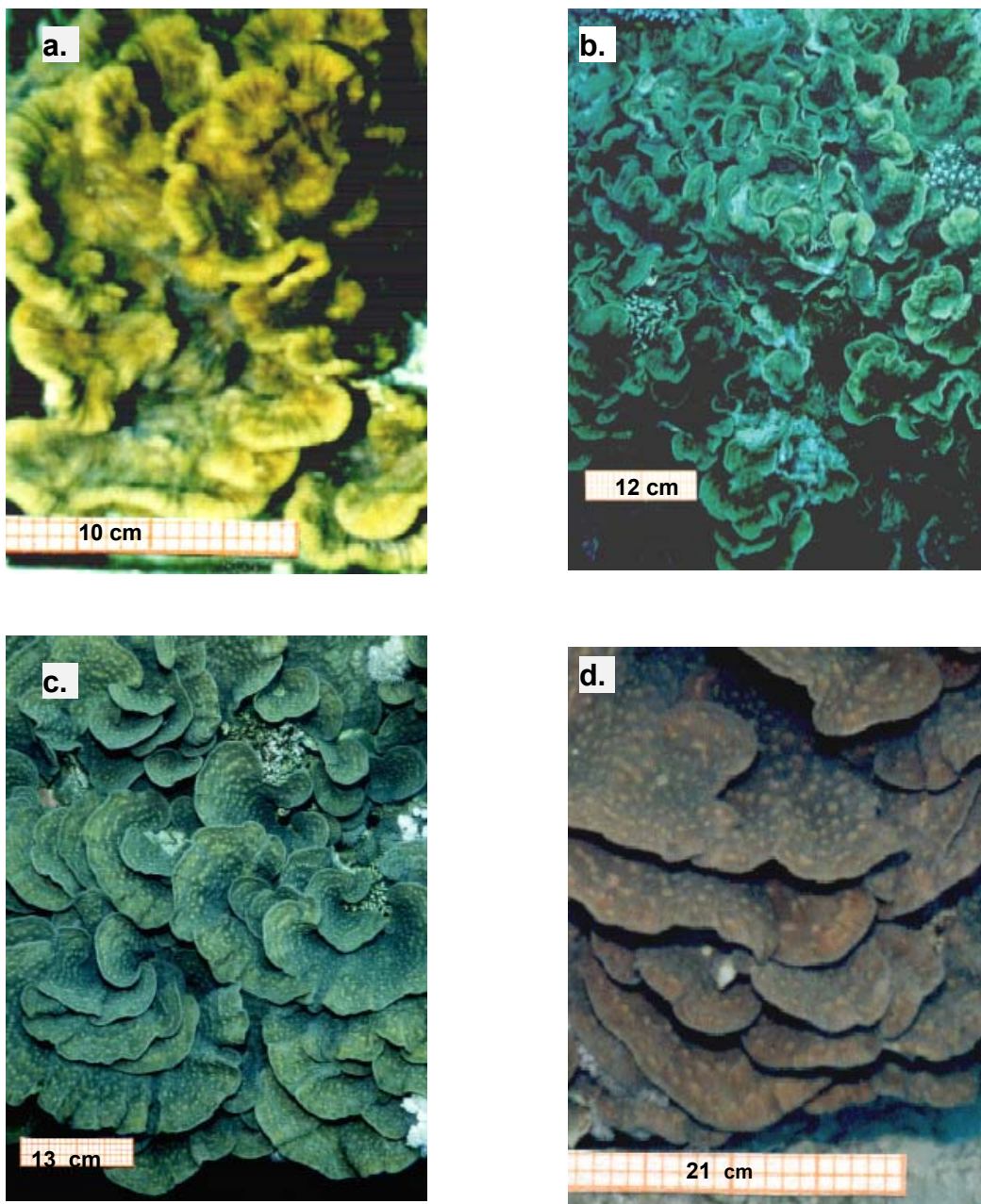


Abbildung 11: Veränderung der Wuchsformen von Steinkorallenkolonien in Abhängigkeit von der Wachstumstiefe. **a.** *M. elephantotus* Kolonie aus 5 m Tiefe; **b.** *M. elephantotus* aus 10 m Tiefe; **c.** *M. elephantotus* aus 20 m Tiefe; **d.** *M. elephantotus* aus 40 m Tiefe.

4.4 Der Einfluss tiefenabhängiger Faktoren auf die Gesamtbiomasse der Steinkorallen und ihrer Zooxanthellen

Es wurde jeweils der Proteingehalt pro 10^6 Zooxanthellen, der Proteingehalt pro cm^2 Korallenoberfläche und der Anteil der Zooxanthellen am Gesamtprotein bestimmt. Bei der Berechnung des prozentualen Anteils der Zooxanthellen am Gesamtprotein wurde davon ausgegangen, daß in den über Percoll[®] gereinigten Proben die Zooxanthellen 100 % des Proteinanteils ausmachen. Die Rohomogenatsproben dienten der Bestimmung des Gesamtproteins (Wirtsgewebe + Zooxanthellen). Für die Steinkorallenarten *A. variabilis* und *S. pistillata* wurde der Proteinanteil der Zooxanthellen über einen mittleren Proteingehalt von 10^6 Zooxanthellen berechnet. Dieser Wert wurde über die isolierten Algen erhalten.

Tabelle 4: Der Einfluss tiefenabhängiger Faktoren auf die Biomasse und die Zooxanthellen verschiedener Steinkorallenarten (*M. elephantotus*, *A. squarrosa*, *A. variabilis* und *S. pistillata*). Anzahl der Zooxanthellen pro mg Gesamtprotein, μg Protein bezogen auf die Korallenoberfläche und der prozentuale Anteil der Zooxanthellen am Gesamtprotein. n = Anzahl der Proben. Die Zahlen in den Klammern geben die Standardabweichungen (SD \pm) an.

Korallenart	Tiefe [m]	n	Zoox. x 10^6 x cm^{-2}	Zoox. x 10^6 x mg Prot.^{-1}	$\mu\text{g Prot.}$ x cm^{-2}	Zooxanthellen Durchmesser [μm]	Zooxanthellen Volumen [fl]	%Zoox/ Prot. ges.
<i>Mycodium elephantotus</i>	5	16	1,42 ($\pm 0,45$)	0,97 ($\pm 0,3$)	1681 (± 335)	8,91 ($\pm 1,2$)	413 (± 170)	7,08 ($\pm 0,9$)
	10	18	1,63 ($\pm 0,48$)	1,03 ($\pm 0,32$)	1438 (± 176)	9,1 ($\pm 0,15$)	450 (± 197)	11,50 ($\pm 0,8$)
	20	17	1,08 ($\pm 0,35$)	0,75 ($\pm 0,62$)	1460 (± 107)	9,04 ($\pm 1,5$)	422 (± 188)	13,42 ($\pm 0,4$)
	40	18	1,09 ($\pm 0,42$)	1,26 ($\pm 0,67$)	780 (± 150)	7,92 ($\pm 1,0$)	287 (± 124)	16,84 ($\pm 0,4$)
<i>Acropora squarrosa</i>	5	6	0,61 ($\pm 0,36$)	0,79 ($\pm 0,52$)	729 (± 63)	7,79 ($\pm 0,44$)	261 (± 42)	14,46 ($\pm 0,9$)
	10	8	1,26 ($\pm 0,6$)	1,73 ($\pm 0,75$)	583 (± 288)	7,74 ($\pm 0,44$)	256 (± 38)	16,03 ($\pm 0,3$)
	20	8	0,71 ($\pm 0,31$)	1,57 ($\pm 0,16$)	512 (± 128)	7,74 ($\pm 0,47$)	257 (± 44)	34,52 ($\pm 0,7$)
	40	13	0,65 ($\pm 0,37$)	3,19 ($\pm 1,82$)	325 (± 53)	7,16 ($\pm 0,44$)	206 (± 31)	56,54 ($\pm 5,6$)
<i>Acropora variabilis</i>	5	5	1,44 ($\pm 0,36$)	1,14 ($\pm 0,22$)	789 (± 108)	7,41 ($\pm 0,15$)	224 (± 13)	22 (± 3)
	10	7	0,89 ($\pm 0,3$)	1,75 ($\pm 0,56$)	517 (± 136)	7,41 ($\pm 0,16$)	224 (± 14)	19 (± 3)
	20	4	0,64 ($\pm 0,39$)	2,05 ($\pm 0,95$)	298 (± 81)	7,56 ($\pm 0,03$)	240 ($\pm 2,6$)	25 (± 2)
	40	2	0,64	2,30	273	7,58	253	28
<i>Stylophora pistillata</i>	5	6	0,62 ($\pm 0,13$)	1,67 ($\pm 0,34$)	270 (± 54)	7,93 ($\pm 0,52$)	277 (± 53)	24 (± 4)
	10	3	0,36 ($\pm 0,14$)	1,69 ($\pm 0,19$)	199 (± 15)	7,27 ($\pm 0,15$)	211 (± 13)	27 (± 2)
	20	3	0,47 ($\pm 0,10$)	1,41 ($\pm 0,46$)	347 (± 49)	7,54 ($\pm 0,062$)	235 ($\pm 5,5$)	21 (± 1)
	40	8	0,46 ($\pm 0,15$)	1,59 ($\pm 0,67$)	248 (± 51)	7,30 ($\pm 0,13$)	213 (± 10)	19 (± 8)

Aus Tabelle 4 und Abbildung 13 geht hervor, daß bei den Steinkorallenarten *M. elephantotus*, *A. squarrosa* und *A. variabilis* der Proteinanteil pro Fläche mit zunehmender Tiefe sinkt ($p < 0,05$). Kolonien der Art *S. pistillata* zeigten hingegen keine statistisch signifikante Veränderung des Gesamtproteingehaltes in Abhängigkeit von der Tiefe. Somit verringern alle Arten ihre Biomasse pro Oberflächeneinheit ($\mu\text{g Protein} \times \text{cm}^{-2}$) mit Ausnahme von *S. pistillata*. Für *A. squarrosa* und *M. elephantotus* konnte gezeigt werden, daß es sich um eine Reduktion des Wirtsgewebes handelt. Für beide Arten wurde bei gleichbleibender bzw. in Abhängigkeit von der Tiefe abnehmender Zooxanthellenanzahl ein Anstieg des prozentualen Anteils der Zooxanthellen am Gesamtprotein festgestellt (s. Tabelle 4). Kolonien der Arten *A. variabilis* und *S. pistillata* hatten in allen Tiefen gleichhohe Zooxanthellenanzahlen pro cm^2 .

Aus der Abb. 12 geht hervor, daß *M. elephantotus* eine um 50 % höhere Biomasse pro Oberfläche aufweist, im Vergleich zu den ästigen Kolonien. Daher lag der prozentuale Anteil der Zooxanthellen am Gesamtprotein unter denen der anderen Arten. Während für die *M. elephantotus* Kolonien mit 7 % in 5 m und 16,8 % in 40 m Tiefe die geringsten prozentualen Anteile der Zooxanthellen am Gesamtprotein bestimmt wurden, hatten die Cytosymbionten der *A. squarrosa* Kolonien aus 20 und 40 m Tiefe mit 34,5 % bzw. 56 % die höchsten Anteile an der Gesamtproteinmenge. Für *A. variabilis* wurde ein Anteil der Zooxanthellen an der Gesamtbiomasse mit 20 % bei Kolonien aus Tiefen von 5 bis 10 m bestimmt, der signifikant ($p = 0,014$) geringer war, als für Kolonien aus 20 und 40 m (26 %). Bei gleichbleibender Zooxanthellenanzahl deutet dies auch auf eine Verringerung des Wirtspoteins an der Gesamtproteinmenge hin. Für *S. pistillata* gab es keine Veränderung des prozentualen Anteils (22,8 %) der symbiontischen Algen an der Gesamtbiomasse der Kolonien über den gesamten Tiefenbereich.

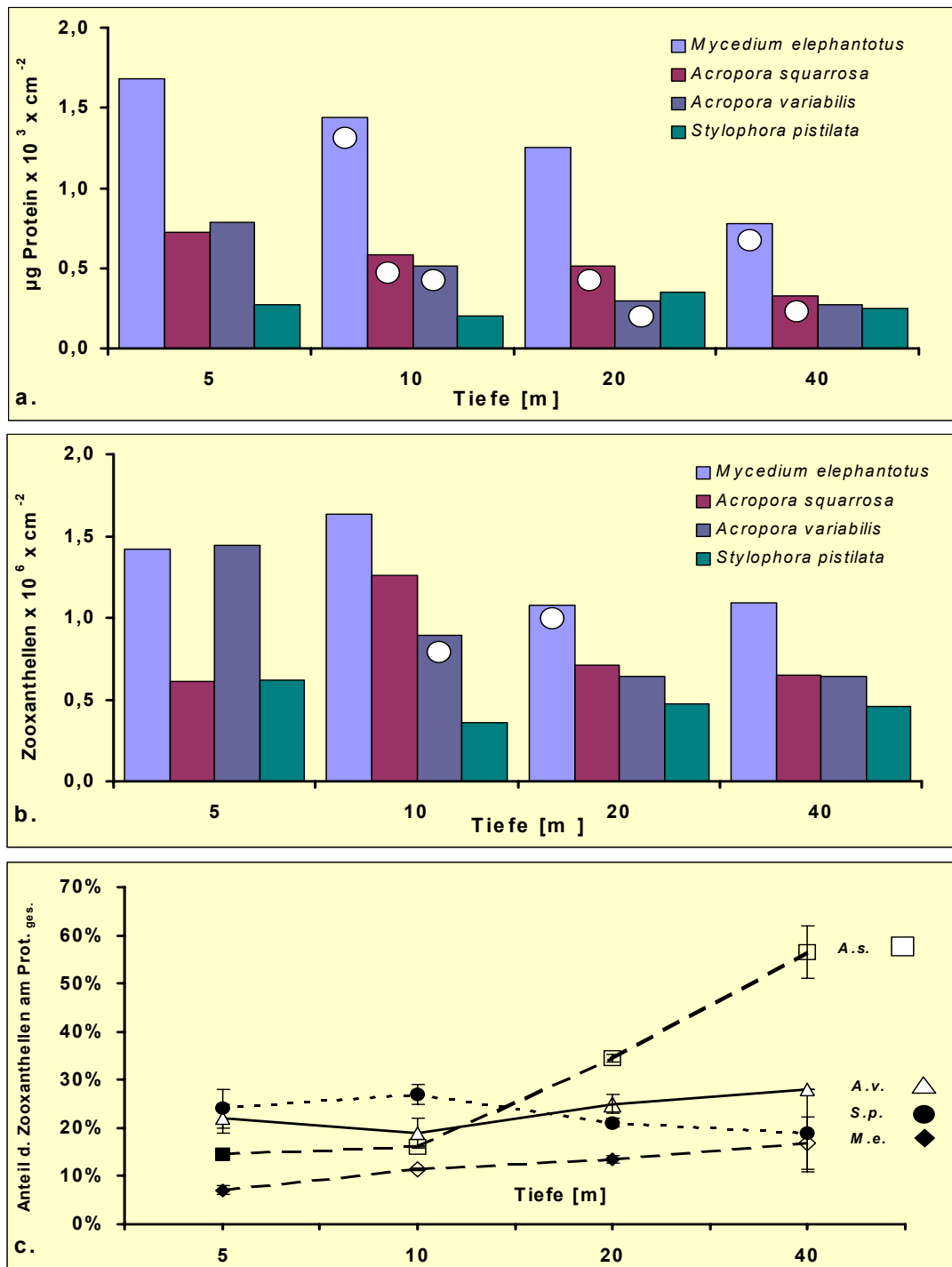


Abbildung 12 a. Tiefenabhängige Veränderung der Menge an Gesamtprotein (Wirtsgewebe + Zooxanthellen) bezogen auf die Skelettoberfläche. Die weißen Kreise kennzeichnen signifikante Veränderungen zur vorherigen Tiefe. **b.** Darstellung der Anzahl an Zooxanthellen pro Oberflächeneinheit [cm^2] für unterschiedliche Tiefenstufen. Die weißen Kreise kennzeichnen signifikante Veränderungen zur vorherigen Tiefe. **c.** Darstellung des prozentualen Anteils der Zooxanthellen am Gesamtprotein ($\text{Prot.}_{\text{ges.}}$) der Symbiose (Wirtsgewebe + Algen) in Abhängigkeit von der Tiefe für *M.e.* = *M. elephantotus* ($n = 16$ bis 18); *A.s.* = *A. squarrosa* ($n = 6$ bis 13); *A.v.* = *A. variabilis* ($n = 2$ bis 7) und *S.p.* = *S. pistilata* ($n = 3$ bis 8).

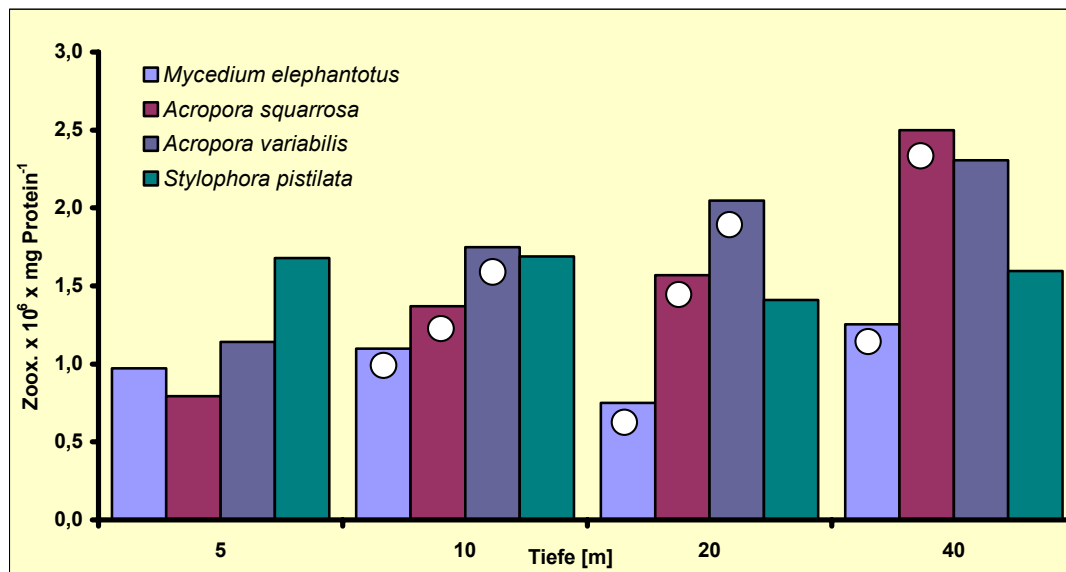


Abbildung 13 : Tiefenabhängige Veränderung der Biomasse von vier Korallenarten aus dem Golf von Aqaba. Dargestellt ist die Anzahl der Zooxanthellen pro mg Protein in Abhängigkeit von der Tiefe. M. e. = *M. elephantotus* (n = 16 bis 18); A. s. = *A. squarrosa* (n = 6 bis 13); A. v. = *A. variabilis* (n = 2 bis 7) und S. p. = *S. pistillata* (n = 3 bis 8). Die weißen Kreise kennzeichnen signifikante Veränderungen zur vorherigen Tiefe.

4.5 Morphometrische Veränderungen der Zooxanthellen in Abhängigkeit von der Tiefe

Die Durchmesser der Zooxanthellen aus den Kolonien der Arten *M. elephantotus*, *A. squarrosa* und *S. pistillata* veränderten sich signifikant mit der Tiefe. Die Durchmesser der symbiontischen Algen aus Kolonien der Arten *M. elephantotus* und *A. squarrosa* waren in 40 m Tiefe 7,92 bzw. 7,16 μm signifikant ($p = 0,0001$) geringer als in Tiefen zwischen 5 und 20 m 9 bzw. 7,76 μm . Die Zooxanthellen der *S. pistillata* Kolonien wiesen hingegen in 5 m (7,93 μm) Tiefe signifikant ($p = 0,0025$) größere Zelldurchmesser auf als in 10 bis 40 m (7,37 μm). Für die Symbionten der Art *A. variabilis* konnten keine signifikanten Veränderungen der Zelldurchmesser gefunden werden, der Durchmesser betrug in allen Wachstumstiefen 7,49 μm (vergl. Abbildung 14 a). Die Volumina der Zooxanthellen von *M. elephantotus*, *A. squarrosa* und *S. pistillata* nahmen erwartungsgemäß wie der Zelldurchmesser signifikant mit der Tiefe ab. Die Zooxanthellen der *A. variabilis* Kolonien zeigten wiederum keine signifikante Veränderung des Volumens.

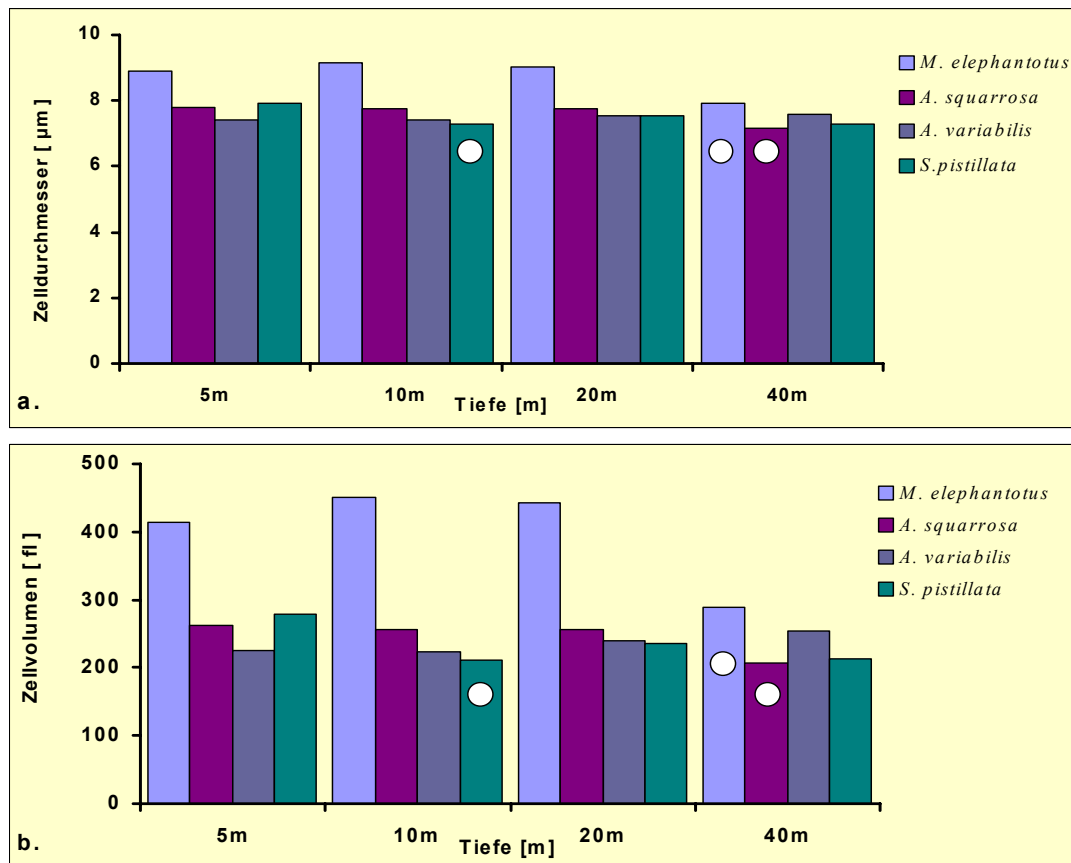


Abbildung 14 : Mittlere Zeldurchmesser und -volumina der Zooxanthellen aus dem Gewebe von vier Korallenarten *M. elephantotus*, *A. squarrosa*, *A. variabilis* und *S. pistillata* in Abhängigkeit von der Tiefe. **a.** Veränderung des Zeldurchmesser und **b.** Veränderung des Zellvolumens der symbiontischen Dinoflagellaten in Abhängigkeit von der Wachstumstiefe und Art der Wirtskoralle. Die weißen Kreise kennzeichnen jeweils signifikante Veränderungen zur vorherigen Tiefe.

4.6 Tiefenabhängige Veränderung der Pigmentausstattung von vier Steinkorallenarten

Um Hinweise auf Anpassungsmechanismen bzw. die Fähigkeit der Optimierung der Lichtausbeute durch die symbiontischen Algen zu erhalten, wurde für *M. elephantotus*, *A. squarrosa*, *A. variabilis* und *S. pistillata* die Pigmentzusammensetzung der symbiontischen Dinoflagellaten in Abhängigkeit von der Wachstumstiefe der Wirtskorallen bestimmt. Die Ergebnisse sind in Tabelle 5, sowie den Abbildung 15 a-e zusammengestellt. In den Abbildung 15 a bis e sind die Pigmentgehalte von Chl a, Chl c₂ und Peridinin bezogen auf 10⁶ Zooxanthellen, sowie die Veränderungen der Verhältnisse der akzessorischen Pigmente Chl c₂ und Peridinin zu Chl a in Abhängigkeit von der Tiefe und der Korallenart dargestellt.

Wurden die Pigmentdaten pro Algenzelle berechnet, wiesen die vier untersuchten Korallenarten pro Zooxanthelle die gleichen Gehalte von durchschnittlich $2,7 \text{ pg Chl a} \times \text{Algenzelle}^{-1}$ auf, die sich nicht in Abhängigkeit von der Tiefe veränderten (Abbildung 15 a). Ebenso zeigten alle untersuchten Arten eine signifikante Erhöhung des Peridiningehaltes mit zunehmender Tiefe bzw. abnehmender Lichtintensität (Abbildung 15 c). Die signifikante Steigerung des Peridiningehaltes erfolgte artabhängig in unterschiedlichen Tiefen. Die Zooxanthellen der *M. elephantotus* Kolonien aus 40 m Tiefe wiesen signifikant ($p = 0,0005$) höhere Peridininkonzentrationen im Vergleich zu solchen aus 5, 10 und 20 m Tiefe auf. Für *A. squarrosa* konnte eine signifikante Steigerung der Peridininkonzentration pro Algenzelle für den Vergleich von 5 m und 10 m ($p = 0,038$), sowie der 20 und 40 m ($p = 0,029$) Kolonien festgestellt werden (Abbildung 15 c). *A. variabilis* Kolonien zeigten eine signifikante ($p = 0,05$) Zunahme des Peridiningehaltes pro Zelle zwischen 10 und 20 m. Bei Kolonien der Art *S. pistillata* erfolgte eine Anhebung des Peridiningehaltes von 5 nach 10 m ($p = 0,042$) und blieb dann bis 40 m Tiefe gleich.

Da keine der untersuchten Arten eine Veränderung des Chl a Gehaltes aufwies, führte die Steigerung der Peridininkonzentration zu einer Zunahme des Quotienten aus Peridinin und Chl a (s. Tabelle 5 und Abbildung 15 e).

Während sich bei *M. elephantotus*, *A. squarrosa* und *S. pistillata* nur die Peridininkonzentration pro Algenzelle steigerte, reagierten die Zooxanthellen aus *A. variabilis* Kolonien auch mit einer Erhöhung des Chl c_2 -Gehaltes pro Zelle. Der Chl c_2 -Gehalt von Zooxanthellen der *A. variabilis* Kolonien aus 10 bis 40 m Tiefe lag signifikant ($p = 0,0045$) über dem der 5 m Kolonien. Für die *S. pistillata* Kolonien ergab sich nur tendenziell eine Zunahme an Chl c_2 pro Zelle für Kolonien aus 40 m Tiefe, dieser Anstieg war jedoch nicht signifikant.

Die Verhältnisse von Chl c_2 zu Chl a zeigten daher auch nur für *A. variabilis* Kolonien signifikante Veränderungen.

Tabelle 5: Die tiefenabhängige Veränderung der Pigmentgehalte von Zooxanthellen aus vier Steinkorallenarten des Roten Meeres. Angegeben wurden die Mittelwerte der Pigmentkonzentrationen von Chlorophyll a (Chl a), Chlorophyll c₂ (Chl c₂) und Peridinin (Perid.) bezogen auf 10⁶ Algenzellen und die Korallenoberfläche, sowie die Quotienten von Chl c₂ : Chl a und Peridinin zu Chl a, Standardabweichung(±), bzw. Medianabweichung bei n = 5, Anzahl der Bestimmungen = n.

Korallenart	Tiefe [m]	n	Pigmentgehalt / 10 ⁶ Zooxanthellen			Pigmentgehalt / cm ²			Quotienten	
			µg Chl a	µg Chl c ₂	µg Perid.	µg Chl a	µg Chl c ₂	µg Perid.	Chl c ₂ : Chl a	Perid. : Chl a
<i>Mycedium elephantotus</i>	5	16	2,48 (±1,1)	1,7 (±0,56)	3,68 (±1,0)	3,33 (±1,7)	2,29 (±0,71)	4,90 (±1,3)	0,74 (±0,17)	1,67 (±0,54)
	10	18	2,69 (±1,3)	1,47 (±0,63)	4,49 (±1,6)	4,07 (±2,0)	2,41 (±0,69)	6,81 (±2,1)	0,58 (±0,17)	2,00 (±1,7)
	20	17	3,25 (±1,5)	1,93 (±0,83)	5,79 (±1,5)	3,80 (±1,6)	2,29 (±0,79)	7,06 (±2,2)	0,66 (±0,25)	2,34 (±1,4)
	40	18	3,08 (±1,8)	1,81 (±0,89)	9,22 (±2,9)	3,62 (±2,2)	2,01 (±0,87)	9,46 (±2,9)	0,62 (±0,14)	3,32 (±1,5)
<i>Acropora squarrosa</i>	5	6	3,14 (±0,88)	2,25 (±0,57)	3,76 (±0,50)	1,72 (±0,70)	1,05 (±0,482)	2,48 (±1,6)	0,72 (±0,04)	1,61 (±0,67)
	10	8	3,97 (±1,5)	2,61 (±0,78)	5,27 (±0,47)	3,54 (±1,5)	2,29 (±0,78)	5,21 (±1,7)	0,69 (±0,13)	2,30 (±1,1)
	20	8	2,24 (±1,3)	1,74 (±0,82)	5,05 (±0,53)	1,03 (±0,23)	0,87 (±0,25)	3,19 (±1,7)	0,84 (±0,12)	3,1 (±1,3)
	40	13	3,2 (±1,1)	2,72 (±1,1)	6,36 (±1,2)	2,46 (±0,60)	2,09 (±0,69)	4,94 (±1,5)	0,86 (±0,18)	2,55 (±1,5)
<i>Acropora variabilis</i>	5	5	2,09 (±0,5)	1,14 (±0,23)	2,36 (±0,11)	1,90 (±0,38)	1,04 (±0,26)	2,18 (±0,63)	0,56 (±0,10)	1,2 (±0,27)
	10	7	2,70 (±0,63)	2,00 (±0,44)	2,92 (±0,76)	2,42 (±0,68)	1,80 (±0,54)	2,57 (±0,8)	0,74 (±0,07)	1,2 (±0,33)
	20	3	1,95 (±0,34)	1,44 (±0,23)	4,42 (±0,27)	1,73 (±0,69)	1,29 (±0,51)	3,62 (±1,01)	0,74 (±0,02)	2,33 (±0,33)
	40	2	3,19	2,36	6,42	2,0	1,47	4,03	0,74	2,01
<i>Stylophora pistillata</i>	5	6	2,58 (±0,97)	1,42 (±0,41)	4,45 (±0,55)	1,5 (±0,49)	0,816 (±0,18)	2,6 (±0,30)	0,58 (±0,16)	1,92 (±0,43)
	10	3	2,25 (±0,77)	1,46 (±0,42)	6,19 (±1,3)	0,968 (±0,28)	0,625 (±0,13)	1,80 (±1,2)	0,68 (±0,13)	2,89 (±0,43)
	20	3	2,22 (±0,77)	1,52 (±0,05)	6,04 (±2,0)	0,956 (±0,08)	0,711 (±0,17)	2,61 (±0,26)	0,76 (±0,23)	2,73 (±0,15)
	40	8	2,62 (±0,64)	2,16 (±0,76)	6,54 (±0,71)	1,48 (±0,22)	1,14 (±0,30)	3,34 (±1,1)	0,82 (±0,30)	2,62 (±0,54)

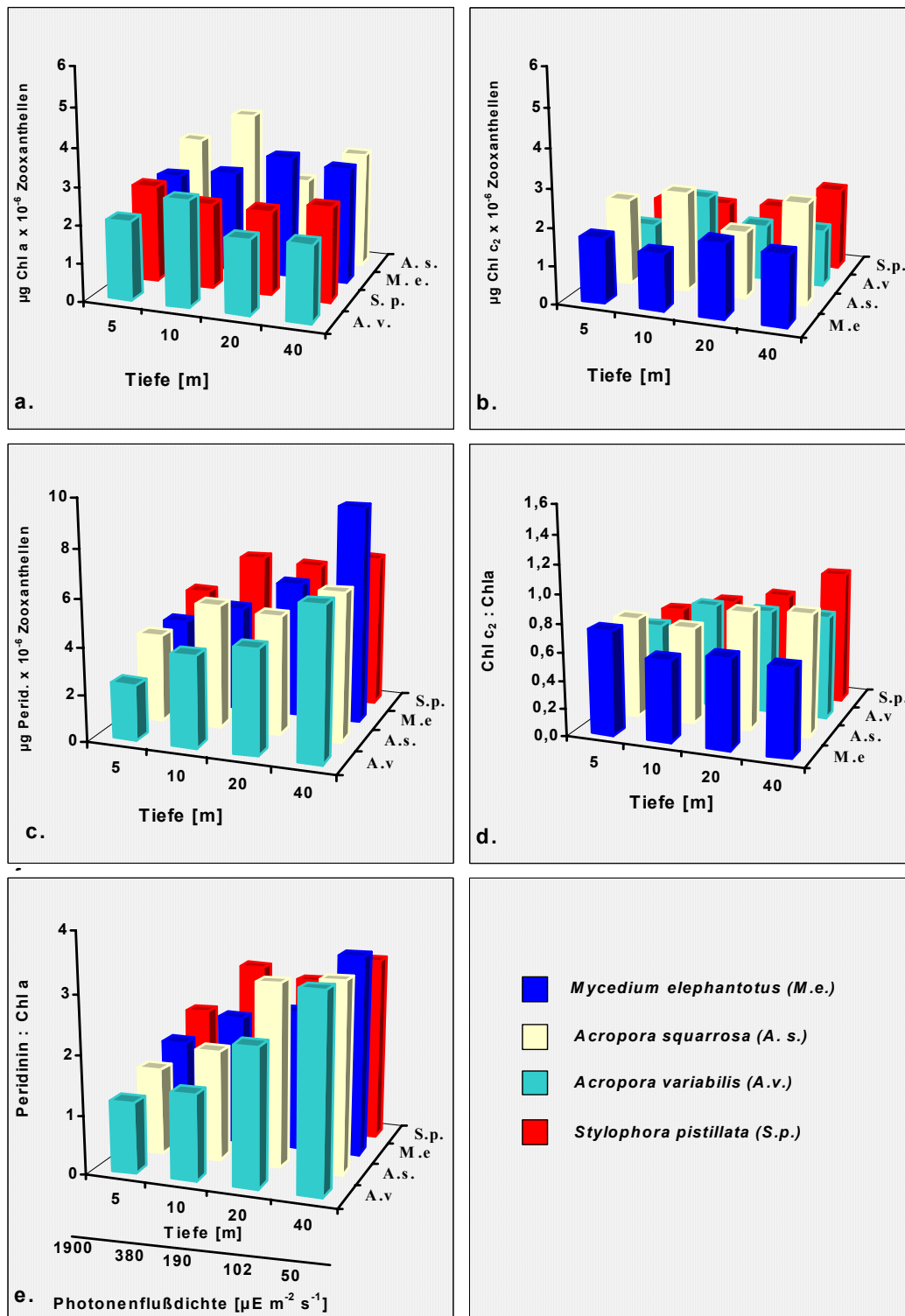


Abbildung 15 a - e: Tiefenabhängige Veränderung der Pigmentkonzentrationen für vier Steinkorallenarten: *M. elephantotus*, *A. squarrosa*, *A. variabilis* und *S. pistillata*. In den Abb. a, b und c sind die Pigmentgehalte bezogen auf 10^6 Zooxanthellen dargestellt. **a.** Gehalte an Chl a, **b.** Gehalte an Chl c_2 und **c.** Gehalte an Peridinin. Die Quotienten der akzessorischen Pigmente zu Chl a sind in den Abb. **d.** $\text{Chl } c_2 : \text{Chl a}$ und **e.** $\text{Peridinin} : \text{Chl a}$ dargestellt. In Abb. e. sind auf einer zweiten x-Achse zusätzlich die Jahresmittelwerte, der in den entsprechenden Wachstumstiefen gemessenen Photonenflußdichten [PAR (400 - 700 nm)] angegeben.

4.7 Photosynthetische Produktion und Respiration isolierter Zooxanthellen, Nubbins und ganzer Kolonien in Abhängigkeit von der Tiefe.

Im folgenden Abschnitt werden die photokinetischen Parameter, die sich aus der Beziehung zwischen der Photosyntheseleistung und der Photonenflußdichte ergaben, dargestellt.

Die photosynthetische Sauerstoffproduktion wurde auf Chl a und auf die Korallenoberfläche, bzw. auf die Zooxanthellenzahl, wenn die symbiontischen Algen aus dem Korallengewebe isoliert wurden, bezogen. Um die Sauerstoffproduktionskurven der Photonenflußdichte darstellen zu können, wurden sie an die hyperbole Tangensfunktion nach Chalker (1981) angepasst ($P = P_{\max.} \times \tanh I / I_K$), wobei $P_{\max.}$ die maximale Photosyntheseleistung ist, I die Lichtintensität für die, die Photosyntheseleistung P bestimmt werden soll. I_K ist die Lichtintensität, ab der die Photosynthese maximal verläuft. Die Kompensationslichtintensität [I_c] ist bei der Photonenflußdichte erreicht, bei der die photosynthetische Sauerstoffproduktion und der Sauerstoffverbrauch gleich hoch sind. Die photosynthetische Effektivität [α] ergibt sich aus der Steigung des linear ansteigenden Astes der Photosynthese-Lichtkurve. Auch die Respiration ist ein wichtiger photokinetischer Parameter. Bei den in vivo Messungen mit kleinen Kolonien, bzw. den Endstücken der ästigen Arten (Nubbins), setzt sich die Gesamtrespirationsrate aus dem Sauerstoffverbrauch des Korallengewebes und dem der symbiontischen Algen zusammen ($R = R_z + R_w$). Während die in vitro Messungen mit isolierten Zooxanthellen nur die Respirationsrate der Algen betrifft.

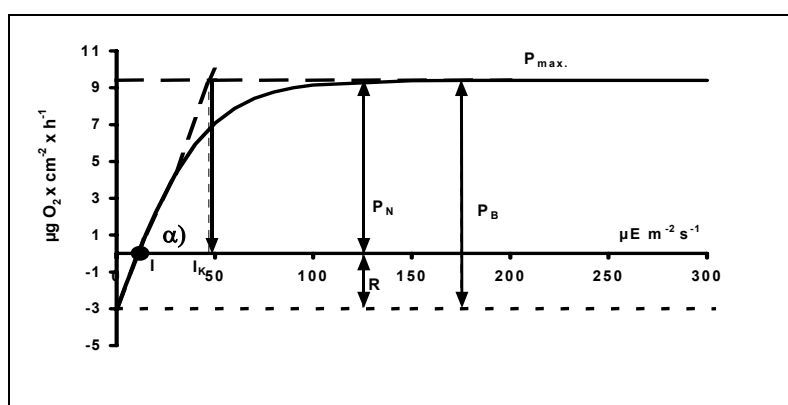


Abbildung 16: Schematische Darstellung einer Photosynthese- Lichtkurve, am Beispiel einer Messung mit Zooxanthellen aus dem Gewebe von *M. elephantotus*. $P_{\max.}$ = maximale Photosyntheserate; R = Respiration. I_c = Kompensationslichtintensität; I_K = Sättigungslichtintensität; P_N = Netto-photosyntheserate; P_B = Bruttophotosyntheserate; α = photosynthetische Effektivität.

4.7.1 Tiefenabhängige Veränderung der photokinetischen Parameter isolierter Zooxanthellen

In Tabelle 6 und Abbildung 17 sind die photokinetischen Parameter der Isolierten Zooxanthellen dargestellt. Angegeben sind die maximale Bruttophotosyntheserate ($P_{B \max.}$), die Respiration (R), der Kompensationspunkt (I_c), die photosynthetische Effektivität (α - Slope), der photosynthetische Quotient (P/R) und die minimale Lichtintensität, mit der maximale Photosynthese betrieben werden kann (I_K). Wobei sich Alpha (α) aus der Steigung des linearen Teils der Photosynthese-Lichtkurve errechnet und (I_K) aus $I_K = P_{\max.} / \alpha$ bestimmt wurde. Der Kompensationspunkt I_c , der die Lichtintensität bezeichnet, bei der die photosynthetische Sauerstoffproduktion der Atmung entspricht, ergab sich bei der Darstellung der Nettophotosynthese aus dem Schnittpunkt der Photosynthese-Lichtkurve mit der X-Achse (s. Abbildung 16).

Tabelle 6: Photokinetische Parameter von Zooxanthellen, die aus dem Gewebe von *M. elephantotus* und *A. squarrosa* Kolonien der Tiefen 5, 10, 20 und 40 m isoliert wurden. Die Photosynthese- und Respirationsraten wurden jeweils auf Chl a und die Anzahl der Zooxanthellen bezogen. $P_B \max.$ = maximale Bruttophotosynthese, R = Respiration, I_c = Kompensationslichtintensität, I_K = Sättigungslichtintensität, α = photosynthetische Effektivität, P/R = photosynthetischer Quotient, n = Anzahl der Wiederholungsmessungen. (\pm) = Medianabweichung.

Bezugsgröße		$\mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$		$\mu\text{g O}_2 \times 10^{-6} \text{ Zoox.} \times \text{h}^{-1}$		$\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$		$\mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	
Wirtskorallenarten und Herkunftstiefen [m]	n	$P_B \max.$	Respiration	$P_B \max.$	Respiration	I_c	I_K	α - Slope	P/2R
<i>Mycedium elephantotus</i>									
5 m	10	2,45 ($\pm 0,37$)	-0,806 ($\pm 0,173$)	5,69 ($\pm 1,14$)	-1,82 ($\pm 0,30$)	14,5 ($\pm 1,78$)	42 ($\pm 2,4$)	0,058 ($\pm 0,01$)	1,77 ($\pm 0,41$)
10 m	8	3,28 ($\pm 0,24$)	-0,839 ($\pm 0,174$)	6,80 ($\pm 0,66$)	-1,76 ($\pm 0,48$)	11,5 ($\pm 0,68$)	43 ($\pm 7,85$)	0,075 ($\pm 0,012$)	1,99 ($\pm 0,49$)
20 m	7	3,83 ($\pm 0,12$)	-0,940 ($\pm 0,149$)	7,42 ($\pm 0,49$)	-1,90 ($\pm 0,21$)	10,5 ($\pm 0,49$)	41 ($\pm 5,21$)	0,096 ($\pm 0,023$)	2,09 ($\pm 0,36$)
40 m	10	5,45 ($\pm 0,26$)	-0,898 ($\pm 0,117$)	9,65 ($\pm 1,88$)	-1,55 ($\pm 0,06$)	5,0 ($\pm 0,63$)	30 ($\pm 2,62$)	0,18 ($\pm 0,02$)	3,38 ($\pm 0,42$)
<i>Acropora squarrosa</i>									
5 m	6	3,76 ($\pm 0,088$)	-1,26 ($\pm 0,48$)	10,85 ($\pm 1,14$)	-3,89 ($\pm 1,5$)	30 ($\pm 3,1$)	83 ($\pm 7,17$)	0,045 ($\pm 0,002$)	1,60 ($\pm 0,35$)
10 m	6	3,04 ($\pm 0,24$)	-0,94 ($\pm 0,10$)	9,39 ($\pm 0,83$)	-2,91 ($\pm 0,31$)	22 ($\pm 1,0$)	67 ($\pm 4,84$)	0,045 ($\pm 0,003$)	1,67 ($\pm 0,19$)
20 m	6	3,82 ($\pm 0,24$)	-1,51 ($\pm 0,32$)	11,27 ($\pm 1,06$)	-4,94 ($\pm 1,0$)	25 ($\pm 2,0$)	58 ($\pm 4,75$)	0,065 ($\pm 0,01$)	1,35 ($\pm 0,24$)
40 m	6	1,50 ($\pm 0,049$)	-0,22 ($\pm 0,053$)	3,15 ($\pm 0,33$)	-0,493 ($\pm 0,12$)	5,0 ($\pm 0,35$)	37 ($\pm 4,5$)	0,04 ($\pm 0,011$)	3,59 ($\pm 0,78$)

4.7.1.1 Isolierte Zooxanthellen aus dem Gewebe von *Mycedium elephantotus* Kolonien

Die maximale Bruttophotosyntheserate ($P_{B \max}$) stieg für Zooxanthellen von *M. elephantotus* aus 40 m Tiefe gegenüber den Daten aus 5, 10 und 20 m Tiefe signifikant an. Dies traf sowohl zu, wenn die Zooxanthellenanzahl als Berechnungsgrundlage diente ($p = 0,005$), als auch für die auf Chlorophyll a bezogenen Produktionsraten ($p = 0,0024$) (s. Tabelle 6 und Abbildung 17 a).

Da sich die Respirationsraten sowohl für den Bezug pro Algenzelle ($-1,8 \mu\text{g O}_2 \times 10^{-6} \text{ Zoox.} \times \text{h}^{-1}$) als auch für die pigmentbezogenen ($0,87 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$) Daten, nicht mit der Tiefe veränderten, ergab sich ein Anstieg des Verhältnisses von Produktion zu Respiration mit zunehmender Tiefe.

Für die aus Kolonien der Art *M. elephantotus* isolierten Zooxanthellen ergab sich eine Verschiebung des Kompensationspunktes hin zu niedrigeren Lichtintensitäten mit zunehmender Tiefe, bzw. abnehmenden Photonenflussdichten. Während Zooxanthellen aus 5 m Kolonien $14,5 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ benötigen, um ein ausgeglichenes Photosynthese - Respirationsverhältnis zu erreichen, waren in 10 und 20 m Tiefe nur noch $11 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ nötig ($p = 0,0032$). In 40 m Tiefe war I_c auf $5 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ reduziert ($p = 0,0006$).

Die Steigung der Photosynthese-Lichtkurve gilt als Maß für die photosynthetische Effektivität. Je größer der Wert für α ist, desto steiler verläuft der ansteigende Ast der P/I-Kurve und desto geringer ist die Photonenmenge, die benötigt wird um die Photosynthese zu steigern. Während im Bereich von 10 bis 20 m keine eindeutige Zunahme von α berechnet werden konnte, war α in 5 m Tiefe signifikant ($p=0,027$) geringer als in 10 bzw. 20 m Tiefe. Aus Tabelle 6 und Abbildung 17 c geht hervor, daß Zooxanthellen aus Kolonien mit einer Herkunftstiefe von 40 m im Vergleich zu solchen aus Kolonien der anderen Tiefen (5 bis 20 m) deutlich höhere Werte für α aufwiesen ($p = 0,037$).

Für die Sättigungslichtintensität [I_K] ergab sich erst für Zooxanthellen, die aus Kolonien mit Herkunftstiefen von 40 m isoliert wurden, eine signifikante ($p = 0,007$) Erniedrigung der Lichtintensität, bei der die Photosynthese maximal verlief (s. Tabelle 6)

4.7.1.2 Isolierte Zooxanthellen aus dem Gewebe von *Acropora squarrosa* Kolonien

Die maximalen Bruttophotosyntheseraten nahmen für Zooxanthellen aus dem Gewebe von *A. squarrosa* Kolonien zwischen 5 und 40 m ab, wobei für beide Bezugsgrößen bei Zooxanthellen aus Kolonien mit Herkunftstiefen von 5, 10 und 20 m Tiefe gleich hohe $P_{B \max}$ -Werte gemessen wurden. Zooxanthellen, die aus Kolonien einer Herkunftstiefe

von 40 m stammten, wiesen signifikant ($p = 0,004$) geringere Bruttphotosyntheseraten auf. Bezogen auf die Anzahl der Zooxanthellen war die maximale Bruttphotosynthese für Zooxanthellen aus Kolonien mit Wachstumstiefen von 5, 10 und 20 m etwa drei mal so hoch im Vergleich zu den pigmentbezogenen Daten. In 40 m Tiefe waren die pigmentbezogenen maximalen Photosyntheseraten 50 % niedriger im Vergleich zu den Daten mit der Zooxanthellenanzahl als Bezugsgröße (s. Abbildung 17 b. und f.)

Die Respirationsraten der Zooxanthellen waren erst signifikant ($p = 0,007$) niedriger, wenn sie aus Kolonien mit Herkunftstiefen von 40 m isoliert wurden, im Vergleich zu solchen aus Kolonien mit Wachstumstiefen von 5, 10 und 20 m. Dies trifft für beide Bezugsgrößen zu (s. Abbildung 17 d. und h.)

Die Kompensationslichtintensitäten verschoben sich mit zunehmender Tiefe hin zu niedrigeren Lichtintensitäten. Zooxanthellen aus Kolonien mit einer Wachstumstiefe von 5 m erreichten den Kompensationspunkt bei $30 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Dieser lag signifikant ($p = 0,0055$) über dem, der für Zooxanthellen aus 10 m und 20 m ($23,5 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) bestimmt wurde. In 40 m Tiefe reduzierte ($p = 0,0033$) sich die Kompensationslichtintensität auf ein Fünftel ($5 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) der bei 10 und 20 m bestimmten Photonenflussdichte (vergl. Tabelle 6).

Die Zooxanthellen der *A. squarrosa* Kolonien wiesen nur in 20 m Tiefe einen höheren Wert für α ($0,065 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) auf ($p = <0,05$), im Vergleich zu den anderen Tiefen ($0,045 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Aus Tabelle 6 geht hervor, daß die Sättigungslichtintensität mit zunehmender Tiefe geringer wurde. Zooxanthellen, die aus Kolonien isoliert wurden die in 5 m Tiefe wuchsen, erreichten die maximale Photosyntheseleistung bei $83 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Solche aus *A. squarrosa* Kolonien der Tiefen 10 und 20 m konnten die Photosyntheseleistung bis zu einer Photonenflussdichte von $62 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ steigern. In 40 m Tiefe war die Sättigungslichtintensität schon bei $37 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ erreicht.

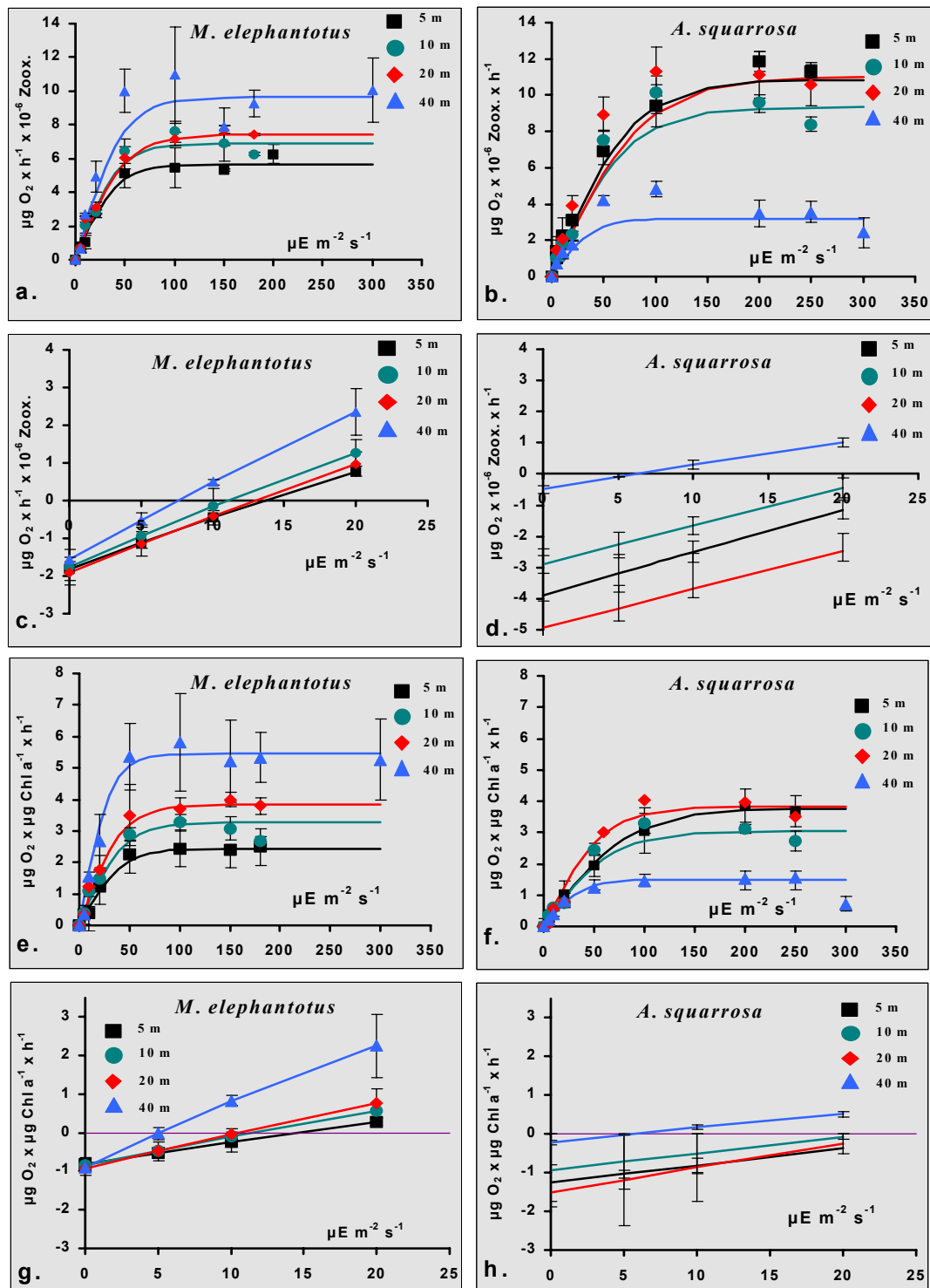


Abbildung 17 a - h: Abhängigkeit der Bruttphotosynthese isolierter Zooxanthellen, von der Photonenflußdichte. Die Symbionten wurden aus dem Gewebe von **a.** *M. elephantotus* bzw. **b.** *A. squarrosa* der Ursprungstiefen 5-40 m isoliert **a. bis d.** bezogen auf 10^6 Zooxanthellen. Ausschnitte der P/I Kurven von **c.** *M. elephantotus* bzw. **d.** *A. squarrosa* als Nettphotosynthese, sie zeigen den linearen, ansteigenden Teil der Photosynthese-Lichtkurven, aus dem α bestimmt wurde. Abb. **e. und f.** Bruttphotosynthese in Abhängigkeit von der Photonenflußdichte als Bezugsgröße diente Chl a; **e.** *M. elephantotus* und **f.** *A. squarrosa*. **g. und h.** Ausschnitte der P/I Kurven für den Pigmentbezug; **g.** *M. elephantotus* und **h.** *A. squarrosa*.

4.7.2 Bestimmung der photokinetischen Parameter von Zooxanthellen in hospite

Die in vivo Messungen der intakten Lebensgemeinschaft erfolgten zum einen mit terminalen Enden ästiger Kolonien, den Nubbins und zum anderen mit ganzen Korallenkolonien. Im Unterschied zu den Messungen der isolierten Zooxanthellen (in vitro) kommt hier der Einfluss des Wirtes auf seine Symbionten zum Tragen, so daß eine Veränderung der photokinetischen Parameter zu erwarten ist. In Bezug auf die Respiration ergibt sich dahingehend eine Veränderung, als daß sich die Gesamtrespiration (R) der Symbiose zusammensetzt aus der Respiration der Zooxanthellen (R_Z) und der des Wirtes (R_W), d.h. $R = R_Z + R_W$.

4.7.2.1 Tiefenabhängige Veränderungen der photokinetischen Parameter der P/I - Kurven von Nubbins [in vivo]

Die Produktionsraten sind auf Chl a bezogen. Für die Nubbins aller drei Arten zeigte sich eine deutliche Reduktion der Respirationsraten mit zunehmender Herkunftstiefe.

Die maximalen Bruttophotosyntheseraten ($P_{B \max.}$) der Nubbins von *A. squarrosa* Kolonien aus 5 bis 20 m waren gleich hoch ($14,6 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$), während Nubbins aus 40 m Tiefe eine signifikant ($p = <0,05$) niedrigere $P_{B \max.}$ -Rate ($10,2 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$) aufwiesen (s. Tabelle 7 und Abbildung 18).

Die Nubbins der *A. variabilis* Kolonien zeigten eine kontinuierliche Abnahme der maximalen Bruttophotosyntheseraten zwischen 5 m ($18,3 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$) und 20 m ($9,7 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$).

Die Nubbins der *S. pistillata* veränderten die $P_{B \max.}$ -Raten in Tiefen von 5, 20 und 40 m nicht signifikant, in diesen Tiefen lagen die Bruttophotosyntheseraten bei durchschnittlich $5,9 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$.

S. pistillata Nubbins aus 10 m Tiefe hatten signifikant ($p = 0,05$) höhere Produktionsraten ($10 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$) im Vergleich zu den anderen Tiefen (s. Abbildung 18 e).

Sowohl **die Kompensationslichtintensitäten** als auch die Sättigungslightintensitäten nahmen bei den drei Arten mit zunehmender Tiefe, bzw. geringer werdenden Lichtintensitäten, ab. Die Kompensationslichtintensitäten von Nubbins der *A. squarrosa* Kolonien aus 5 und 10 m Tiefe lagen bei $70,6 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, in 20 m Tiefe war der Kompensationspunkt auf $36,6 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ herabgesetzt ($p = 0,004$). Für Nubbins aus 40 m Tiefe waren nur noch $22 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ nötig, um ein ausgeglichenes Verhältnis von Respiration und Produktion zu erreichen ($p = 0,004$).

Auch die Nubbins der *A. variabilis* Kolonien zeigten eine kontinuierliche Verminderung der Kompensationslichtintensität von $81,7 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in 5 m Tiefe, über $54,3 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in 10 m Tiefe ($p = 0,004$) und $28,8 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in 20 m Tiefe ($p = 0,0038$).

Für die Nubbins der *S. pistillata* Kolonien aus 5 und 10 m Tiefe waren die Kompensationspunkte ($52,5 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) gleich, in 20 m Tiefe benötigten sie nur noch $18 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($p = 0,004$). Die Nubbins der 40 m Kolonien hatten eine noch geringere Kompensationslichtintensitäten von $14,5 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($p = 0,04$).

Die Sättigungslichtintensitäten der *A. squarrosa* Nubbins reduzierten sich signifikant ($p = 0,037$) von $129 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in 5 m Tiefe auf $109 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in 10 m Tiefe. Die Sättigungslichtintensität der Nubbins aus 20 und 40 m lag bei $69,5 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und war signifikant ($p = 0,0039$) geringer als die der 10 m Kolonien.

Die Nubbins der *A. variabilis* Kolonien zeigten eine kontinuierliche Abnahme der Sättigungslichtintensitäten. War die Photosynthese der Nubbins aus 5 m Tiefe bei $153 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gesättigt, erreichten die Nubbins aus 10 m Tiefe $P_{B \text{ max.}}$ schon bei $93 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($p = 0,0039$) und solche Kolonien aus 40 m bereits bei $59 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($p = 0,0038$).

Signifikante Veränderungen der Sättigungslichtintensitäten erfolgten bei den Nubbins der *S. pistillata* Kolonien in den gleichen Tiefen, in denen auch für die Kompensationspunkte Änderungen festgestellt wurden. In 5 und 10 m Tiefe wurden Sättigungslichtintensitäten von $108 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, in 20 m von $50 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($p = 0,005$) und in 40 m wurden die maximalen Photosyntheseraten schon bei $34 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ erreicht (s. Tabelle 7). Die **photosynthetische Effektivität (α)** wurde bei Nubbins aller drei Korallenarten mit zunehmender Tiefe größer. Wobei die Effektivität der *A. squarrosa* Nubbins in 20 m Tiefe am höchsten war. Die Nubbins von *S. pistillata* Kolonien wiesen mit zunehmender Tiefe eine kontinuierliche Steigerung der photosynthetischen Effektivität auf. Bei *A. variabilis* Nubbins konnte nur eine Erhöhung von Alpha zwischen 5 und 10 m berechnet werden, in 20 m Tiefe wiesen sie die gleiche Effektivität wie in 10 m auf. Für *A. variabilis* konnten keine Messungen mit Nubbins von 40 m Kolonien durchgeführt werden.

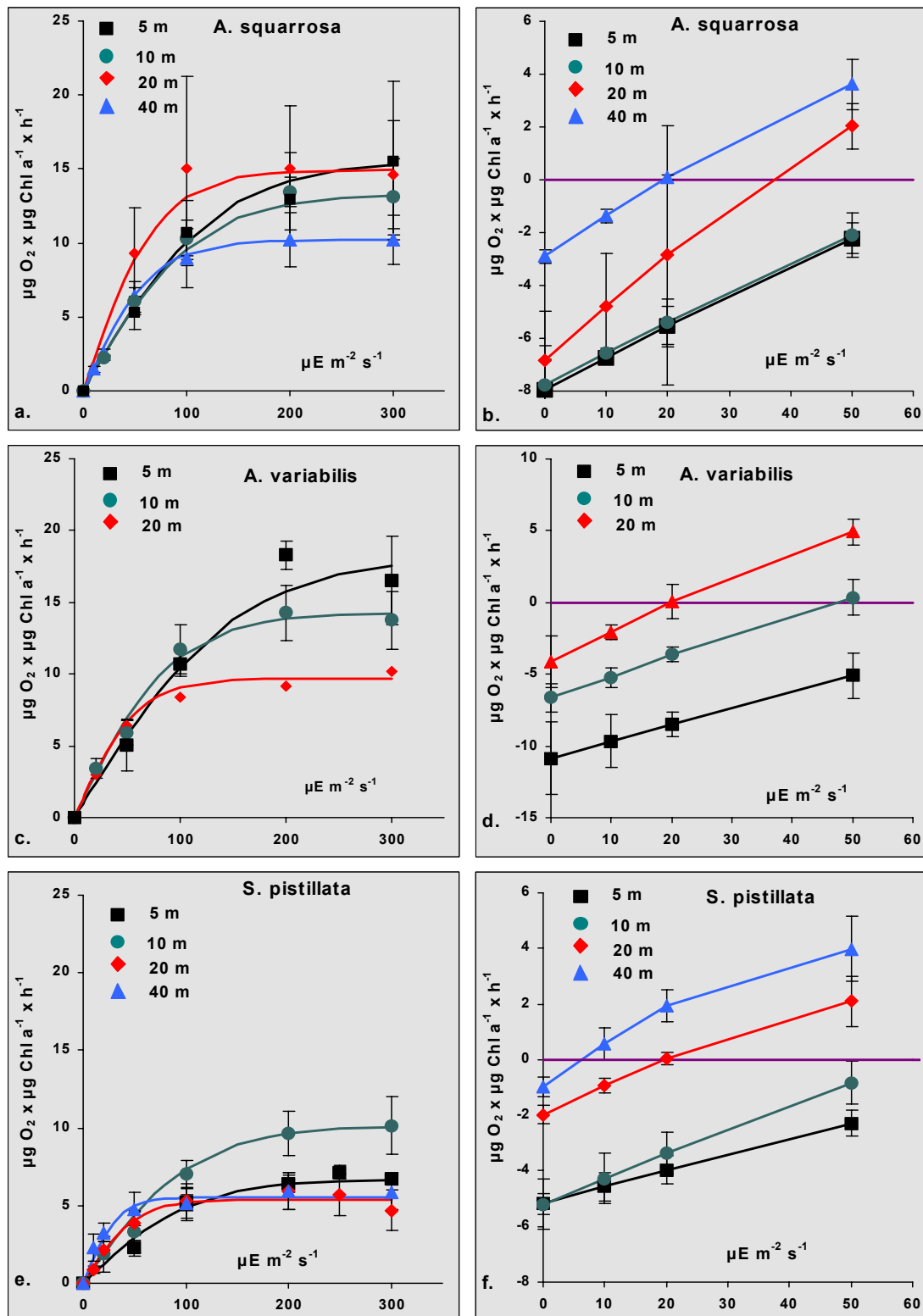


Abbildung 18 a. - f.: a., c. und e. Bruttphotosynthese in Abhängigkeit von der Herkunftstiefe, von Nubbins der Art, a. *A. squarrosa*, c. *A. variabilis* und e. *S. pistillata* bezogen auf Chl a. Die P/I Kurven wurden an die hyperbole Tangensfunktion nach Chalker (1981) angepaßt. b., d. und f. zeigen Ausschnitte der ansteigenden linearen Abschnitte der P/I-Kurven als Nettoproduktion; b. *A. squarrosa*, d. *A. variabilis* und f. *S. pistillata*.

Tabelle 7: Photokinetische Parameter von Nubbins der Arten *A. squarrosa*, *A. variabilis* und *S. pistillata*. P_B max. = maximale Bruttphotosynthese, R = Respiration, I_c = Kompensationslichtintensität, I_K = Sättigungslichtintensität, a = photosynthetische Effektivität, $P/2 R$ = photosynthetischer Quotient, wobei die Respiration über 24 h einbezogen wird, da der Wirt auch bei Tag respiriert, n = Anzahl der Wiederholungsmessungen, (\pm) = Medianabweichung.

Bezugsgröße		$\mu\text{g O}_2 \cdot \mu\text{g Chl a}^{-1} \text{ h}^{-1}$		$\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$		$\frac{\mu\text{g O}_2 \mu\text{g Chl a}^{-1}}{\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}}$	
Korallenart und Herkunftstiefe [m]	n	P_B max.	Respiration	I_c	I_K	α - Slope	P/ 2R
<i>Acropora squarrosa</i>							
5 m	6	15,5 ($\pm 1,64$)	-7,9 ($\pm 1,65$)	74,3 ($\pm 9,0$)	129 (± 12)	0,12 ($\pm 0,016$)	1,0 ($\pm 0,3$)
10 m	6	13,3 ($\pm 0,16$)	-7,8 ($\pm 0,98$)	66,9 ($\pm 8,9$)	109 (± 13)	0,12 ($\pm 0,008$)	0,84 ($\pm 0,08$)
20 m	6	14,9 ($\pm 0,2$)	-6,8 ($\pm 1,84$)	36,5 ($\pm 6,5$)	73 ($\pm 7,5$)	0,20 ($\pm 0,017$)	1,0 ($\pm 0,01$)
40 m	6	10,2 ($\pm 0,012$)	-2,9 ($\pm 0,26$)	22,5 ($\pm 1,6$)	66 (± 10)	0,15 ($\pm 0,014$)	1,8 ($\pm 0,26$)
<i>Acropora variabilis</i>							
5 m	6	18,3 ($\pm 0,89$)	-10,8 ($\pm 2,5$)	81,7 ($\pm 7,0$)	153 ($\pm 9,4$)	0,12 ($\pm 0,01$)	0,8 ($\pm 0,07$)
10 m	6	14,2 ($\pm 0,25$)	-6,2 ($\pm 0,99$)	54,3 ($\pm 3,1$)	93 (± 18)	0,15 ($\pm 0,01$)	1,1 ($\pm 0,27$)
20 m	6	9,7 ($\pm 0,53$)	-4,1 ($\pm 1,8$)	28,8 ($\pm 5,6$)	59 (± 14)	0,16 ($\pm 0,05$)	1,3 ($\pm 0,22$)
<i>Stylophora pistillata</i>							
5 m	5	6,7 ($\pm 1,75$)	-5,2 ($\pm 0,36$)	52,9 ($\pm 8,9$)	108 (± 13)	0,06 ($\pm 0,01$)	0,65 ($\pm 0,04$)
10 m	5	10,1 ($\pm 1,36$)	-5,2 ($\pm 0,90$)	52,0 ($\pm 1,9$)	108 ($\pm 1,9$)	0,09 ($\pm 0,01$)	1,01 ($\pm 0,29$)
20 m	9	5,4 ($\pm 0,47$)	-2,0 ($\pm 0,33$)	18,0 ($\pm 1,1$)	50 (± 11)	0,10 ($\pm 0,02$)	1,65 ($\pm 0,32$)
40 m	6	5,5 ($\pm 0,41$)	-0,99 ($\pm 0,35$)	14,4 ($\pm 4,9$)	34 (± 18)	0,16 ($\pm 0,04$)	2,2 ($\pm 0,35$)

4.7.2.2 Tiefenabhängige Veränderungen der photokinetischen Parameter von Kolonien (Zooxanthellen in vivo)

Die Produktionsmessungen wurden mit ganzen Kolonien zooxanthellater Steinkorallen der Arten *M. elephantotus*, *A. squarrosa*, *A. variabilis* und *S. pistillata* durchgeführt.

Mycedium elephantotus

•Bruttphotosynthese

Die maximale Bruttphotosyntheseleistung der *M. elephantotus* Kolonien veränderte sich mit zunehmender Tiefe, weder für den Oberflächenbezug, noch wenn Chl a als Berechnungsgrundlage diente. Wurde die Oberfläche als Bezugsgröße gewählt, ergab sich eine durchschnittliche maximale Bruttphotosyntheserate von

$22 \mu\text{g O}_2 \times \text{cm}^{-2} \times \text{h}^{-1}$. Die pigmentbezogenen Bruttphotosyntheseraten wurden mit $5,7 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$ berechnet.

•Respiration

Die oberflächenbezogene Respiration ergab bei Kolonien aus 20 m Tiefe eine deutliche Verringerung gegenüber den Kolonien aus 5 und 10 m Tiefe. Hier stand ein Sauerstoffverbrauch von $5 \mu\text{g O}_2 \times \text{cm}^{-2} \times \text{h}^{-1}$ in 20 m einem Verbrauch von durchschnittlich $8 \mu\text{g O}_2 \times \text{cm}^{-2} \times \text{h}^{-1}$ in Tiefen zwischen 5 und 10 m gegenüber ($p = 0,044$). Bei Kolonien aus 40 m lagen die Respirationsraten mit $3 \mu\text{g O}_2 \times \text{cm}^{-2} \times \text{h}^{-1}$ signifikant ($p = 0,028$) unter dem respiratorischen Sauerstoffverbrauch der 20 m Kolonien. Wurden die Meßwerte auf Chl a bezogen wiesen Kolonien aus 5 und 10 m Tiefe die gleichen Respirationswerte ($2 \mu\text{g O}_2 \times \text{Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$) auf. Für Kolonien aus 20 und 40 m Tiefe wurden Respirationsraten von $1,2 \mu\text{g O}_2 \times \text{Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$ gemessen.

•Kompensationslichtintensitäten

Die Kompensationslichtintensitäten nahmen für die *M. elephantotus* Kolonien mit der Tiefe ab. Für Kolonien aus 5 und 10 m Tiefe betrug sie $34 \mu\text{g O}_2 \times \text{Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$. Kolonien aus 20 m hatten einen ($p = 0,0032$) niedrigeren Kompensationspunkt, der bei $20 \mu\text{g O}_2 \times \text{Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$ lag. Kolonien, die aus 40 m stammten benötigten nur noch etwa ein Drittel der Photonen, die für Kolonien aus 5 bzw. 10 m vorhanden sein mußten, um einen Ausgleich zwischen photosynthetischer Sauerstoffproduktion und dem Sauerstoffverbrauch zu erreichen.

•Lichtsättigungsintensität

Die Lichtsättigungsintensität zeigte eine erwartungsgemäß umgekehrte Veränderung mit der Tiefe. Kolonien aus 5 und 10 m erreichten die maximale Photosyntheseleistung bei ca. $100 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Kolonien aus 20 und 40 m betrieben schon bei einer Lichtintensität von $63 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ maximale Photosynthese.

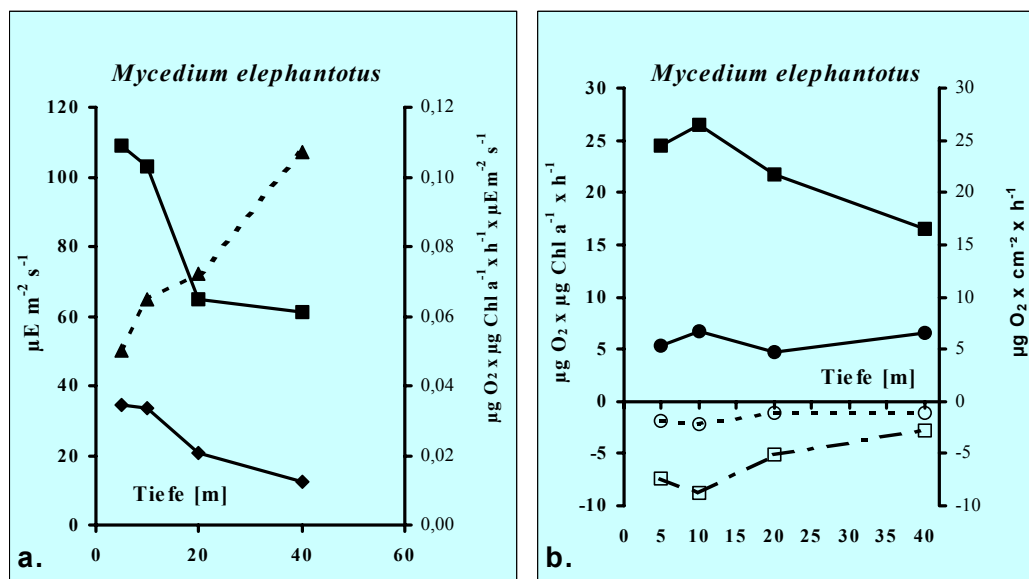


Abbildung 19: Darstellung der tiefenabhängigen Veränderungen der photokinetischen Parameter für Kolonien der Steinkorallenart *Mycedium elephantotus*. **a)** \blacklozenge = Kompensationslichtintensität (I_C), \blacksquare = Sättigungslichtintensität (I_K) Bezug = Primärachse ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) und \blacktriangle = photosynthetische Effektivität (α) Bezug = Sekundärachse ($\mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1} \times \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$). **b)** \bullet = maximale Bruttophotosynthese und \circ = Respirationen bezogen auf Chl a; Bezug = Primärachse ($\mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$), sowie \blacksquare = Maximale Bruttophotosynthese und \square = Respirationen bezogen auf cm^2 ($\mu\text{g O}_2 \times \text{cm}^{-2} \times \text{h}^{-1}$) Bezug = Sekundärachse.

Acropora squarrosa

•Bruttophotosynthese

Die *Acropora squarrosa* Kolonien zeigten sowohl für den Pigmentbezug (Chl a) als auch für die Berechnung pro Oberflächeneinheit eine abnehmende Bruttophotosyntheseleistung mit zunehmender Herkunftstiefe der Versuchskolonien. Für die pigmentbezogenen Daten ergab sich für Kolonien aus 5 bis 20 m Tiefe eine Bruttophotosyntheserate von $26 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a} \times \text{h}^{-1}$, während oberflächenbezogen in Tiefen von 5, 10, 20 und 40 m $21 \mu\text{g O}_2 \times \text{cm}^{-2} \times \text{h}^{-1}$ bestimmt wurden. Im Gegensatz zu den pro Oberflächeneinheit berechneten Photosyntheseraten wurden für Kolonien aus 40 m bezogen auf Chl a signifikant ($p = 0,014$) geringere $P_{B \max}$ -Raten im Vergleich zu Kolonien aus 5 bis 20 m gefunden.

•Respiration

Die Respirationen der *A. squarrosa* Kolonien zeigten sowohl für den Oberflächen- und den Pigmentbezug tendenziell eine Abnahme mit der Tiefe (s. Tabelle 8). Für beide Bezugsgrößen konnten jedoch keine signifikanten Veränderungen bestimmt werden.

• Kompensationslichtintensitäten und die Sättigungslichtintensitäten

Die Kompensationslichtintensitäten (I_C) und die Sättigungslichtintensitäten (I_K) nahmen kontinuierlich mit zunehmender Tiefe ab. Aus Tabelle 8 geht hervor, daß hierbei sowohl für I_C als auch für I_K zwischen 5 m und 10 m und ebenso von 20 nach 40 m Tiefe eine 50 %ige Reduktion erfolgte.

Die photosynthetische Effektivität nahm entlang des Tiefengradienten zu, (s. Abbildung 20 a).

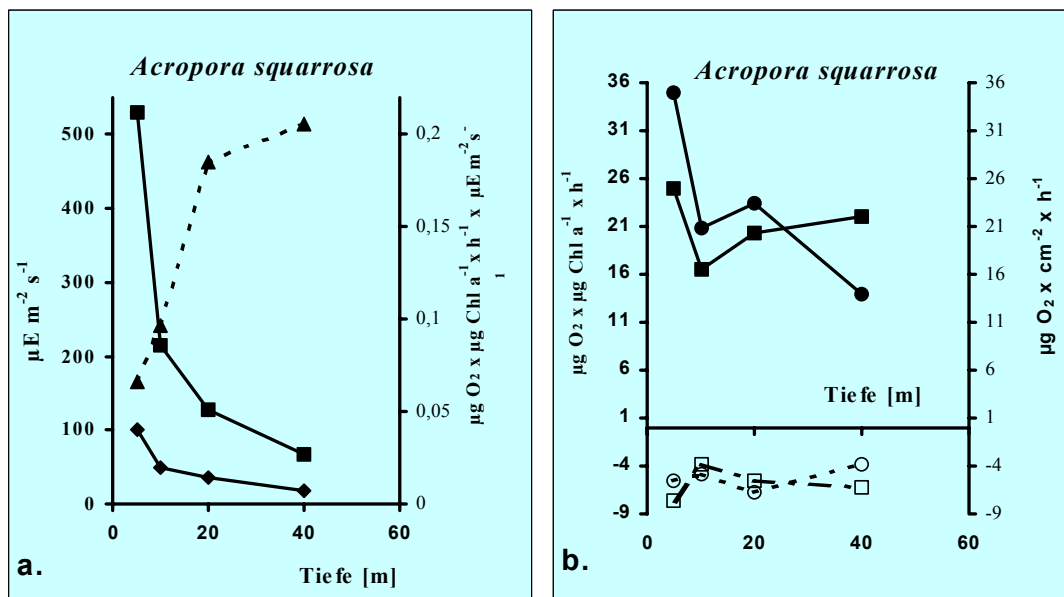


Abbildung 20 a. und b: Darstellung der tiefenabhängigen Veränderungen der photokinetischen Parameter für Kolonien der Steinkorallenart *Acropora squarrosa*. **a)** \blacklozenge = Kompensationslichtintensität (I_C), \blacksquare = Sättigungslichtintensität (I_K) Bezug = Primärachse ($\mu E m^{-2} s^{-1}$) und \blacktriangle = photosynthetische Effektivität (α). Bezug = Sekundärachse ($\mu g O_2 \times \mu g Chl a^{-1} \times h^{-1} \times \mu E m^{-2} s^{-1}$). **b)** Maximale \bullet = Bruttophotosynthese und \circ = Respirationen bezogen auf Chl a; Bezug = Primärachse ($\mu g O_2 \times \mu g Chl a^{-1} \times h^{-1}$), sowie \blacksquare = Maximale Bruttophotosynthese und \square = Respirationen bezogen auf cm^2 ($\mu g O_2 \times cm^{-2} \times h^{-1}$) Bezug = Sekundärachse.

Acropora variabilis

•Bruttophotosynthese

Die *A. variabilis* Kolonien zeigten in Tiefen zwischen 5 und 20 m weder eine Veränderung der auf Chl a bezogenen maximalen Bruttophotosyntheseraten (durchschnittlich $11 \mu g O_2 \times \mu g Chl a^{-1} \times h^{-1}$), noch eine Veränderung der Respirationen ($3,8 \mu g O_2 \times \mu g Chl a^{-1} \times h^{-1}$). Kolonien aus 40 m Tiefe hatten eine um ca. 50 % reduzierte maximale Bruttophotosyntheserate ($6,77 \mu g O_2 \times \mu g Chl a^{-1} \times h^{-1}$) und ebenso eine geringere Respirationenrate ($1,32 \mu g O_2 \times \mu g Chl a^{-1} \times h^{-1}$), wenn die Daten auf Chl a bezogen wurden im Vergleich zu Kolonien aus den oben genannten Tiefen. Die Berechnung der Produktionsdaten, wenn als Berechnungsgrundlage die Korallenoberfläche eingesetzt wurde, ergaben gleichhohe maximale Bruttophotosyntheseraten für Kolonien aus 5 und 10 m Tiefe ($25 \mu g O_2 \times cm^{-2} \times h^{-1}$) und lagen ca.

doppelt so hoch im Vergleich zu den pigmentbezogenen Daten der gleichen Tiefen. Für Kolonien aus 20 und 40 m konnten oberflächenbezogen $P_{B \text{ max.}}$ -Werte von $11 \mu\text{g O}_2 \times \text{cm}^{-2} \times \text{h}^{-1}$ ermittelt werden, die somit ungefähr 50 % geringer waren als die der Kolonien aus 5 und 10 m Tiefe.

•Respiration

Die Respirationsraten der Kolonien aus 20 und 40 m Tiefe waren signifikant ($p = 0,02$) niedriger ($3 \mu\text{g O}_2 \times \text{cm}^{-2} \times \text{h}^{-1}$) als für die Kolonien aus 5 und 10 m Tiefe ($10 \mu\text{g O}_2 \times \text{cm}^{-2} \times \text{h}^{-1}$).

•Kompensationslichtintensitäten

Die Kompensationslichtintensitäten (I_C) der Kolonien aus 5 m Tiefe ($114 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) waren deutlich höher, als die der Kolonien aus größeren Tiefen (10 bis 40 m). Die I_C -Werte wurden von Kolonien aus 10 und 20 m Tiefe bei $40 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ erreicht, Kolonien aus 40 m Tiefe wiesen schon bei $28 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ein ausgeglichenes Verhältnis zwischen Sauerstoffproduktion und Respiration auf.

• Sättigungslichtintensitäten

Die Sättigungslichtintensitäten (I_K) zwischen 5 und 20 m (im Mittel $137 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) waren nicht verschieden. Eine Verringerung der Sättigungslichtintensität ergab sich erst für Kolonien aus 40 m Tiefe ($64 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (s. Tabelle 8). Dieser Unterschied konnte jedoch auch aufgrund des geringen Probenumfangs aus 40 m ($n = 2$) nicht als signifikant bestätigt werden.

• Photosynthetische Effektivität

Die photosynthetische Effektivität nahm mit der Tiefe zu, wobei Kolonien aus 10 und 20 m eine Effektivität aufwiesen, die deutlich über der lag, die für Kolonien aus 5 m gemessen werden konnten. Die höchste photosynthetische Effektivität wurde erwartungsgemäß für die Kolonien aus 40 m Tiefe bestimmt (s. Tabelle 8). Diese Tendenz war jedoch statistisch nicht signifikant.

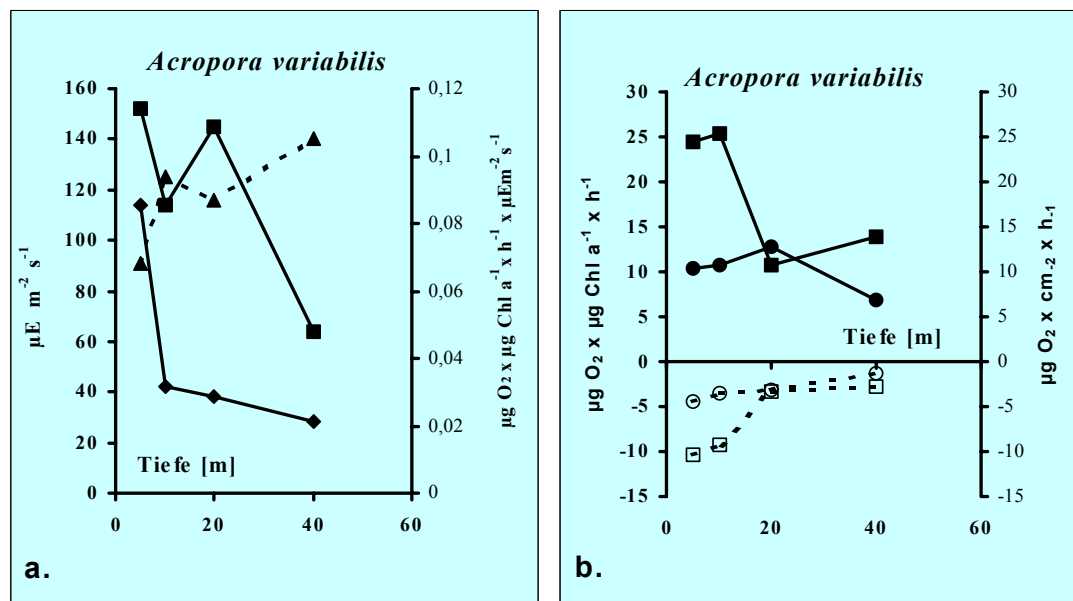


Abbildung 21 a. und b.: Tiefenabhängige Veränderungen der photokinetischen Parameter für *A. variabilis* Kolonien. **a.** ◆ = Kompensationslichtintensität (I_c), ■ = Sättigungslichtintensität (I_K) Bezug = Primärachse ($\mu E m^{-2} s^{-1}$) und ▲ = photosynthetische Effektivität (α) Bezug = Sekundärachse ($\mu g O_2 \times \mu g Chl a^{-1} \times h^{-1} \times \mu E m^{-2} s^{-1}$). **b.** Maximale ● = Bruttophotosynthese und ○ = Respirationen bezogen auf Chl a; Bezug=Primärachse ($\mu g O_2 \times Chl a^{-1} \times h^{-1}$), sowie ■ = Maximale Bruttophotosynthese und □ = Respirationen bezogen auf cm^2 ($\mu g O_2 \times cm^{-2} \times h^{-1}$) Bezug = Sekundärachse.

Stylophora pistillata

• Bruttophotosyntheseraten und Respirationen

Die *S. pistillata* Kolonien aus 5 bis 40 m Wassertiefe zeigten für beide Bezugsgrößen gleiche maximale Bruttophotosyntheseraten ($11,8 \mu g O_2 \times \mu g Chl a^{-1} \times h^{-1}$ bzw. $12,8 \mu g O_2 \times cm^{-2} \times h^{-1}$) und Respirationen ($-4,8 \mu g O_2 \times \mu g Chl a^{-1} \times h^{-1}$ bzw. $-5,3 \mu g O_2 \times cm^{-2} \times h^{-1}$) (s. Abbildung 22 b).

• Kompensationslichtintensität

Die Kompensationslichtintensitäten nahmen ebenso wie die Sättigungslichtintensitäten mit der Tiefe ab (s. Tabelle 8 und Abbildung 22 a). Während in 5 und 10 m Tiefe Kompensationspunkte von $69,5 \mu E m^{-2} s^{-1}$ bestimmt wurden, erreichten Kolonien aus 20 m Tiefe die Kompensationslichtintensität bei $42 \mu E m^{-2} s^{-1}$ ($p = 0,037$). Kolonien aus 40 m Tiefe hatten bei einer Photonenflußdichte von $32 \mu E m^{-2} s^{-1}$ ($p = 0,017$) eine so hohe Photosyntheserate, daß der respiratorische Sauerstoffverbrauch gerade ausgeglichen war. Kolonien aus 40 m Tiefe erreichten verglichen mit solchen aus 5 bis 10 m, bei ca. 50 % niedrigeren Photonenflußdichten den Kompensationspunkt.

- Sättigungslichtintensität

Die Sättigungslichtintensität nahm kontinuierlich ab. Bei *S. pistillata* Kolonien aus 5 m Tiefe war die Photosynthese bei $151 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ und bei Kolonien aus 40 m schon bei $65 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ gesättigt.

- Photosynthetische Effektivität

Die photosynthetische Effektivität wurde mit zunehmender Tiefe signifikant gesteigert ($p = <0,04$). In Wachstumstiefen von 5 bis 20 m lag der Wert für α bei durchschnittlich $0,094 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1} \times \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, während α für *S. pistillata* Kolonien aus 40 m Tiefe $0,193 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1} \times \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ betrug (s. Abbildung 22 a).

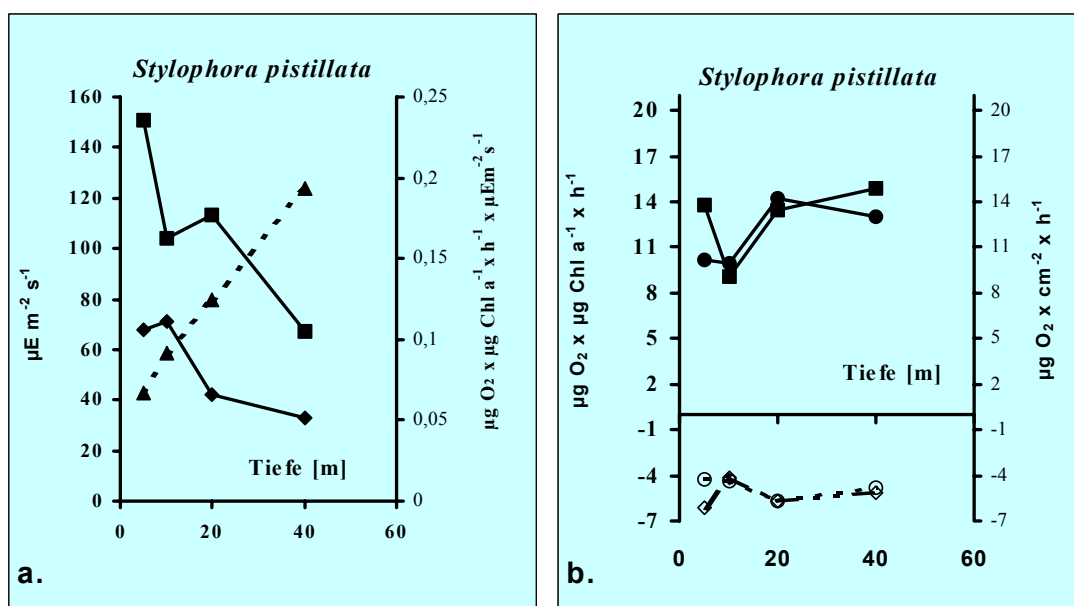


Abbildung 22 a. und b: Darstellung der tiefenabhängigen Veränderungen der photokinetischen Parameter für Kolonien der Steinkorallenart *Stylophora pistillata*. a. ◆ = Kompensationslichtintensität (I_C), ■ = Sättigungslichtintensität (I_K) Bezug = Primärachse ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) und ▲ = photosynthetische Effektivität (α) Bezug = Sekundärachse ($\mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1} \times \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$). b. Maximale ● = Bruttophotosynthese und ○ = Respirationsraten bezogen auf Chl a; Bezug = Primärachse ($\mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$), sowie ■ = maximale Bruttophotosynthese und □ = Respirationsraten bezogen auf cm^2 ($\mu\text{g O}_2 \times \text{cm}^{-2} \times \text{h}^{-1}$) Bezug = Sekundärachse.

Tabelle 8: Photokinetische Parameter ganzer Kolonien der Arten *Mycodium elephantotus*, *Acropora squarrosa*, *Acropora variabilis* und *Stylophora pistillata* aus Tiefen von 5 bis 40 m. Die Daten wurden auf Chl a und die Oberfläche [cm²] bezogen. P_{B max.} = maximale Bruttphotosynthese, R = Respiration, I_C = Kompensationslichtintensität, I_K = Sättigungslichtintensität, α = photosynthetische Effektivität, P/R = photosynthetischer Quotient, n = Anzahl der Wiederholungsmessungen.

Bezugsgröße		[μg O ₂ x μg Chl a ⁻¹ x h ⁻¹]		[μg O ₂ x cm ⁻² x h ⁻¹]		[μEm ⁻² s ⁻¹]		[μg O ₂ x μg Chl a ⁻¹ x μEm ⁻² s ⁻¹]	
Korallenart und Herkunftstiefen [m]	n	P _{B max.}	Respiration	P _{B max.}	Respiration	I _C	I _K	α- Slope	P/ 2R
<i>Mycodium elephantotus</i>									
5 m	6	5,2 (±0,18)	-1,87 (±0,64)	24,5 (±1,1)	-7,4 (±1,3)	34,4 (±1,1)	109 (±19)	0,050 (±0,01)	1,72 (±0,5)
10 m	6	6,7 (±0,47)	-2,16 (±0,39)	26,5 (±2,0)	-8,0 (±2,3)	33,2 (±0,3)	103 (±5,0)	0,065 (±0,01)	1,55 (±0,2)
20 m	5	4,7 (±0,003)	-1,12 (±0,25)	21,8 (±0,5)	-5,3 (±1,0)	20,2 (±0,4)	65 (±5,4)	0,072 (±0,01)	2,03 (±0,2)
40 m	5	6,6 (±2,1)	-1,17 (±0,26)	16,5 (±1,4)	-2,8 (±0,74)	12,2 (±1,0)	61 (±2,1)	0,107 (±0,01)	2,84 (±0,3)
<i>Acropora squarrosa</i>									
5 m	3	27,0 (±0,0)	-5,59 (±1,0)	25,0 (±0,0)	-7,6 (±2,8)	100 (±0,5)	230 (±18,7)	0,066 (±0,02)	1,57 (±0,6)
10 m	3	20,8 (±0,26)	-4,92 (±0,2)	16,5 (±0,2)	-3,1 (±0,50)	50 (±0,7)	214 (±5,2)	0,097 (±0,01)	2,12 (±0,1)
20 m	5	23,5 (±0,67)	-6,69 (±0,44)	20,3 (±0,5)	-5,4 (±1,27)	36,2 (±4,8)	127 (±10,1)	0,185 (±0,02)	1,71 (±0,2)
40 m	4	13,9 (±0,30)	-3,96 (±0,83)	22,0 (±0,5)	-6,2 (±1,03)	18,0 (±1,9)	67 (±4,1)	0,206 (±0,04)	1,70 (±0,2)
<i>Acropora variabilis</i>									
5 m	3	10,4 (±0,959)	-4,38 (±1,2)	24,4 (±2,6)	-10,3 (±1,8)	114 (±7,2)	152 (±1,5)	0,068 (±0,02)	1,09 (±0,1)
10 m	6	10,8 (±0,75)	-3,54 (±0,74)	25,3 (±0,06)	-9,2 (±1,8)	41,9 (±5,7)	114 (±17,7)	0,094 (±0,003)	1,57 (±0,4)
20 m	3	12,7 (±2,2)	-3,20 (±0,99)	10,8 (±3,2)	-3,2 (±0,87)	38,1 (±4,7)	145 (±16,5)	0,087 (±0,01)	1,56 (±0,6)
40 m	2	6,8	-1,32	13,9	-2,5		64	0,105	1,77*
<i>Stylophora pistillata</i>									
5 m	5	10,1 (±0,87)	-4,27 (±0,38)	13,8 (±1,3)	-6,1 (±1,7)	67,7 (±4,1)	151 (±17,9)	0,067 (±0,009)	1,28 (±0,2)
10 m	3	9,9 (±1,8)	-4,41 (±0,46)	9,1 (±1,2)	-4,1 (±0,92)	71,2 (±2,4)	104 (±4,5)	0,092 (±0,02)	1,01 (±0,1)
20 m	3	14,1 (±0,29)	-5,69 (±0,42)	13,4 (±0,33)	-5,7 (±0,27)	42,3 (±1,0)	113 (±7,6)	0,125 (±0,02)	1,32 (±0,1)
40 m	6	13,0 (±0,74)	-4,84 (±1,3)	14,9 (±0,47)	-5,1 (±1,0)	32,6 (±1,3)	67 (±6,2)	0,193 (±0,025)	1,44 (±0,2)

Die nachfolgenden Abbildung 23 (a - h) und Abbildung 24 (a - h) zeigen jeweils im Vergleich die Bruttphotosyntheseraten von Kolonien der Steinkorallenarten *M. elephantotus*, *A. squarrosa*, *A. variabilis* und *S. pistillata*. In den Abbildungen sind

jeweils die Produktionsdaten der untersuchten Korallenarten einer Tiefe gegenübergestellt.

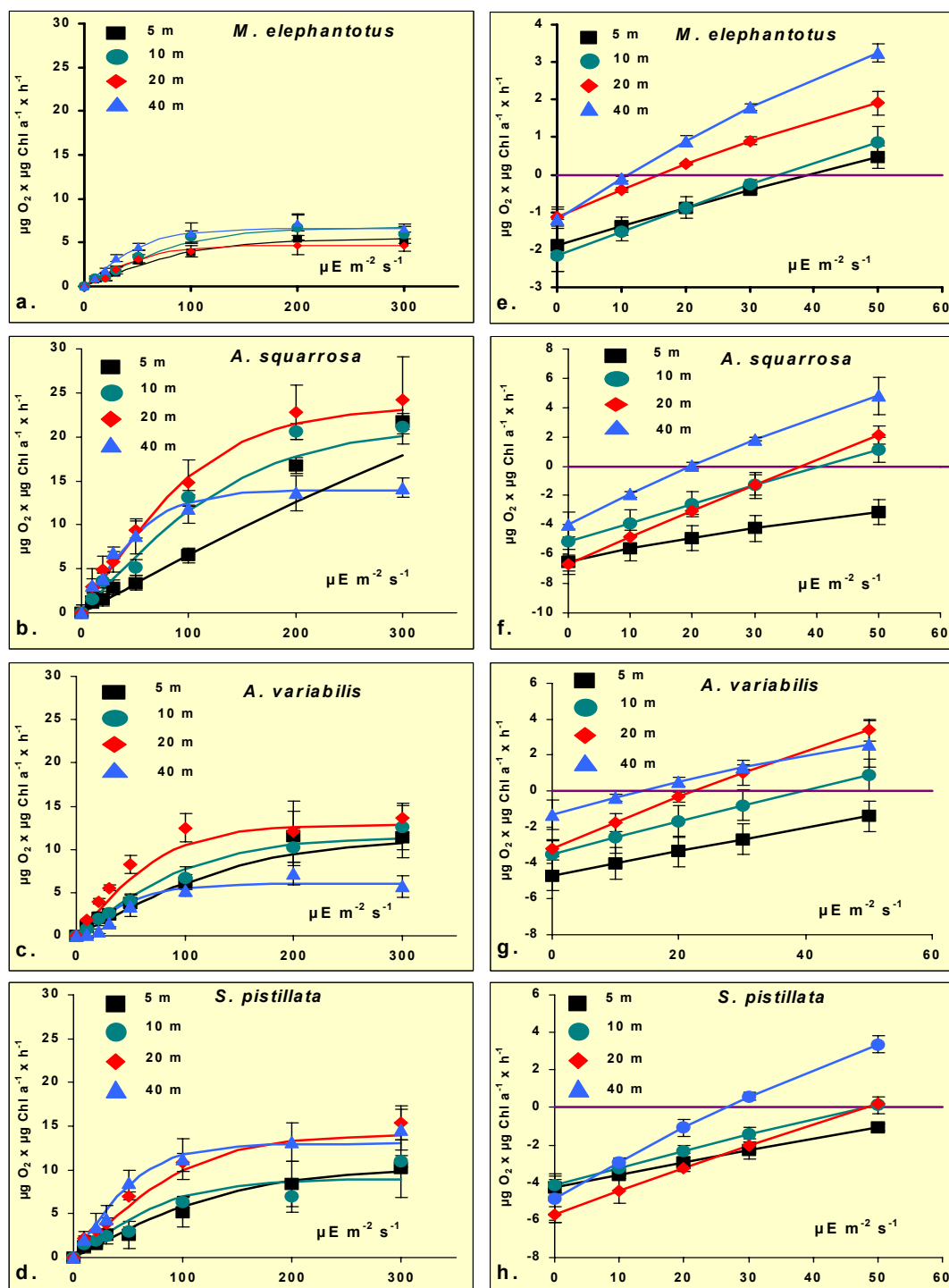


Abbildung 23 a - h: Abhängigkeit der Photosynthese von der Photonenflußdichte. Dargestellt sind die Bruttophotosyntheseraten von Kolonien der Arten *M. elephantotus*, *A. squarrosa*, *A. variabilis* und *S. pistillata*. Als Bezugsgröße diente Chl a. a. - d. P/I Kurven in Abhängigkeit von der Tiefe (5 - 40 m) für a. *M. elephantotus*, b. für *A. squarrosa*, c. für *A. variabilis* und d. für *S. pistillata*. Die Abbildungen e. - h. zeigen Ausschnitte der P/I Kurven im linearen ansteigenden Teil. n = s. Tab. 8.

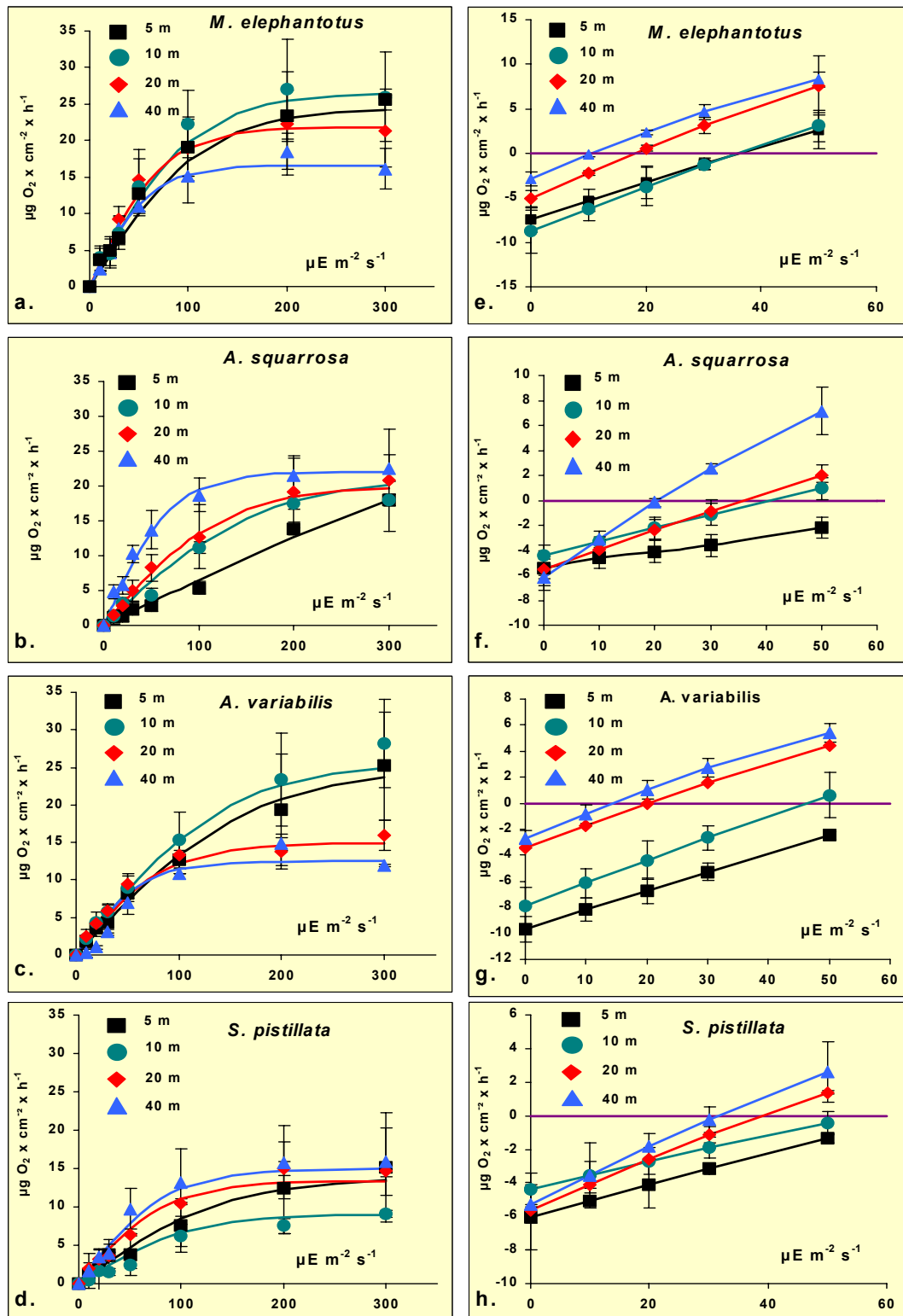


Abbildung 24 a - h: Abhängigkeit der Photosynthese von der Photonenflußdichte. Dargestellt sind die Bruttophotosyntheseraten von Kolonien der Arten *M. elephantotus*, *A. squarrosa*, *A. variabilis* und *S. pistillata*. Als Bezugsgröße diente die Kolonieoberfläche. **a. - d.** P/I Kurven in Abhängigkeit von der Tiefe (5 bis 40 m), **a.** für *M. elephantotus*, **b.** für *A. squarrosa*, **c.** für *A. variabilis* und **d.** für *S. pistillata*. Die Abbildungen **e. - h.** zeigen Ausschnitte der P/I Kurven im linearen ansteigenden Teil. Anzahl der Wiederholungsmessungen (n) s. Tab. 8.

4.8 Versetzungsexperimente mit Kolonien der Art *M. elephantotus*

Die Verpflanzung von sessilen Organismen geht immer mit der Veränderung ökologisch wirksamer Faktoren einher. Die Transplantationsexperimente mit Korallenkolonien von *M. elephantotus*, sollten Hinweise über die Anpassungsfähigkeit der Symbiose, an die mit der Versetzungstiefe veränderten Umweltbedingungen liefern.

4.8.1 Der Einfluß veränderter Photonenflußdichten auf den Pigmentgehalt

Die Pigmentgehalte der Zooxanthellen aus transplantierten Kolonien sind in Tabelle 9 zusammengefaßt.

Durch die Transplantationen ergaben sich weder Veränderungen der Konzentrationen von Chl a und Chl c₂ noch in deren stöchiometrischen Verhältnissen zueinander, im Vergleich zu den Verhältnissen bei Kolonien, die permanent in einer entsprechenden Tiefe wuchsen.

Da für die Zooxanthellen aus *M. elephantotus* Kolonien aus Wachstumstiefen von 5, 10 und 20 m Tiefe keine signifikanten Unterschiede der Peridininkonzentrationen pro Zelle (4,65 µg Perid. x 10⁻⁶ Zoox.) berechnet werden konnten, war zu erwarten, dass sich auch durch die Versetzungsexperimente keine Änderungen der Peridininmenge pro Zelle ergeben. Die Peridininkonzentrationen nahmen jedoch erwartungsgemäß zu bzw. ab entsprechend der Versetzungstiefe, wenn die Transplantation der Kolonie aus 5, 10 und 20 m Tiefe nach 40 m bzw. in umgekehrter Richtung erfolgte, da nur für Kolonien mit einer Wachstumstiefe von 40 m erhöhte Peridininkonzentrationen im Vergleich zu solchen aus 5-20 m gemessen werden konnten, (s. Tabelle 5).

Neben diesen vertikalen Versetzungsexperimenten wurden horizontale Transplantationen durchgeführt. *M. elephantotus* Kolonien wurden von gut illuminierten Standorten (310 µE m⁻² s⁻¹) in 10 m Tiefe für drei Monate an dunklere Standorte (34 µE m⁻² s⁻¹) in der gleichen Tiefe versetzt. Als Folge erhöhte sich der Chl a-Gehalt pro Algenzelle (p = 0,04), während die Chl c₂-Menge pro Algenzelle unverändert blieb (s. Tabelle 9). Daraus resultierte ein im Vergleich zu den Kolonien von hellen Standorten geringerer Quotient aus Chl c₂ zu Chl a (p = 0,04).

Da die Peridininkonzentration pro Algenzelle aus Kolonien des dunkleren Standortes ebenfalls im Vergleich zu den Messungen von Kolonien eines gut belichteten Standortes in 10 m Tiefe unverändert blieb, ergab sich ein geringerer Quotient aus Peridin in zu Chl a (p = 0,007).

Tabelle 9: Der Einfluß veränderter Photonenflußdichten auf den Gehalt von Chlorophyll a (Chl a), Chlorophyll c₂ (Chl c₂) und Peridinin (Perid.) der Zooxanthellen von *Mycedium elephantotus*, sowie die Quotienten von Chl c₂ : Chl a und Peridinin zu Chl a. Die Kolonien wurden für drei Monate aus ihren Ursprungstiefen von 5, 10, 20 und 40 m in die jeweils drei anderen Tiefen versetzt. Als Bezugsgrößen dienten zum einen die Algenzelle und zum anderen die Korallenoberfläche. Standardabweichung, bzw. Medianabweichung bei n<5 (±), Anzahl der Wiederholungsmessungen = n. Zusätzlich erfolgten vertikale Versetzungsexperimente über einen Zeitraum von zwei Wochen, von hellen Standorten in 5 m Tiefe an helle Standorte in 10 m Tiefe. Sowie horizontale Transplantationen von gut beleuchteten Standorten (310 µE m⁻² s⁻¹) in 10 m an schwach beleuchtete Standorte in 10 m Tiefe (34 µE m⁻² s⁻¹). Die grau unterlegten Daten beziehen sich auf die Messungen von Kolonien aus den entsprechenden Ursprungstiefen.

Korallenart und Herkunftstiefe [m]	Versetz- ungstiefe [m]	Pigmentgehalt / 10 ⁶ Zooxanthellen				Pigmentgehalt / cm ²			Quotienten	
		n	µg Chl a	µg Chl c ₂	µg Perid.	µg Chl a	µg Chl c ₂	µg Perid.	Chl c ₂ : Chl a	Perid. : Chl a
<i>Mycedium elephantotus</i>										
	[5m]	[16]	[2,48]	[1,7]	[3,68]	[3,33]	[2,29]	[4,90]	[0,74]	[1,68]
5 m	→ 10 m	7	3,12 (±0,83)	1,89 (±0,36)	4,59 (±1,4)	3,98 (±1,7)	2,32 (±0,81)	4,67 (±0,9)	0,641 (±0,163)	[2,03 (±1,7)
	→20 m	5	2,52 (±0,97)	1,92 (±0,20)	5,44 (±1,0)	1,05 (±0,26)	0,832 (±0,12)	2,25 (±0,59)	0,846 (±0,23)	2,41 (±0,89)
	→40 m	5	3,03 (±1,4)	2,47 (±0,71)	5,74 (±0,43)	3,19 (±1,7)	2,82 (±0,1)	7,16 (±1,7)	0,939 (±0,28)	2,93 (±1,6)
	[10 m]	[18]	[2,69]	[1,47]	[4,49]	[4,07]	[2,41]	[6,81]	[0,58]	[2,21]
10 m	→ 5 m	6	2,93 (±0,85)	2,21 (±0,88)	4,53 (±0,82)	2,49 (±0,75)	1,67 (±0,56)	3,94 (±1,7)	0,756 (±0,22)	1,57 (±0,33)
	→20 m	5	3,40 (±1,6)	1,87 (±0,39)	6,63 (±1,0)	2,09 (±1,37)	1,18 (±0,47)	3,98 (±0,68)	0,668 (±0,26)	2,34 (±1,2)
	→40 m	6	2,95 (±1,72)	1,73 (±0,62)	5,33 (±1,5)	2,43 (±0,83)	1,61 (±0,39)	5,64 (±1,4)	0,672 (±0,19)	2,64 (±1,5)
	[20 m]	[17]	[3,25]	[1,96]	[5,79]	[3,80]	[2,29]	[7,06]	[0,67]	[2,41]
20 m	→ 5 m	6	1,98 (±0,57)	1,43 (±0,20)	4,15 (±1,1)	2,81 (±1,06)	2,14 (±0,46)	5,91 (±1,1)	0,773 (±0,19)	2,45 (±1,1)
	→ 10 m	7	2,88 (±0,83)	2,03 (±0,508)	4,27 (±0,49)	4,23 (±0,70)	3,33 (±1,47)	7,38 (±1,3)	0,745 (±0,25)	2,88 (±2,4)
	→ 40 m	8	2,85 (±1,4)	1,65 (±0,55)	6,13 (±0,38)	3,88 (±2,0)	2,69 (±1,7)	9,22 (±4,4)	0,687 (±0,25)	2,64 (±0,99)
	[40 m]	[18]	[3,08]	[1,81]	[9,22]	[3,62]	[2,01]	[9,64]	[0,62]	[3,24]
40 m	→ 5 m	6	1,35 (±0,60)	1,17 (±0,28)	3,20 (±0,76)	1,35 (±0,47)	1,33 (±0,69)	3,89 (±1,0)	0,922 (±0,16)	3,1 (±1,2)
	→10 m	5	1,37 (±0,23)	1,34 (±0,24)	3,89 (±0,62)	1,99 (±1,69)	1,67 (±1,0)	4,19 (±1,2)	0,996 (±0,18)	2,66 (±0,52)
	→ 20 m	3	2,49 (±0,26)	1,63 (±0,35)	6,59 (±1,53)	5,33 (±0,99)	4,21 (±1,98)	13,47 (±2,93)	0,676 (±0,22)	2,59 (±0,16)
10 m (hell)	→5 m (hell)	2	1,16	1,12	4,78	1,09	1,05	4,43	0,968	4,15
10 m (hell)	Kurzzeit → 10 m (dunkel)	3	4,69 (±0,85)	2,0 (±1,06)	4,24 (±0,89)	13,57 (±4,6)	5,01 (±1,09)	12,06 (±3,6)	0,402 (±0,13)	0,90 (±0,032)

4.8.2 Auswirkung der Transplantationen auf die Gesamtbiomasse und die Zooxanthellen der *Mycedium elephantotus* Kolonien.

Im Hinblick auf den Gesamtproteinanteil pro Flächeneinheit ergaben sich Veränderungen durch die Umsetzung der Kolonien. Wurden die Kolonien aus einer Tiefe von 5 m in Tiefen von 10 bis 40 m versetzt, nahm die Gesamtproteinmenge pro cm² Kolonieoberfläche von 1556 µg Protein x cm⁻² auf 1282 µg Protein x cm⁻² ab. Kolonien, die aus 10 m, 20 m und 40 m in die jeweils anderen Tiefen versetzt wurden, wiesen auch nach dreimonatiger Transplantation noch eine, der Ausgangstiefe

entsprechende Gesamtproteinmenge auf. Eine Ausnahme waren Kolonien, die aus einer Ursprungstiefe von 10 m nach 40 m versetzt wurden. Der Gesamtproteinanteil dieser Kolonien entsprach nach dreimonatiger Umsetzung dem, der Kolonien aus 40 m Tiefe. Die Anzahl der Zooxanthellen pro Oberflächeneinheit (cm^2) verringerte sich, wenn Kolonien aus 5 m Tiefe, bzw. 10 m Tiefe in größere Tiefen gebracht wurden. Während sich die Zooxanthellenzahl der Kolonien, die aus 20 m Tiefe in Bereiche von 10 bzw. 5 m versetzt wurden soweit erhöhte, daß diese den Zooxanthellenzahlen von Kolonien in den entsprechenden Transplantationstiefen entsprach. Wurden Kolonien aus 40 m Tiefe nach 10 oder 5 m umgesetzt, so zeigten die Kolonien auch nach drei Monaten keine veränderten Zooxanthellendichten, im Vergleich zu den Kolonien aus der Ursprungstiefen.

Tabelle 10: Der Einfluß tiefenabhängiger Faktoren auf die Biomasse und die Zooxanthellen der für drei Monate in andere Tiefen transplantierten Kolonien von *M. elephantotus*. μg Protein bezogen auf die Korallenoberfläche, Anzahl der Zooxanthellen pro Oberflächeneinheit, sowie die Durchmesser und Volumen der Zooxanthellen. n= Anzahl der Proben. Die in *[...] Klammern angegebenen Daten beziehen sich auf die Messungen von Kolonien aus den entsprechenden Ursprungstiefen, vergl. Tabelle 4

Korallenart und Herkunftstiefe [m]	Versetzungstiefe [m] [Ursprungstiefe]	n	Zooxanthellen $\times 10^6 \times \text{cm}^{-2}$	μg Protein $\times \text{cm}^{-2}$	Zooxanthellen Durchmesser [μm]	Zooxanthellen Volumen [fl]
<i>Mycedium elephantotus</i>						
	*[5 m]	*[16]	*[1,42]	*[1556]	*[8,91]	*[413]
5 m	→10 m	7	1,18	1270	8,73	375
	→20 m	5	0,854	1321	8,2	297
	→40 m	5	1,23	1258	8,25	302
		*[10 m]	*[18]	*[1,63]	*[1438]	*[9,1]
10 m	→5 m	6	1,15	1473	7,46	243
	→20 m	5	1,35	1625	8,52	354
	→40 m	6	1,23	760	8,46	359
		*[20 m]	*[17]	*[1,08]	*[1460]	*[9,04]
20 m	→5 m	6	1,54	1408	8,4	322
	→10 m	7	1,47	1367	8,56	354
	→40 m	8	1,29	1137	8,1	285
		*[40 m]	*[18]	*[1,09]	*[780]	*[7,92]
40 m	→5 m	6	0,975	691	8,3	313
	→10 m	5	1,02	891	8,6	347
	→20 m	3	1,07	856	8,53	346

4.8.3 Auswirkung der Versetzung von *Mycedium elephantotus* Kolonien auf die photokinetischen Parameter

Bruttophotosynthese- und Respirationsraten

Da die Kolonien aus Herkunftstiefen von 5 bis 40 m keine Änderungen der maximalen Bruttophotosynthese in Abhängigkeit von der Tiefe zeigten, war somit auch keine Anpassung der Photosyntheseraten der transplantierten Kolonien an die jeweilige Versetzungstiefe zu erwarten. Die auf Chl a bezogenen maximalen

Bruttphotosyntheseraten bestätigen dies (s. Abbildung 23 a). Sie unterschieden sich nur in einigen Fällen von den gemessenen $P_{B \text{ max.}}$ -Werten, die für die Kolonien aus den Ursprungstiefen von 5 bis 40 m bestimmt wurden. Für die dreimonatigen Versetzungen von *M. elephantotus* Kolonien aus 5 m Tiefe nach 20 m ($p = 0,038$), sowie im umgekehrten Fall von 20 m nach 5 m ($p = 0,025$) und für die Transplantationen von 40 m nach 5 m ($p = 0,02$) ergaben sich bezogen auf Chl a höhere Photosyntheseraten im Vergleich zu den Messungen an Kolonien aus den Ursprungstiefen.

Respiration

Korallen, die in tiefere Regionen versetzt wurden verringerten ihre Respirationsraten und solche, die aus größeren Tiefen in flachere Bereiche transplantiert wurden, zeigten erhöhte Respirationsraten auf.

Photosynthetische Effektivität (α)

Auch nach dreimonatiger Versetzung der Kolonien fand keine Anpassung der photosynthetischen Effektivität an die neuen Umgebungsbedingungen statt.

Die photosynthetische Effektivität entsprach in vier Fällen der Herkunftstiefe der versetzten Kolonien. Dies traf zu für die Transplantationen von Kolonien aus 20 m nach 5 m, bzw. von 40 m nach 5 m Tiefe, sowie für Versetzungen von 10 m nach 40 m Tiefe und umgekehrt. Die Transplantationen von 5 nach 10 m ergaben geringere Werte für α im Vergleich zu den Messungen mit Kolonien aus den jeweiligen Herkunftstiefen. Die α - Werte für die versetzten Kolonien von 10 nach 5 m waren jedoch gleich ($0,042 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1} \times \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Sättigungslichtintensität

Die Sättigungslichtintensität veränderte sich durch die Versetzung ebenso wie die Respiration. Es fand also eine Anpassung an die jeweilige Versetzungstiefe statt (vergl. Tabelle 8 und Tabelle 11).

Kompensationslichtintensität

In Bezug auf die Kompensationslichtintensität zeigten die versetzten Kolonien wiederum eine Anpassung an die Transplantationstiefe. Kolonien, die aus tieferen Regionen in flachere Bereiche transplantiert wurden, erreichten erst bei höheren Lichtintensitäten ihre Kompensationspunkte. Versetzungen in umgekehrter Richtung führten zu einer Verringerung der Kompensationslichtintensitäten. Die berechneten Kompensationspunkte stimmten nach dreimonatiger Versetzung mit denen überein, die

für Kolonien bestimmt wurden, deren Ursprungstiefe der Transplantationstiefe entsprach (vergl. Tabelle 8 und Tabelle 11). Für die Versetzung von Kolonien aus 5 m in eine Tiefe von 10 m und umgekehrt, sowie für die Versetzung von 20 m nach 5 m ergaben sich höhere Kompensationslichtintensitäten, im Vergleich zu Kolonien, die permanent in 5 m bzw. 10 m wuchsen.

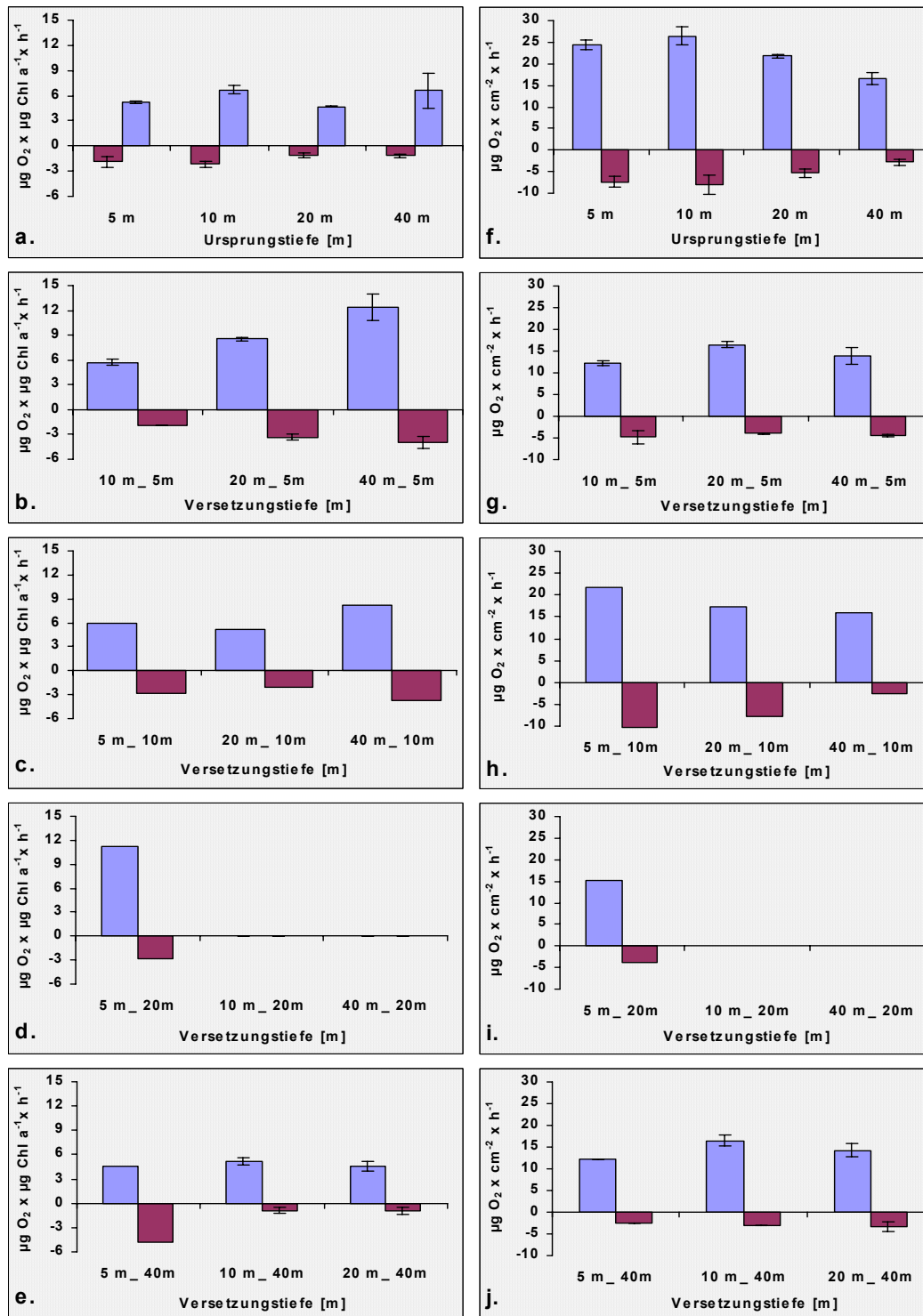


Abbildung 25 a - j.: Dargestellt sind jeweils die maximale Bruttophotosynthese und die Respiration von *M. elephantotus* Kolonien. **a. + f.** Die Angabe erfolgte als Produktion bzw. Verbrauch an Sauerstoff für die Ursprungstiefen und die entsprechenden Transplantationstiefen, wobei zuerst immer die Daten der Herkunftstiefe und dann die der Transplantationstiefe angegeben wurde. **b. + g.** Transplantationen die in eine Tiefe von 5 m erfolgten, **c. + h.** Transplantationen die in eine Tiefe von 10 m erfolgten, **d. + i.** Transplantationen, die in eine Tiefe von 20 m erfolgten und **e. + j.** Transplantationen, die in eine Tiefe von 40 m erfolgten. Als Bezugsgröße diente Chl a (**Abb. a. - e.**), bzw. die Kolonieoberfläche (**Abb. f. - j.**).

Tabelle 11: Der Einfluß der Transplantation auf die photokinetischen Parameter von *M. elephantotus* Kolonien, die aus ihren Ursprungstiefen für drei Monate in größere bzw. geringere Tiefen versetzt worden waren. In der Tabelle ist zuerst die Ursprungstiefe der Kolonie angegeben und nach dem Pfeil die Versetzungstiefe. 10 m → 5 m [K] = kurzzeitige Versetzung für 2 Wochen aus 10 m Tiefe in eine Tiefe von 5 m. 10 m [H] → 10 m [D] = Versetzung von Kolonien von einem Standort mit hohen Photonenflußdichten ($320 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) an einen Standort mit geringen Photonenflußdichten ($34 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$). $P_{B \text{ max.}}$ = maximale Bruttphotosynthese; (I_C) = Kompensationslichtintensität; (I_K) = Sättigungslichtintensität; a-Slope = photosynthetische Effektivität; n = Anzahl der Wiederholungsmessungen, (\pm) = Medianabweichung.

Bezugsgröße		$[\mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}]$		$[\mu\text{g O}_2 \times \text{cm}^{-2} \times \text{h}^{-1}]$		$[\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}]$		$[\mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1} \times \mu\text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}]$
Ursprungstiefe u. Versetzungstiefe der <i>M. elephantotus</i> Kolonien [m]	n	$P_{B \text{ max}}$	Respiration	$P_{B \text{ max.}}$	Respiration	I_C	I_K	a- Slope
5 m → 10 m	2	5,94	-2,86	21,74	-10,32	65,9	141	0,042
5 m → 20 m	2	11,22	-2,77	15,24	-3,83	22,9	74	0,15
5 m → 40 m	2	4,54	-0,821	12,1	-2,46	14,24	66	0,068
10 m → 5 m	3	5,73 ($\pm 0,31$)	-1,95 ($\pm 0,091$)	12,21 ($\pm 0,597$)	-4,86 ($\pm 1,36$)	46,04 ($\pm 0,34$)	136 ($\pm 4,6$)	0,042 ($\pm 0,002$)
10 m → 20 m	—	—	—	—	—	—	—	—
10 m → 40 m	3	5,2 ($\pm 0,405$)	-0,891 ($\pm 0,34$)	16,48 ($\pm 1,2$)	-3,03 ($\pm 0,08$)	16,43 ($\pm 0,66$)	77 ($\pm 11,6$)	0,067 ($\pm 0,033$)
20 m → 5 m	3	8,52 ($\pm 0,25$)	-3,32 ($\pm 0,382$)	16,47 ($\pm 0,69$)	-3,98 ($\pm 0,013$)	34,23 ($\pm 1,32$)	102 ($\pm 13,2$)	0,083 ($\pm 0,013$)
20 m → 10 m	2	5,2	-2,1	17,3	-7,71	46,18	108	0,048
20 m → 40 m	6	4,56 ($\pm 0,59$)	-0,952 ($\pm 0,425$)	14,28 ($\pm 1,5$)	-3,38 ($\pm 1,04$)	12,38 ($\pm 0,63$)	50	0,091 ($\pm 0,041$)
40 m → 5 m	3	12,4 ($\pm 1,6$)	-3,95 ($\pm 0,711$)	13,89 ($\pm 1,82$)	-4,54 ($\pm 0,268$)	35,42 ($\pm 1,5$)	98	0,126 ($\pm 0,03$)
40 m → 10 m	2	8,2	-3,77	15,93	-2,49	38,89	82	0,099
40 m → 20 m	—	—	—	—	—	—	—	—
10 m → 5 m [K]	3	6,94 ($\pm 0,8$)	-2,38 ($\pm 0,85$)	20,52 ($\pm 2,16$)	-6,76 ($\pm 0,56$)	36 ($\pm 0,31$)	102 ($\pm 5,5$)	0,068 ($\pm 0,004$)
10 m [H] → 10 m [D]	3	1,20 ($\pm 0,036$)	-0,490 ($\pm 0,066$)	13,53 ($\pm 0,395$)	-5,96 ($\pm 0,66$)	12,6 ($\pm 0,1$)	23,5 ($\pm 0,7$)	0,051 ($\pm 0,005$)

4.8.4 Veränderung der photokinetischen Parameter bei Kurzzeittransplantationen und horizontalen Transplantationsexperimenten

Neben den Versetzungsexperimenten über einen Zeitraum von drei Monaten, wurden auch kurzzeitige Umsetzungen von Kolonien für zwei Wochen aus 10 m Tiefe nach 5 m durchgeführt. Die Intention dieser Versuche war, festzustellen, ob die Korallen schon nach kurzer Versetzungsdauer Anpassungen an die neuen Bedingungen der jeweiligen Versetzungstiefe zeigen würden. Da sich Kolonien aus Wachstumstiefen von 5 m und 10 m generell nicht in den photokinetischen Parametern unterschieden, entsprach es den Erwartungen, daß hier keine Veränderungen der kurzzeitig transplantierten Kolonien festgestellt werden konnten.

Wurden jedoch horizontale Versetzungsexperimente in der gleichen Tiefe durchgeführt, wobei Kolonien aus 10 m Tiefe von einem hellen Standort ($320 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) an einen dunklen ($34 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) versetzt wurden, konnten Anpassungen der photokinetischen Parameter an die veränderten Umgebungsbedingungen beobachtet werden.

Die Transplantation von Kolonien der Art *M. elephantotus* an einen dunkleren Standort in der gleichen Tiefe, führte zu einer Verminderung der maximalen Bruttophotosynthese von $6,75 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$ auf $1,2 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$. Diese "pigmentbezogene" Verringerung hängt mit der Erhöhung des Chl a Gehaltes pro Algenzelle zusammen,

Die Respirationsraten, der an einen dunkleren Standort versetzten Kolonien wurden reduziert und entsprachen ebenso wie die Kompensationspunkte den Werten, die für Kolonien aus 40 m Tiefe bestimmt wurden. Die Sättigungslichtintensitäten lagen sogar noch unter denen, die für Kolonien mit einer Herkunftstiefe von 40 m bestimmt worden waren.

4.8.5 Die Auswirkung der Versetzung von *Mycedium elephantotus* Kolonien auf die photokinetischen Parameter der isolierten Zooxanthellen.

Die photokinetischen Parameter der aus den transplantierten *M. elephantotus* Kolonien isolierten Zooxanthellen, sind in der nachfolgenden Tabelle 12 aufgeführt. Bei der Betrachtung der Produktionsraten der Versetzungsexperimente zeigte sich, daß die maximalen Photosyntheseraten, in Bezug auf Chlorophyll a, in den meisten Fällen auch nach drei Monaten denen entsprachen, die für isolierte Zooxanthellen aus Kolonien der entsprechenden Herkunftstiefen bestimmt wurden. Für Kolonien aus 5, 10 und 20 m war dies zu erwarten, da für isolierte Zooxanthellen aus Kolonien mit Ursprungstiefen von 5, 10 und 20 m gleich hohe Bruttophotosyntheseraten berechnet wurden. Für die Transplantationen von Kolonien von 5 nach 10 m, 10 nach 20 m und 20 nach 10 m ergaben sich für die symbiontischen Algen geringere Photosyntheseraten im Vergleich mit Zooxanthellen, deren Wirtskorallen permanent in 5, 10 bzw. 20 m wuchsen. Zooxanthellen, die aus Kolonien isoliert wurden, die aus 5, 10 und 20 m Tiefe nach 40 m versetzt wurden, hatten nach der Transplantation im Vergleich zu den Herkunftstiefen unveränderte Bruttophotosyntheseraten. Für Zooxanthellen der Kolonien, die aus 40 m nach 5 m versetzt wurden, entsprachen die Photosyntheseraten nach drei Monaten der Versetzungstiefe. Die Transplantation von Kolonien aus 40 m nach 10 m ergab Photosyntheseraten der isolierten Zooxanthellen ($4,8 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$), die geringer waren als die der Ursprungstiefe ($5,5 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$), jedoch höher als die der Versetzungstiefe ($3,2 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$).

Für die Vergleiche der Bruttophotosyntheseraten, die auf die Zooxanthellenanzahl bezogen wurden, erhöhte sich in fast allen Fällen für die Zooxanthellen aus den transplantierten Kolonien die Bruttophotosyntheseleistung. Dieser Anstieg war un-

abhängig von der Herkunftstiefe und der Transplantationstiefe. Ausnahmen zeigten sich nur für Zooxanthellen, die aus Kolonien isoliert wurden, die aus 5 m Tiefe nach 10 m versetzt wurden. Die Photosyntheseraten der versetzten Kolonien waren signifikant ($p = 0,013$) geringer ($5,1 \mu\text{g O}_2 \times 10^{-6} \text{Zoox.} \times \text{h}^{-1}$) im Vergleich zur Ursprungstiefe ($6,6 \mu\text{g O}_2 \times 10^{-6} \text{Zoox.} \times \text{h}^{-1}$). Zooxanthellen, die aus Kolonien isoliert wurden, die von 20 m nach 10 m versetzt worden waren, wiesen im Vergleich zur Herkunftstiefe unveränderte $P_{B \text{ max.}}$ -Werte auf (s. Tabelle 12).

Erwartungsgemäß wurden keine signifikanten Unterschiede der Respirationsraten, unabhängig von der Ursprungstiefe und der Transplantationsrichtung bestimmt, da auch die Respirationsraten der Zooxanthellen aus Kolonien mit Herkunftstiefen von 5, 10, 20 und 40 m keine signifikant verschiedenen Respirationsraten aufwiesen. Dies gilt sowohl für den Bezug auf Chl a, als auch für die Berechnung pro Algenzelle. Die Respirationsraten der isolierten Zooxanthellen waren jedoch nach dreimonatiger Versetzung der Wirtskolonien in jedem Fall höher als die Respirationsraten der Zooxanthellen aus den Ursprungstiefen, wenn die Algenzahl als Berechnungsgrundlage diente.

Zooxanthellen, die aus den versetzten Kolonien isoliert wurden, hatten tendenziell einen erhöhten Kompensationspunkt, unabhängig aus welcher Ursprungstiefe die Kolonien stammten und in welche Tiefe sie umgesetzt wurden.

Die Werte für die Lichtsättigungspunkte entsprachen nach drei Monaten denen der jeweiligen Versetzungstiefe, während Alpha "intermediäre Werte" annahm, die jeweils zwischen den Alpha-Werten der Herkunftstiefen und der Versetzungstiefen lagen.

Tabelle 12: Photokinetische Parameter von isolierten Zooxanthellen, die aus dem Gewebe von *M. elephantotus* Kolonien präpariert wurden. Die Kolonien waren aus ihren Ursprungstiefen in größere bzw. geringere Tiefen versetzt worden. In der Tabelle ist zuerst die durch *gekennzeichnete Ursprungstiefe der Kolonie angegeben und nach dem Pfeil die Versetzungstiefe. Die Daten aus den Ursprungstiefen sind durch **markiert (s. Tab. 6). $P_{B\ max}$ = maximale Bruttophotosynthese, R = Respiration, I_C = Kompensationslichtintensität, I_K = Sättigungslichtintensität, α = photosynthetische Effektivität [$\mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1} \times \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$], n = Anzahl der Wiederholungsmessungen. Die Versetzung erfolgte für drei Monate.

Isolierte Zooxanthellen aus transplantierten <i>M. elephantotus</i> Kolonien	n	$\mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$		$\mu\text{g O}_2 \times 10^{-6} \text{ Zoox.} \times \text{h}^{-1}$		$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$		
		$P_{B\ max}$	Respiration	$P_{B\ max}$	Respiration	I_C	I_K	Alpha - slope
**5 m	10	2,45 (±0,37)	-0,806 (±0,17)	5,69 (±1,1)	-1,82 (±0,3)	14,5 (±1,7)	42 (±2,4)	0,058 (±0,01)
*5 m → 10 m	5	1,13 (±0,12)	-0,64 (±0,32)	5,1 (±0,20)	-2,62 (±0,38)	21,8 (±1,5)	34 (±5,1)	0,033 (±0,007)
*5 m → 20 m	6	2,78 (±0,47)	0,69 (±0,34)	9,9 (±0,80)	-3,12 (±0,59)	8,4 (±0,27)	47 (±3,6)	0,059 (±0,014)
*5 m → 40 m	5	2,64 (±0,39)	-0,85 (±0,43)	7,9 (±0,74)	-2,67 (±0,37)	6,3 (±0,66)	29 (±2,4)	0,091 (±0,013)
**10 m	8	3,28 (±0,24)	-0,839 (± 0,17)	6,8 (±0,66)	-1,76 (± 0,48)	11,5 (± 0,68)	43 (± 7,8)	0,075 (± 0,012)
*10 m → 5 m	5	2,48 (±0,15)	-0,68 (±0,31)	8,2 (±0,14)	-2,8 (±0,13)	9,9 (±2,06)	23 (±1,3)	0,105 (±0,007)
*10 m → 20 m	6	1,92 (±0,11)	-0,46 (±0,14)	8,2 (±0,15)	-2,5 (±0,35)	8,1 (±0,55)	44 (±4,1)	0,043 (±0,006)
*10 m → 40 m	4	2,53 (±0,36)	-0,52 (±0,09)	9,8 (±0,80)	-2,38 (±0,14)	7,62 (±0,02)	53 (±0,4)	0,047 (±0,004)
**20 m	7	3,83 (± 0,12)	-0,94 (± 0,15)	7,42 (± 0,49)	-1,9 (± 0,21)	10,5 (± 0,49)	41 (± 5,2)	0,096 (± 0,023)
*20 m → 5 m	6	3,78 (±0,34)	-2,2 (±1,24)	8,8 (±0,50)	-4,28 (±1,65)	15,9 (±4,3)	54 (±6,2)	0,07 (±0,017)
*20 m → 10 m	5	1,74 (±0,13)	-1,03 (±0,49)	7,5 (±0,25)	-4,48 (±0,16)	23,3 (±2,2)	35 (±4,3)	0,049 (±0,007)
*20 m → 40 m	6	2,69 (±0,06)	-0,66 (±0,34)	8,8 (±0,50)	-2,27 (±0,19)	9,0 (±0,7)	30 (±3,8)	0,056 (±0,024)
**40 m	10	5,48 (± 0,26)	-0,898 (± 0,12)	9,65 (± 1,9)	-1,55 (± 0,06)	5,0 (± 0,63)	30 (±2,62)	0,18 (±0,02)
*40 m → 5 m	5	3,4 (±0,4)	-0,59 (±0,36)	8,6 (±0,86)	-1,34 (±0,16)	10,2 (±2,04)	49 (±11,6)	0,069 (±0,008)
*40 m → 10 m	5	4,83 (±0,12)	-0,82 (±0,56)	9,0 (±1,02)	-1,63 (±0,7)	7,04 (±0,28)	51 (±3,2)	0,093 (±0,018)

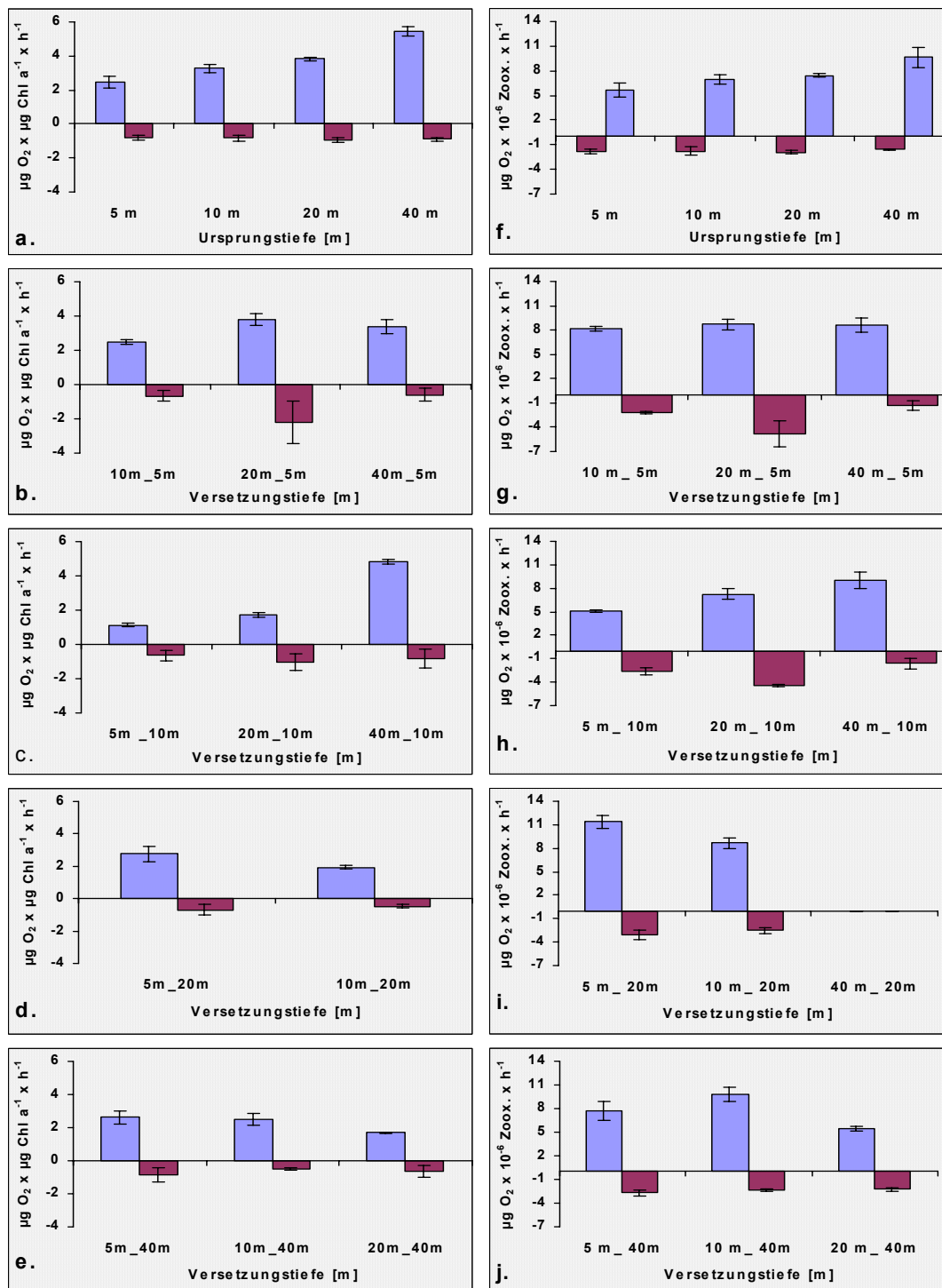


Abbildung 26 a. - j.: Dargestellt sind jeweils die maximale Bruttophotosynthese und die Respiration von Zooxanthellen, die aus *M. elephantotus* Kolonien isoliert wurden. Die Angabe erfolgte als Produktion bzw. Verbrauch an Sauerstoff **a. + f.** für die Ursprungstiefen und die entsprechenden Transplantationen, wobei zuerst immer die Herkunftstiefe und dann die Transplantationstiefe angegeben wurde. **b. + g.** Transplantationen die in eine Tiefe von 5 m erfolgten, **c. + h.** Transplantationen die in eine Tiefe von 10 m erfolgten, **d. + i.** Transplantationen die in eine Tiefe von 20 m erfolgten, **e. + j.** Transplantationen die in eine Tiefe von 40 m erfolgten. Als Bezugsgröße diente Chl a Abb. **a. bis e.**, bzw. 10^6 Zooxanthellen Abb. **f. bis j.**

4.9 Der Einfluß der Strahlung auf den täglichen und annuellen Energiehaushalt von vier Steinkorallenarten aus dem Golf von Aqaba

Um die täglichen Photosyntheseraten der verschiedenen Korallenarten in Abhängigkeit von der Tiefe bestimmen zu können, wurden die im Tagesgang für die Tiefen 5, 10, 20 und 40 m bestimmten Unterwasser-Lichtkurven in Minutenintervalle unterteilt. Die Nettophotosyntheseraten wurden zu jeder Lichtintensität über die hyperbole Tangensfunktionsgleichung für die entsprechende Korallenart in Abhängigkeit von der Tiefe berechnet. Die Summe der Produktionsraten ergab die integrierte tägliche Nettophotosyntheserate. Die tägliche Bruttophotosyntheserate ergab sich aus der Nettophotosynthese und den Mittelwerten der Respiration, über die gleiche Anzahl von Stunden, über die, die täglichen Produktionsraten erhoben wurden (Davis, 1991). Da im Untersuchungsgebiet in Aqaba (29°30'N) deutliche jahreszeitliche Änderungen in der Photoneneinstrahlung zu messen waren (s. Abbildung 9), wurden die Berechnungen der täglichen Produktionsraten vergleichend für die Wintermonate mit Tageslängen von 9 Stunden, mit einer mittleren Oberflächeneinstrahlung von $1400 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und die Sommermonate mit Tageslängen von 13 Stunden mit einer durchschnittlichen Oberflächeneinstrahlung von $1800 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durchgeführt. Die berechneten täglichen Bruttophotosyntheseraten wurden in Energieeinheiten umgerechnet, unter der Annahme, daß das Hauptprodukt der CO_2 -Fixierung Lipide sind und der Stoffwechselweg Glyceraldehyd 3-Phosphat zu Glycerol und nicht zu Glucose verläuft (Davis, 1991). Die Produktion von 3 mol O_2 führt dann zur Bildung von 1 mol Glyceraldehyd 3-Phosphat mit einer freien Energie von $350,4 \text{ Kcal. mol}^{-1}$ bzw. $-1467 \text{ KJ mol}^{-1}$ (Bassham & Buchanan, 1982). Die O_2 -Aufnahmeraten wurden ebenso in Energieäquivalente umgerechnet, unter Benutzung des Joule-Äquivalents von Sauerstoff ($1963 \text{ J x mol}^{-1}$), unter der Annahme, daß Lipide das Substrat der Respiration waren (Elliot u. Davison, 1975). Die für die Kalkulation des photosynthetischen Beitrages zur Deckung des Energiebedarfs der Korallen wichtigen metabolischen Quotienten wurden nach Gattuso et al. (1988) berechnet. Die Berechnung der prozentualen Anteile des photosynthetisch gebildeten Kohlenstoffs, die an den Wirt transferiert wurden (CZAR = contribution of translocated zooxanthellae carbon to animal daily respiration), erfolgte nach der Methode von Muscatine (1980). Die Ergebnisse dieser Berechnungen sind in Tabelle 13 und Tabelle 14 angegeben.

Tabelle 13: Integrierte tägliche Photosynthese- und Respirationsraten für vier Steinkorallenarten in Abhängigkeit von der Tiefe in den **Wintermonaten** (Jan. - März) im Golf von Aqaba. Als Bezugsgröße für die Produktions- u. Respirationsraten diente Chlorophyll a. Die Berechnungen erfolgten für die im Winter in Tiefen von 5, 10, 20 und 40 m im Tagesgang bestimmten Lichtintensitäten, bei einer Tageslänge von 9 h; tägliche Bruttophotosyntheseraten = P_{Bd} (9 h), Respiration pro Tag = R_d (9 h); Respiration über 24 h = R_{24} , Anzahl der Messungen (n); (\pm) = Medianabweichung; **CZAR** = **C**ontribution of translocated **Z**ooxanthellae carbon to **a**nimal **d**aily **r**espiration. C Prod. = tägliche Kohlenstoffassimilation, C Verbr. = tägl. respiratorischer Bedarf an organ. Kohlenstoffverbindungen.

Korallenart und Wachstumstiefe [m]	n	P_{Bd} [$\mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{d}^{-1}$]	Energie- einheiten P_{Bd} [$\text{J} \times \text{d}^{-1}$]	C Prod. $\mu\text{g C} \times \text{d}^{-1} \times \mu\text{g Chl a}^{-1}$.	Energie- einheiten R_d [$\text{J} \times \text{d}^{-1}$]	C Verbr. $\mu\text{g C} \times \text{d}^{-1} \times \mu\text{g Chl a}^{-1}$.	R_d [$\mu\text{g O}_2 \times \text{d}^{-1} \times \mu\text{g Chl a}^{-1}$]	P_{Bd}/R_{24}	CZAR %
<i>M. elephantotus</i>									
5 m	6	52 (± 12)	0,8 ($\pm 0,2$)	18,8 ($\pm 4,4$)	-0,76 ($\pm 0,1$)	22 ($\pm 3,9$)	20,6 ($\pm 3,8$)	0,94 ($\pm 0,2$)	71 ($\pm 15,6$)
10 m	6	53 (± 6)	0,81 ($\pm 0,1$)	18,8 ($\pm 2,2$)	-0,76 ($\pm 0,1$)	22 ($\pm 2,2$)	20,9 ($\pm 2,1$)	0,95 ($\pm 0,1$)	70 ($\pm 6,3$)
20 m	5	34 (± 5)	0,52 ($\pm 0,1$)	16,0 ($\pm 2,2$)	-0,37 ($\pm 0,1$)	8,0 ($\pm 1,8$)	10,0 ($\pm 2,2$)	1,3 ($\pm 0,2$)	96 ($\pm 17,4$)
40 m	5	32 (± 4)	0,48 ($\pm 0,1$)	13,4 ($\pm 2,0$)	-0,39 ($\pm 0,1$)	9,4 ($\pm 2,1$)	10,6 ($\pm 2,4$)	1,1 ($\pm 0,1$)	85 ($\pm 7,6$)
<i>A. squarrosa</i>									
5 m	3	177 (± 5)	2,7 ($\pm 0,1$)	86,0 ($\pm 2,3$)	-1,84 ($\pm 0,3$)	38 ($\pm 6,9$)	50,4 ($\pm 9,0$)	1,4 ($\pm 0,2$)	100 ($\pm 17,6$)
10 m	3	115 (± 14)	1,8 ($\pm 0,2$)	43,5 ($\pm 5,0$)	-1,56 ($\pm 0,1$)	42 ($\pm 3,8$)	42,8 ($\pm 3,9$)	1,1 ($\pm 0,05$)	74 ($\pm 4,0$)
20 m	5	140 (± 10)	2,1 ($\pm 0,2$)	46,0 ($\pm 3,3$)	-2,2 ($\pm 0,1$)	69 ($\pm 4,5$)	60,2 ($\pm 3,9$)	0,88 ($\pm 0,07$)	63 ($\pm 10,7$)
40 m	4	75 (± 6)	1,1 ($\pm 0,1$)	20,2 ($\pm 1,6$)	-1,43 ($\pm 0,2$)	54 ($\pm 7,7$)	38,9 ($\pm 5,0$)	0,73 ($\pm 0,05$)	41 ($\pm 6,5$)
<i>A. variabilis</i>									
5 m	3	93 (± 16)	1,4 ($\pm 0,2$)	30,3 ($\pm 5,1$)	-1,51 ($\pm 0,2$)	48 ($\pm 6,0$)	41,2 ($\pm 5,2$)	0,85 ($\pm 0,1$)	61 ($\pm 10,8$)
10 m	6	92 (± 10)	1,4 ($\pm 0,2$)	34,5 ($\pm 4,0$)	-1,27 ($\pm 0,1$)	35 ($\pm 3,1$)	34,6 ($\pm 3,1$)	1,0 ($\pm 0,06$)	71 ($\pm 5,0$)
20 m	3	71 (± 8)	1,1 ($\pm 0,1$)	23,0 ($\pm 2,6$)	-1,1 ($\pm 0,3$)	34 (± 10)	30,2 ($\pm 8,8$)	0,93 ($\pm 0,18$)	76 ($\pm 11,5$)
40 m	2	32 (± 3)	0,5 ($\pm 0,1$)	12,3 ($\pm 1,4$)	-0,4 ($\pm 0,02$)	12 ($\pm 0,5$)	11,9 ($\pm 0,6$)	1,0 ($\pm 0,07$)	75 ($\pm 6,4$)
<i>S. pistillata</i>									
5 m	6	78 (± 6)	1,2 ($\pm 0,3$)	25,2 ($\pm 6,3$)	-1,28 ($\pm 0,3$)	41 (± 10)	39,5 ($\pm 4,4$)	0,88 ($\pm 0,17$)	60 ($\pm 16,4$)
10 m	3	80 (± 3)	1,2 ($\pm 0,1$)	22,9 ($\pm 1,0$)	-1,45 ($\pm 0,2$)	52 ($\pm 5,4$)	39,7 ($\pm 4,1$)	0,77 ($\pm 0,09$)	51 ($\pm 8,4$)
20 m	3	105 (± 6)	1,6 ($\pm 0,1$)	2,09 ($\pm 1,8$)	-1,96 ($\pm 0,2$)	73 ($\pm 5,2$)	53,6 ($\pm 3,8$)	0,74 ($\pm 5,2$)	51 ($\pm 0,9$)
40 m	6	85 ($\pm 0,6$)	1,2 ($\pm 0,2$)	20,7 ($\pm 4,0$)	-1,59 ($\pm 0,4$)	59 (± 16)	52,7 ($\pm 3,8$)	0,66 ($\pm 0,07$)	45 ($\pm 6,4$)

Tabelle 14: Integrierte tägliche Photosynthese- und Respirationsraten für vier Steinkorallenarten in Abhängigkeit von der Tiefe in den **Sommermonaten** (Juli-September) im Golf von Aqaba. Als Bezugsgröße für die Produktions- u. Respirationsraten diente Chlorophyll a. Die Berechnungen erfolgten für die im Winter in Tiefen von 5, 10, 20 und 40 m im Tagesgang bestimmten Lichtintensitäten, bei einer Tageslänge von 13 h; tägliche Bruttphotosyntheseraten = P_{Bd} (13 h), Respiration pro Tag = R_d (13 h); Respiration über 24 h = R_{24} , Anzahl der Messungen (n); (\pm) = Medianabweichung; **CZAR** = **C**ontribution of **Z**oosynthetized **A**nimal **R**espiration. C Prod. = tägliche Kohlenstoffbildung, C Verbr. = tägl. respiratorischer Bedarf an Kohlenstoff.

Korallenart und Wachstumstiefe [m]	n	P_{Bd} [$\mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{d}^{-1}$]	Energie-einheiten P_{Bd} [$\text{J} \times \text{d}^{-1}$]	C Prod. [$\mu\text{g C} \times \text{d}^{-1} \times \mu\text{g Chl a}^{-1}$]	Energie-einheiten R_d [$\text{J} \times \text{d}^{-1}$]	C Verbr. [$\mu\text{g C} \times \text{d}^{-1} \times \mu\text{g Chl a}^{-1}$]	R_d [$\mu\text{g O}_2 \times \text{d}^{-1} \times \mu\text{g Chl a}^{-1}$]	P_{Bd}/R_{24}	CZAR [%]
<i>M. elephantotus</i>									
5 m	6	68 (± 20)	1,0 ($\pm 0,3$)	39,0 ($\pm 12,0$)	-0,62 ($\pm 0,2$)	11,0 ($\pm 4,1$)	24,9 ($\pm 9,0$)	1,5 ($\pm 0,5$)	127 ($\pm 31,9$)
10 m	6	76,8 (± 9)	1,2 ($\pm 0,1$)	42,0 ($\pm 5,1$)	-0,71 ($\pm 0,1$)	13,0 ($\pm 2,5$)	28,0 ($\pm 5,4$)	1,5 ($\pm 0,3$)	121 ($\pm 20,9$)
20 m	5	50,3 (± 8)	0,77 ($\pm 0,1$)	35,0 ($\pm 5,6$)	-0,37 ($\pm 0,08$)	5,4 ($\pm 1,2$)	14,5 ($\pm 3,2$)	1,9 ($\pm 0,4$)	151 ($\pm 25,6$)
40 m	5	46 ($\pm 6,5$)	0,71 ($\pm 0,1$)	29,0 ($\pm 4,0$)	-0,39 ($\pm 0,09$)	6,4 ($\pm 2,1$)	15,2 ($\pm 3,4$)	1,6 ($\pm 0,1$)	136 ($\pm 11,0$)
<i>A. squarrosa</i>									
5 m	3	292 (± 1)	4,5 ($\pm 0,02$)	210 ($\pm 1,0$)	-2,1 ($\pm 0,07$)	30,0 ($\pm 1,5$)	81,8 ($\pm 2,9$)	1,9 ($\pm 0,06$)	154 ($\pm 4,5$)
10 m	3	177 (± 23)	2,7 ($\pm 0,4$)	103 ($\pm 13,0$)	-1,56 ($\pm 0,1$)	27,4 ($\pm 2,5$)	61,8 ($\pm 5,6$)	1,6 ($\pm 0,08$)	125 ($\pm 6,2$)
20 m	5	211 (± 15)	3,2 ($\pm 0,2$)	104 ($\pm 8,0$)	-2,2 ($\pm 0,1$)	46,0 ($\pm 3,0$)	86,9 ($\pm 5,7$)	1,3 ($\pm 0,1$)	113 ($\pm 13,1$)
40 m	4	109 (± 9)	1,7 ($\pm 0,1$)	118 ($\pm 9,0$)	-1,43 ($\pm 0,2$)	36,0 ($\pm 5,3$)	56,3 ($\pm 8,0$)	1,1 ($\pm 0,07$)	85 ($\pm 5,9$)
<i>A. variabilis</i>									
5 m	3	138 (± 24)	2,1 ($\pm 0,4$)	72,0 ($\pm 12,5$)	-1,5 ($\pm 0,2$)	32,0 ($\pm 4,8$)	59,5 ($\pm 7,4$)	1,27 ($\pm 0,2$)	103 ($\pm 12,9$)
10 m	6	138 (± 15)	2,1 ($\pm 0,2$)	77,0 ($\pm 8,8$)	-1,27 ($\pm 0,1$)	23,0 ($\pm 2,1$)	50,0 ($\pm 4,5$)	1,5 ($\pm 0,09$)	120 ($\pm 7,6$)
20 m	3	107 (± 11)	1,6 ($\pm 0,2$)	53,5 ($\pm 6,0$)	-1,1 ($\pm 0,3$)	22,7 (± 10)	43,6 ($\pm 12,8$)	1,3 ($\pm 0,3$)	119 ($\pm 24,9$)
40 m	2	47 ($\pm 5,3$)	0,7 ($\pm 0,08$)	26,5 ($\pm 3,0$)	-0,43 ($\pm 0,02$)	8,0 ($\pm 0,4$)	17,2 ($\pm 0,8$)	1,5 ($\pm 0,1$)	128 ($\pm 9,3$)
<i>S. pistillata</i>									
5 m	6	122 (± 1)	1,8 ($\pm 0,02$)	57,0 ($\pm 0,7$)	-1,3 ($\pm 0,03$)	28,6 ($\pm 0,7$)	52,3 ($\pm 1,2$)	1,26 ($\pm 0,02$)	107 ($\pm 1,5$)
10 m	3	119 (± 5)	1,8 ($\pm 0,08$)	50,0 ($\pm 2,2$)	-1,5 ($\pm 0,15$)	35,0 ($\pm 3,7$)	57,4 ($\pm 6,0$)	1,1 ($\pm 0,13$)	95 ($\pm 12,5$)
20 m	3	157 (± 10)	2,4 ($\pm 0,15$)	64,7 ($\pm 4,0$)	-1,96 ($\pm 0,1$)	48,8 ($\pm 3,5$)	77,5 ($\pm 5,5$)	1,1 ($\pm 0,02$)	89 ($\pm 3,4$)
40 m	6	123 (± 8)	1,9 ($\pm 0,12$)	45,0 ($\pm 3,0$)	-1,87 ($\pm 0,2$)	54,0 ($\pm 6,2$)	73,9 ($\pm 8,1$)	0,9 ($\pm 0,05$)	77 ($\pm 7,9$)

Alle vier Korallenarten zeigten während der Wintermonate im Vergleich zu den Sommermonaten eine deutliche Abnahme der täglichen Photosyntheseraten und der Energiemengen, die zum Stoffwechsel der Korallen beitragen.

Die tägliche Photosyntheseleistung nahm bei drei der vier untersuchten Korallenarten mit zunehmender Tiefe ab. *M. elephantotus* Kolonien hatten in Tiefen von 5 und 10 m

gleich hohe tägliche Produktionsraten, während die Bruttphotosyntheseraten der Kolonien aus 20 und 40 m Tiefe um 37 % niedriger lagen ($p = 0,009$).

Die täglichen Bruttphotosyntheseraten der *A. squarrosa* Kolonien aus 5, 10 und 20 m betragen im Durchschnitt $144 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{d}^{-1}$ in den Wintermonaten und $226 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{d}^{-1}$ im Sommer. *A. squarrosa* Kolonien aus 40 m Tiefe hatten signifikant ($p = 0,014$) geringere Bruttphotosyntheseraten. Im Vergleich ergaben sich für *A. squarrosa* Kolonien aus 40 m Tiefe in den Sommermonaten Photosyntheseraten, die ein Drittel höher waren als in den Wintermonaten (s. Tabelle 13 u. Tabelle 14).

Für Kolonien der Art *A. variabilis* wurden in 5 m und 10 m Tiefe pigmentbezogen maximale Bruttphotosyntheseraten von $93 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{d}^{-1}$ berechnet, ab 20 m nahmen sie jedoch ab und betragen nur noch $71 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{d}^{-1}$, in 40 m Tiefe reduzierte sich die tägliche Bruttphotosyntheserate auf $32 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{d}^{-1}$. Im Sommer lagen die Produktionswerte in 5 und 10 m Tiefe bei $138 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{d}^{-1}$, in 20 m bei 107 und in 40 m nur noch bei $47 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{d}^{-1}$.

Die *S. pistillata* Kolonien zeigten keine Abnahme der täglichen Bruttphotosyntheseraten zwischen 5 und 40 m. Im Sommer wurden Bruttphotosyntheseraten von $130 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{d}^{-1}$ gemessen, während diese im Winter $87 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{d}^{-1}$ betragen.

Der Quotient aus Produktion und Respiration (s. Tab. 13 und Tab. 14) zeigt an, ob die lichtabhängige Produktion von organischen Komponenten die Respiration der Symbiose übersteigt. Alle untersuchten Arten erreichen während der Sommermonate über das gesamte Tiefenspektrum von 5 bis 40 m, Verhältnisse von täglicher Produktion zur Respiration zwischen 1 und 1,9.

In den Sommermonaten sind demnach alle untersuchten Arten in der Lage über Photoanpassungen und einen tiefenabhängig reduzierten Stoffwechsel, der sich in einer mit zunehmender Tiefe geringer werdenden Respirationsrate zeigt, über das Tiefenspektrum von 10 bis 40 m einen photosynthetischen Quotienten von 1 zu erreichen.

In den Wintermonaten erreichten nur *M. elephantotus* Kolonien aus 20 und 40 m Tiefe, sowie *A. squarrosa* Kolonien aus 5 und 10 m Tiefe photosynthetische Quotienten von 1,2 bzw. 1,3. Für *M. elephantotus* Kolonien aus 5 und 10 m Tiefe wurden photosynthetische Quotienten von 0,95 bestimmt.

Die photosynthetischen Quotienten der *A. squarrosa* Kolonien aus 20 und 40 m betragen 0,82. Die Kolonien von *A. variabilis* und *S. pistillata* wiesen in allen

untersuchten Tiefen gleich hohe photosynthetische Quotienten, von 0,95 bzw. 0,76 auf.

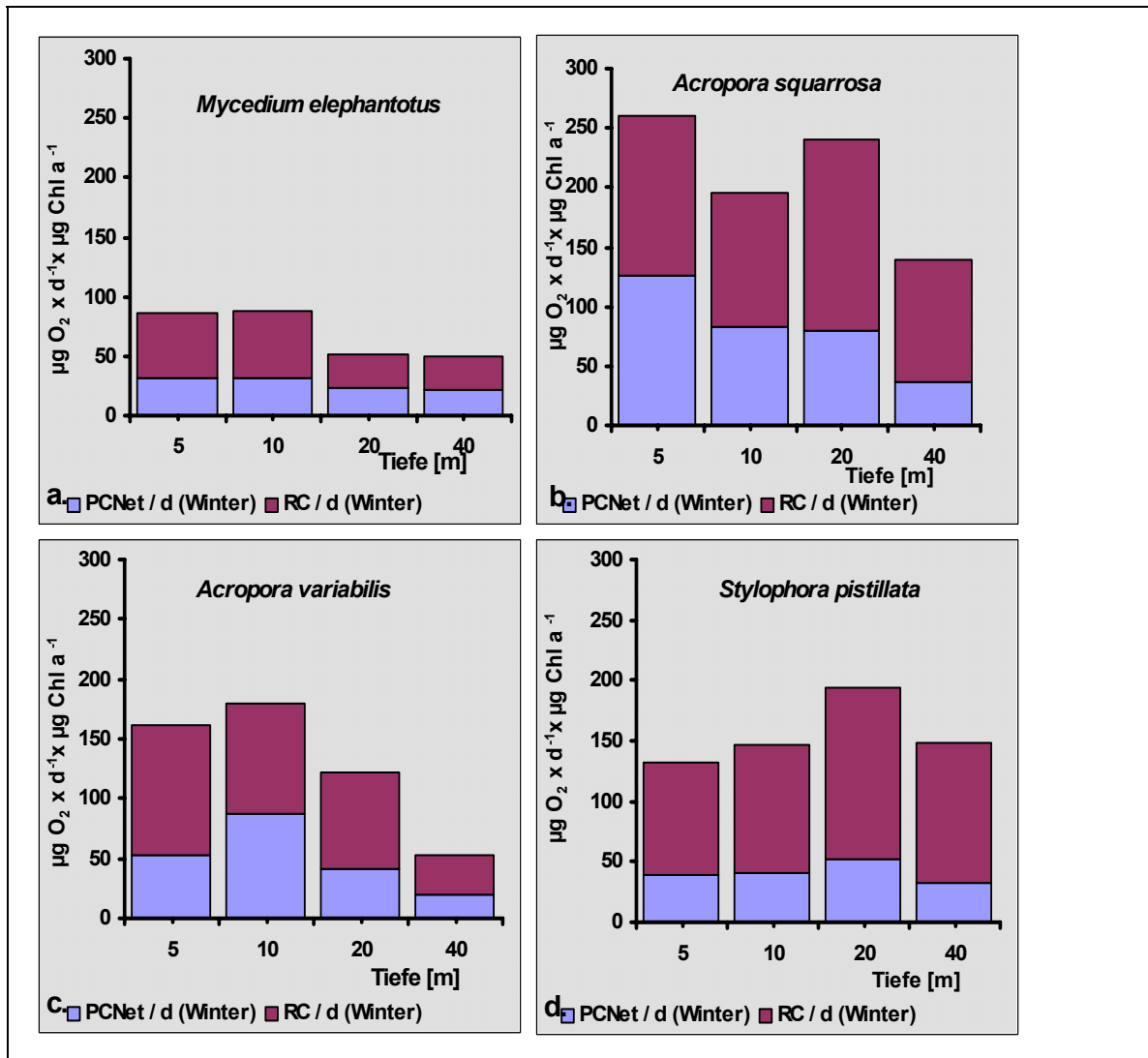


Abbildung 27 a. - d.: Tägliche Bruttophotosyntheseraten und Respirationsraten für vier Steinkorallenarten des Roten Meeres in Abhängigkeit von der Tiefe und der Jahreszeit (Winter: Januar bis März). Dargestellt ist die Summe aus der täglichen Nettophotosynthese (P_{Net}) und der täglichen Respiration (RC_{24h}), wobei sich die Respiration RC aus $R_{\text{Zooxanthellen}} + R_{\text{Wirt}}$ ergibt.

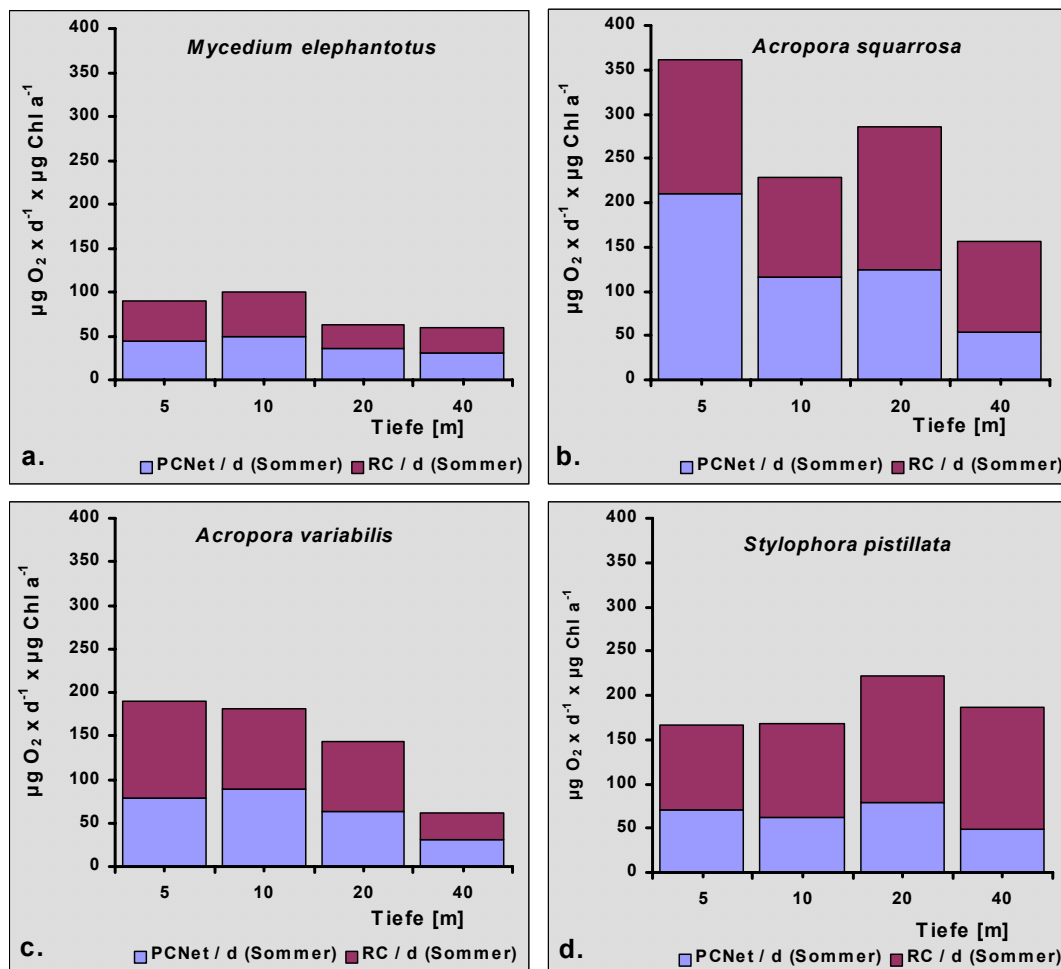


Abbildung 28 a - d.: Tägliche Bruttphotosyntheseraten und Respirationsraten für vier Steinkorallenarten des Roten Meeres in Abhängigkeit von der Tiefe und der Jahreszeit (Sommer Juli bis September). Dargestellt ist die Summe aus der täglichen Nettphotosynthese (P_{CNet}) und der täglichen Respiration (R_{24h}), wobei sich die Respiration RC aus $R_{Zooxanthellen} + R_{Wirt}$ ergibt.

Auch bei der Betrachtung der durch die Photosynthese erzeugten Energiemengen [$J \times d^{-1}$] konnten in den Sommermonaten für alle untersuchten Korallenarten Werte der Energieproduktion bestimmt werden, die über der täglich verbrauchten Energie lagen. In den Wintermonaten ergab sich für Kolonien der Arten *M. elephantotus* und *A. variabilis* in allen Tiefen gerade noch ein Ausgleich zwischen produzierter und verbrauchter Energie. *A. squarrosa* Kolonien aus 5 und 10 m konnten ihren Energiebedarf noch formal über die Photosyntheseleistung ihrer Symbionten decken, während Kolonien aus 20 und 40 m mehr Energie benötigten als über die Photosynthese bereitgestellt werden konnte. *S. pistillata* Kolonien hingegen benötigten in allen Tiefen mehr Energie als durch die Photosynthese geliefert werden konnte (vergl. Tabelle 13 und Tabelle 14).

Diese Abschätzungen lassen jedoch keine Aussage zu, wieviel von der täglich produzierten Energie durch die Wirtskoralle tatsächlich genutzt werden kann. Der energetische Beitrag, den die Zooxanthellen liefern können, ist abhängig von verschiedenen Faktoren, wie der Photonenflußdichte, der Temperatur, der Salinität, der Zooxanthellendichte pro Korallenoberfläche, der Pigmentausstattung der Zooxanthellen und von den Respirationsraten der Korallen (z.B. Jokiel, 1978; Jacques et al., 1983). Um eine genauere Abschätzung des energetischen Beitrages der Zooxanthellen für die Wirtskorallen bestimmen zu können, wurden CZAR-Werte berechnet (Tabelle 13 und Tabelle 14).

Der prozentuale Anteil des täglichen Kohlenstoffbedarfs für die Respiration der Symbiose, konnte in den Wintermonaten (Jan. - März) von 41 % bis zu 100 % gedeckt werden (s. Abbildung 29 a-d). In den Sommermonaten mit höheren Photonenflußdichten und längeren Tagen, wurden CZAR-Anteile zwischen 126 und 80 % ermittelt (s. Abbildung 29 a-d). In den Wintermonaten waren die CZAR-Anteile der untersuchten Steinkorallenarten zwischen 35 und 52 % geringer als in den Sommermonaten. Im Winter waren lediglich *A. squarrosa* Kolonien aus 5 m Tiefe in der Lage, ihren täglichen Kohlenstoffbedarf durch den photoautotrophen Energiegewinn der Zooxanthellen zu decken (s. Abbildung 29 a).

Die *M. elephantotus* Kolonien zeigten eine signifikante Steigerung des CZAR-Anteils mit zunehmender Tiefe. Während die CZAR-Anteile der *M. elephantotus* Kolonien aus 5 und 10 m in den Sommermonaten bei 124 % und in den Wintermonaten bei 70 % lag, erreichten die Kolonien aus 20 und 40 m Tiefe signifikant höhere Deckungsgrade ihres täglichen, respiratorischen Kohlenstoffbedarfs von 143 % in den Sommermonaten und 90 % in den Wintermonaten ($p = 0,0012$) (s. Abbildung 29 a).

Die CZAR-Anteile der *A. squarrosa* Kolonien wurden mit zunehmender Tiefe geringer. Der CZAR-Anteil von Kolonien aus 5 m Tiefe (154 % im Sommer und 100% im Winter) war signifikant größer ($p = 0,021$) als die der Kolonien aus 10 und 20 m Tiefe (119 % im Sommer und 68,5 % im Winter) (Abb. 29 b). Kolonien aus 40 m Tiefe erreichen nur noch einen Deckungsgrad ihres respiratorischen Kohlenstoffbedarfs von 85 % im Sommer und 41 % im Winter, dies lag signifikant unter den CZAR-Anteilen der Kolonien aus 10 und 20 m Tiefe ($p = 0,016$). Die Kolonien der Arten *A. variabilis* und *S. pistillata* veränderten die CZAR-Anteile nicht in Abhängigkeit von der Wachstumstiefe (s. Abbildung 29 c, d).

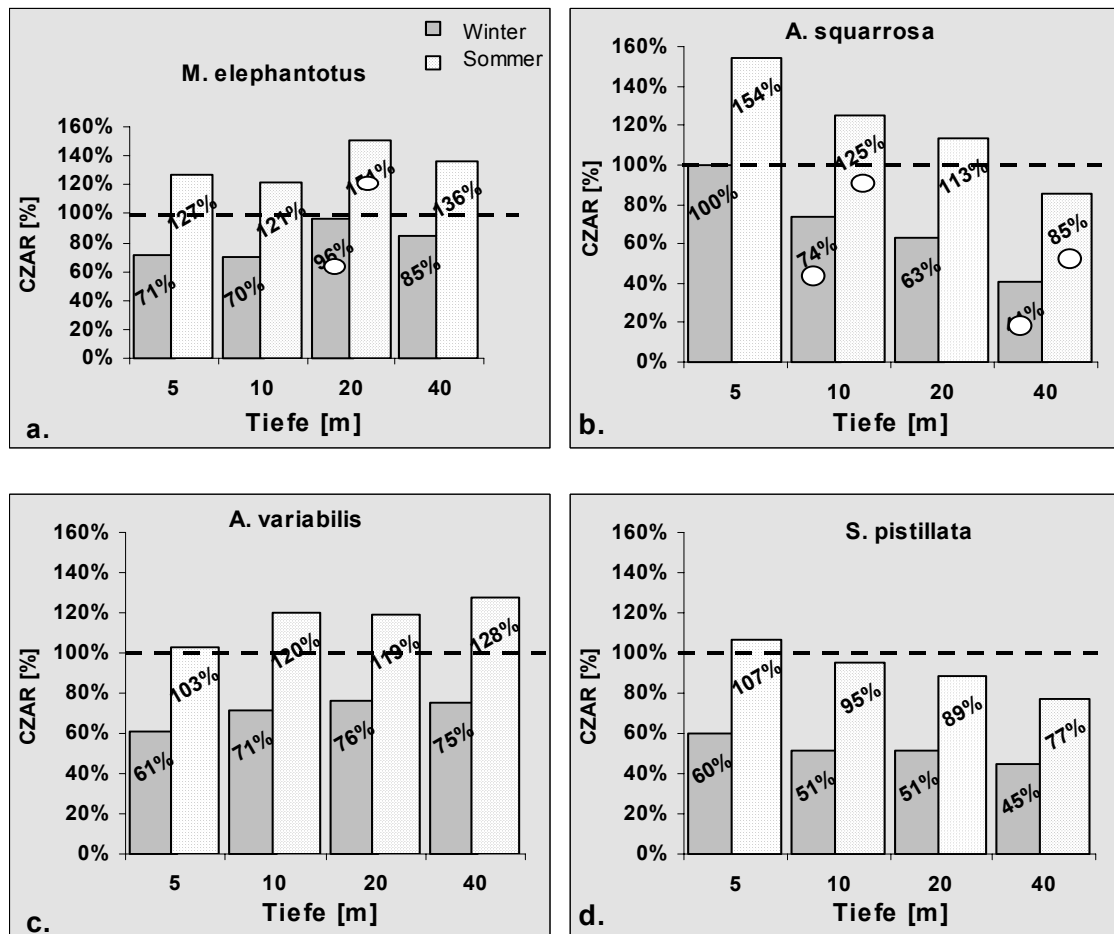


Abbildung 29 a-d: Prozentuale Anteile an Kohlenstoffverbindungen, die von den symbiontischen Algen an die Wirtskorallen transferiert werden können. CZAR = contribution of translocated zooxanthellae carbon to animal daily respiration. Die dunklen Säulen geben jeweils die CZAR - Anteile der Wintermonate wieder, die hellen Säulen zeigen die transferierten Kohlenstoffmengen der Sommermonate. **a.** *M. elephantotus*, **b.** *A. squarrosa*, **c.** *A. variabilis* und **d.** *S. pistillata*. Weiße Punkte kennzeichnen signifikante Veränderungen zur vorhergehenden Tiefenstufe.

4.10 Der Einfluß der Strahlung auf den täglichen und annuellen Energiehaushalt für Nubbins von drei Steinkorallenarten aus dem Golf von Aqaba

Das Verhältnis der täglichen Produktions- und Respirationsraten von Nubbins lag in 5 und 10 m Tiefe sowohl im Sommer als auch im Winter unter 1. Mit zunehmender Wassertiefe stieg der Wert des Quotienten an. In den Sommermonaten war die Respiration der Nubbins ab einer Tiefe von 20 m so reduziert, daß die Anpassungsmechanismen der symbiontischen Algen an die Tiefe dazu beitrugen, um ein gerade ausgeglichenes Verhältnis zwischen Energieverbrauch und Energieeintrag zu erreichen. In den Wintermonaten konnte nur für die Nubbins von *S. pistillata* Kolonien aus 20 m und 40 m Tiefe eine ausreichende Energieversorgung über die

Photosynthese festgestellt werden. Dies stand im Zusammenhang mit einer im Vergleich zu den *Acropora*-Arten geringeren Respirationsrate. Die Anteile des Kohlenstoffs, der von den Zooxanthellen an den Wirt abgegeben wurden, konnten im Winter nur ca. 50 % des täglichen Bedarfs der Nubbins aus 5 und 10 m decken. In Tiefen von 20 und 40 m stieg der Deckungsanteil auf 60 bis 90 %. In den Sommermonaten lag der CZAR-Anteil der Zooxanthellen für Nubbins aus 5 m Tiefe bei 50 % und in 10 m bei 70 %. Der CZAR-Anteil der Nubbins aus 20 m lag zwischen 90 und 100 %. Für Nubbins von Kolonien aus 40 m Tiefe wurden CZAR-Anteile bestimmt, die bei 124 % (*A. squarrosa*) bzw. 133 % (*S. pistillata*) lagen. Die täglichen Photosynthese- und Respirationsraten, sowie deren Umrechnung in Energieäquivalente und die Angaben des CZAR-Anteils wurden in (Tabelle 15 und Tabelle 16) angegeben.

Tabelle 15: Integrierte tägliche Photosynthese- und Respirationsraten von Nubbins in Abhängigkeit von der Tiefe in den **Wintermonaten** (Jan.-März). Die Umrechnung in Energieäquivalente erfolgte für **Nubbins** der drei ästigen Steinkorallenarten. Als Bezugsgröße für die Produktions- u. Respirationsdaten diente Chlorophyll a. Die Berechnungen erfolgten für die im Winter in Tiefen von 5, 10, 20 und 40 m im Tagesgang bestimmten Lichtintensitäten. Nettophotosyntheseraten pro Tag (P_{Nd}), Bruttophotosyntheseraten pro Tag (P_{Bd}), Respiration über 9 h (R_d), Anzahl der Messungen (n). Die Werte in den Klammern () geben die Fehler des Medians an.

Korallenarten Tiefe [m]	n	P_{Nd} [$\mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{d}^{-1}$]	P_{Bd} [$\mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{d}^{-1}$]	Energie- einheiten P_{Bd} [$\text{J} \times \text{d}^{-1}$]	Energie- einheiten R_{24} [$\text{J} \times \text{d}^{-1}$]	R_d [$\mu\text{g O}_2 \times \text{d}^{-1} \times \mu\text{g Chl a}^{-1}$]	P_{Bd}/R_{24}	CZAR [%]
A. squarrosa								
5 m	6	54,4 (31,5)	125,6 (35,9)	1,9 (0,55)	-2,61 (0,5)	71,2 (14,8)	0,67 (0,2)	39 (13,3)
10 m	6	37,2 (9,8)	107,5 (15,6)	1,64 (0,24)	-2,57 (0,3)	70,3 (8,80)	0,57 (0,05)	34 (4,3)
20 m	6	58,6 (19,8)	120,0 (31,8)	1,8 (0,49)	-2,25 (0,6)	61,5 (16,5)	0,74 (0,10)	82 (10,6)
40 m	6	23,2 (5,8)	49,2 (7,8)	0,75 (0,12)	-0,95 (0,1)	26,1 (2,40)	0,71 (0,06)	96 (7,5)
A. variabilis								
5 m	6	42,0 (11,3)	127,7 (17,8)	1,95 (0,27)	-3,14 (0,4)	85,7 (9,80)	0,56 (0,04)	41 (4,0)
10 m	6	55,1 (11,1)	114,7 (10,5)	1,75 (0,16)	-2,18 (0,3)	59,6 (8,90)	0,74 (0,12)	51 (10,6)
20 m	6	38,3 (6,0)	75,3 (20,2)	1,15 (0,31)	-1,35 (0,6)	37,0 (16,1)	0,81 (0,12)	65 (11,2)
S. pistillata								
5 m	5	14,1 (3,0)	60,7 (3,1)	0,93 (0,05)	-1,70 (0,1)	46,5 (3,40)	0,49 (0,03)	41 (3,1)
10 m	5	31,2 (13,4)	78,0 (11,9)	1,19 (0,18)	-1,71 (0,3)	46,8 (8,10)	0,64 (0,15)	56 (14,7)
20 m	9	29,7 (5,0)	46,3 (7,2)	0,71 (0,11)	-0,61 (0,1)	16,6 (3,30)	1,07 (0,13)	82 (11,2)
40 m	6	24,9 (5,0)	35,8 (5,1)	0,55 (0,08)	-0,40 (0,06)	10,9 (1,50)	1,25 (0,23)	93 (18,7)

Tabelle 16: Integrierte tägliche Photosynthese - und Respirationsraten von Nubbins in Abhängigkeit von der Tiefe in den **Sommermonaten** (Juli - Sept.). Die Umrechnung in Energieäquivalente erfolgte für **Nubbins** der drei ästigen Steinkorallenarten. Als Bezugsgröße für die Produktions- u. Respirationsdaten diente Chlorophyll a. Die Berechnungen erfolgten für die im Sommer in Tiefen von 5, 10, 20 und 40 m im Tagesgang bestimmten Lichtintensitäten. Nettophotosyntheseraten pro Tag (P_{Nd}), Bruttophotosyntheseraten pro Tag (P_{Bd}), Respiration über 13 h (R_d), Anzahl der Messungen (n). Die Werte in den Klammern () geben die Fehler des Medians an.

Korallenarten Tiefe [m]	n	P_{Nd} [$\mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{d}^{-1}$]	P_{Bd} [$\mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{d}^{-1}$]	Energie- einheiten P_{Bd} [$\text{J} \times \text{d}^{-1}$]	Energie- einheiten R_{24} [$\text{J} \times \text{d}^{-1}$]	R_d [$\mu\text{g O}_2 \times \text{d}^{-1} \times \mu\text{g Chl a}^{-1}$]	P_{Bd}/R_{24}	CZAR [%]
A. squarrosa								
5 m	6	82,01 (47,4)	184,9 (53,72)	2,82 (0,82)	-2,61 (0,5)	99,6 (37,1)	0,99 (0,25)	56 (19)
10 m	6	56,30 (14,8)	157,9 (23,09)	2,41 (0,35)	-2,57 (0,3)	54,9 (10,3)	0,84 (0,08)	47 (6,5)
20 m	6	88,34 (29,8)	177,2 (47,06)	2,70 (0,72)	-2,25 (0,6)	71,9 (16,7)	1,09 (0,15)	109 (15,7)
40 m	6	34,36 (8,6)	72,0 (11,49)	1,10 (0,18)	-0,95 (0,1)	80,9 (13,4)	1,03 (0,09)	124 (11)
A. variabilis								
5 m	6	63,73 (17,1)	187,5 (26,36)	2,86 (0,40)	-3,14 (0,4)	123,8 (14,2)	0,82 (0,07)	55 (6,1)
10 m	6	82,95 (16,7)	169,1 (15,67)	2,58 (0,24)	-2,18 (0,3)	86,1 (12,9)	1,09 (0,19)	72 (15,7)
20 m	6	57,22 (8,9)	110,6 (29,46)	1,69 (0,45)	-1,35 (0,6)	53,4 (23,3)	1,19 (0,18)	89 (16,5)
S. pistillata								
5 m	5	21,17 (4,50)	88,4 (4,58)	1,35 (0,07)	-1,7 (0,12)	67,2 (4,90)	0,71 (0,05)	51 (4,8)
10 m	5	47,27 (20,36)	114,9 (17,96)	1,75 (0,27)	-1,71 (0,3)	67,6 (11,7)	0,95 (0,2)	74 (22,0)
20 m	9	44,23 (7,37)	68,1 (10,58)	1,04 (0,16)	-0,6 (0,12)	23,9 (4,80)	1,6 (0,2)	117 (16,4)
40 m	6	36,58 (7,30)	52,4 (7,53)	0,80 (0,11)	-0,4 (0,06)	15,8 (2,20)	1,8 (0,34)	133 (27)

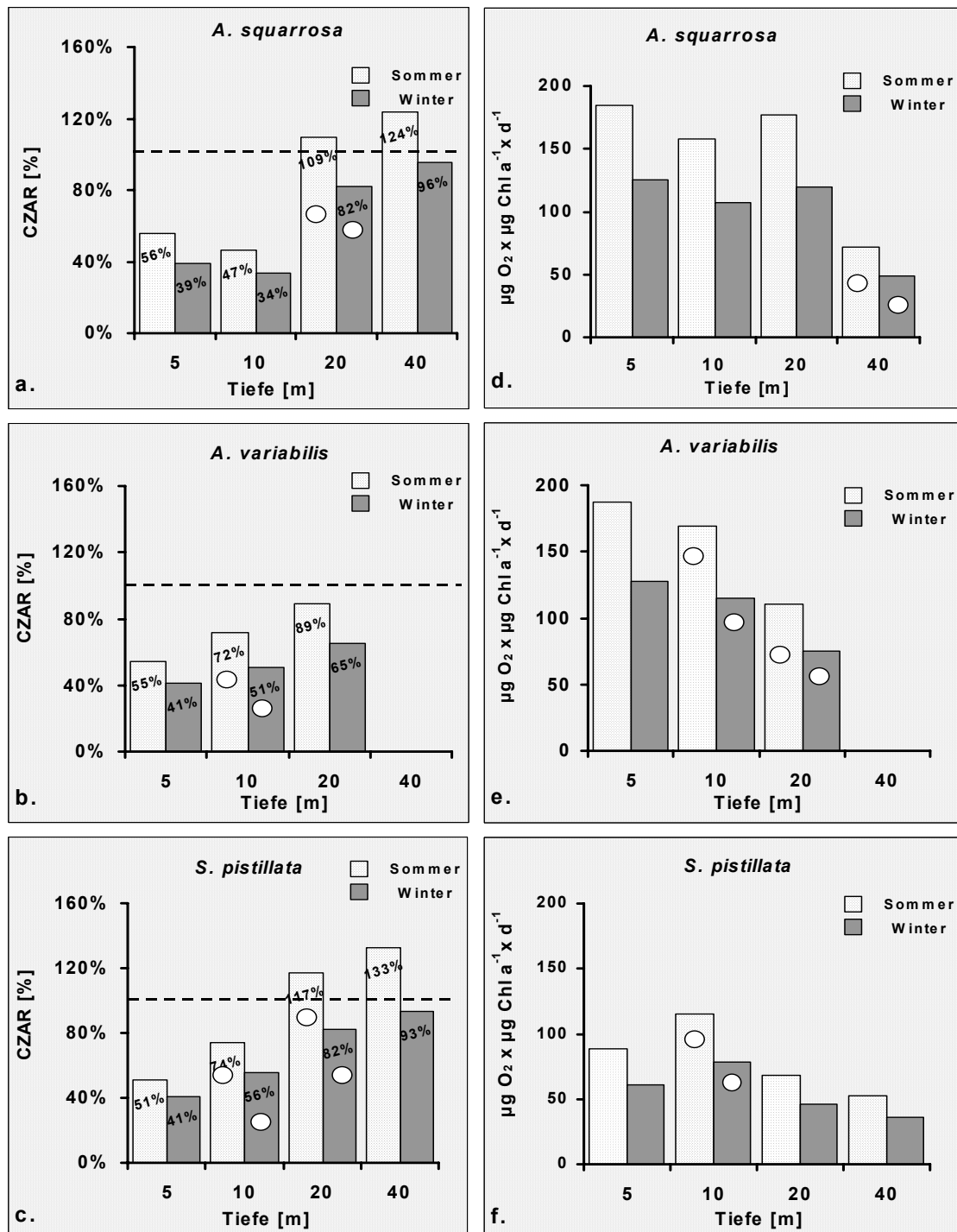


Abbildung 30 a - f.: a. bis c. Prozentuale Anteile des photosynthetisch gebildeten Kohlenstoffs, die an die Wirtskoralle transferiert werden können. CZAR = contribution of translocated zooxanthellae carbon to animal daily respiration. Die hellen Säulen geben jeweils die CZAR-Anteile der Sommermonate wieder, während die dunklen Säulen die transferierte Kohlenstoffmenge der Wintermonate zeigen. a. *A. squarrosa*, b. *A. variabilis*, c. *S. pistillata*. Die mit weißen Punkten markierten Säulen sind jeweils signifikant ($p = 0,05$) verschieden im Vergleich zur vorhergehenden Tiefenstufe. d bis f: Tägliche Bruttophotosyntheserate von Nubbins der Steinkorallenarten d. *A. squarrosa*, e. *A. variabilis* und f. *S. pistillata* in Abhängigkeit von der Tiefe für die Sommermonate Juli - Sept. (helle Säulen) und die Wintermonate Jan. - März (dunkle Säulen).

4.10.1 Tiefenabhängige, tägliche Photosynthese mit Kompensations- bzw. Sättigungslichtintensitäten im Sommer und Winter für vier Steinkorallenarten des Roten Meeres

Für vier zooxanthellate Korallenarten sowie die terminalen Spitzen (Nubbins) der drei ästigen Korallenarten wurden die Zeiten pro Tag bestimmt, in denen die Photosynthese der symbiontischen Algen am Kompensationspunkt, bzw. mit maximaler Leistung verlaufen konnte. Die Zeiten über bzw. am Kompensationspunkt und am Lichtsättigungspunkt wurden aus den UW-Lichttagesgängen (Abbildung 9) in den Tiefen 5, 10, 20 und 40 m für die Sommer und Wintermonate ermittelt.

Tabelle 17: Tiefen- und jahreszeitenabhängige, tägliche Photosynthesezeiten für vier zooxanthellate Steinkorallenarten aus dem Roten Meer, sowie von Nubbins der ästigen Korallenarten. Angegeben sind die Stunden pro Tag, in denen die Zooxanthellen der vier Korallenarten Photosynthese über der Kompensationslichtintensität betreiben können, bzw. in denen sie maximale Photosyntheseraten erreichen. h = Stunde; I_c = Kompensationslichtintensität; I_k = Sättigungslichtintensität.

		Stunden pro Tag über bzw. am Kompensationspunkt (I_c)				Stunden pro Tag über bzw. am Lichtsättigungspunkt (I_k)			
Korallenart	Herkunftstiefe [m]	Winter [h]		Sommer [h]		Winter [h]		Sommer [h]	
		Kolonie	Nubbins	Kolonie	Nubbins	Kolonie	Nubbins	Kolonie	Nubbins
<i>M. elephantotus</i>	5	7,67	-----	11,33	-----	6,43	-----	9,97	-----
	10	7,13	-----	10,60	-----	5,47	-----	8,63	-----
	20	6,93	-----	10,23	-----	4,73	-----	7,80	-----
	40	6,27	-----	9,43	-----	0,00	-----	2,30	-----
<i>A. squarrosa</i>	5	6,67	10,10	10,10	10,53	2,43	9,13	5,53	9,7
	10	6,70	9,10	10,03	9,53	3,60	7,9	6,27	8,47
	20	6,20	8,93	9,23	9,23	2,87	6,97	5,03	7,43
	40	5,57	7,37	8,43	7,83	0,00	0,00	1,77	0,00
<i>A. variabilis</i>	5	6,50	6,9	9,90	10,4	6,07	6,07	9,40	9,4
	10	6,90	6,6	10,30	9,9	5,37	5,77	8,37	8,8
	20	6,10	6,5	9,13	9,67	2,03	5,3	4,17	8,07
	40	4,53	-----	7,10	-----	0,00	-----	1,43	-----
<i>S. pistillata</i>	5	7,07	7,3	10,60	10,9	6,07	6,57	9,43	10,0
	10	6,23	7,03	9,43	10,4	5,57	5,63	8,60	8,5
	20	5,97	6,63	8,93	9,97	4,33	5,63	5,67	8,5
	40	4,13	5,97	6,60	8,97	0,00	3,93	1,77	6,37

Aus Tabelle 17 geht hervor, daß die Zooxanthellen aller untersuchten Korallenarten in den **Sommermonaten** (Juli - Sept.), in 5 m Wassertiefe täglich ca. 10 Stunden über bzw. am Kompensationspunkt Photosynthese betreiben können. Für Zooxanthellen der *M. elephantotus* Kolonien waren es sogar 11 Stunden. Mit zunehmender Wassertiefe reduzierte sich diese Zeit trotz geringer werdender Kompensationslichtintensitäten bei allen Korallenarten. Zooxanthellen aus *M. elephantotus* Kolonien aus Tiefen von 10 und 20 m lagen 10 Stunden am bzw. über der Kompensationslichtintensität, hier ergab sich erst in 40 m Tiefe eine geringere Zeit (9,4 Stunden), die den Zooxanthellen zur

Photosynthese am I_c zur Verfügung stand. Für die symbiontischen Algen der beiden *Acropora* Arten lagen die täglichen Zeiten über dem I_c ab 20 m unter 10 Stunden und gingen für *A. squarrosa* Kolonien in 40 m Tiefe auf 8,4 Stunden bzw. für *A. variabilis* auf 7,1 Stunde zurück. Für *S. pistillata* ergaben sich schon ab einer Tiefe von 10 m tägliche Photosynthesezeiten über I_c , die unter 10 Stunden lagen. In 40 m Tiefe hatten Zooxanthellen aus *S. pistillata* Kolonien nur noch 6,6 Stunden täglich Licht nahe der Kompensationslichtintensität. In den **Wintermonaten** verringerten sich diese Zeiten für alle Korallenarten, tiefenunabhängig um 30 %, bzw. für *S. pistillata* und *A. variabilis* Kolonien aus 40 m Tiefe um 37 % bzw. 36 %.

Die täglichen Stunden, in denen die Zooxanthellen der vier Korallenarten ihre maximalen Photosyntheseraten erreichen konnten, wurden unabhängig von den Jahreszeiten mit zunehmender Tiefe geringer. Die in den Wintermonaten auftretende Reduktion der Stunden pro Tag, in denen die Photosynthese der Zooxanthellen maximal verlaufen konnte, veränderte sich tiefenabhängig bei allen Korallenarten. Für Zooxanthellen der *M. elephantotus* Kolonien betrug die Reduktion in 5 und 10 m Tiefe 35 bzw. 36 % und in 20 m Tiefe 39 %. Für *A. squarrosa* Kolonien ergab sich in 5 m Tiefe eine Abnahme von 56 % der täglichen Stunden, in denen die Photosynthese der Zooxanthellen maximal verlief, in 10 und 20 m Tiefe erfolgte eine Reduzierung um 43 %. Diese Zeit war für Zooxanthellen aus *A. variabilis* und *S. pistillata* Kolonien aus 5 und 10 m um 35 % gegenüber den Sommermonaten verringert und in 20 m Tiefe um 51 % bzw. 23 %. Die Zooxanthellen aller Kolonien der vier Korallenarten konnten in den Wintermonaten keine maximalen Photosyntheseraten erreichen. Für die Nubbins der untersuchten ästigen Korallenarten ergaben sich vergleichbare Werte wie für die Kolonien (s. Tabelle 17). Auffällig waren jedoch die Ergebnisse zu den Berechnungen der Stunden pro Tag über bzw. mit Sättigungslichtintensität für die Nubbins von *S. pistillata* Kolonien aus 40 m Tiefe. Während von den Kolonien im Winter der Lichtsättigungspunkt nicht erreicht wurde, konnten die Nubbins der Kolonien aus 40 m Tiefe in den Wintermonaten für 3,9 Stunden ihre maximale Photosyntheseleistung erbringen. In den Sommermonaten waren die Nubbins in der Lage, über 6,37 Stunden die maximale Photosyntheseleistung zu erreichen, den Kolonien stand die Lichtsättigungsintensität nur für 1,8 Stunden zur Verfügung.

4.11 Enzymelektrophoretische Untersuchungen

Von elf getesteten Enzymen waren nur vier (GPI, EST, MDH und TO) geeignet, reproduzierbare Ergebnisse zu liefern. Neben den aus den Steinkorallenarten

Mycedium elephantotus, *A. squarrosa*, *A. hyacinthus*, *A. sp.* und *Echinopora sp.* isolierten Zooxanthellen, wurden zum Test der Methode auch isolierte Zooxanthellen aus der Seeanemone *Anemonia sulcata* und eine fädige Grünalgenart (*Ostreobium quekettii*), die als bohrender Organismus in den Kalkskeletten vieler Steinkorallenarten vorhanden sind (Schuhmacher, 1991) in die elektrophoretischen Untersuchungen einbezogen.

4.11.1 Auswertung der Zymogramme

4.11.1.1 Esterase

Die Auswertung der Bandenmuster der Esterase Gele ergab für Zooxanthellen von *M. elephantotus* in jedem Fall mehrbandige Muster, die heterozygote Ausprägung der Isozyme zeigen. In 16 dieser Enzymmuster folgten einer einzelnen, sehr langsam wandernden Bande, zwei dicht aufeinanderfolgende schnelle Banden. Ein Viertel der Esterase-Zymogramme zeigte ein langsam wanderndes Duplett von Banden, dem ein schnellwanderndes folgte. In sechs weiteren Fällen gingen der langsam wandernden, einzelnen Bande und dem schneller wandernden Duplett, eine weitere schnellere Bande voraus. In zwei Fällen folgten dem langsam wandernden Duplett (s.o.) zwei schneller laufende Tripletts voran, denen noch eine schnellere einzelne Bande folgte. In Abbildung 31 a sind die für Esterase gefundenen Enzymmuster, der isolierten Zooxanthellen beispielhaft wiedergegeben. In allen Fällen, sowohl unabhängig von der Tiefe als auch von der Richtung der Versetzungsexperimente, konnte die am langsamsten wandernde Bande und das darauf folgende schneller wandernde Duplett gefunden werden. Die Variationen dieses Musters traten unabhängig von der Tiefe und der Transplantationsrichtung auf, so daß für die weiteren Berechnungen alle für *M. elephantotus* erhaltenen Daten aus der Elektrophorese zusammengefaßt wurden.

Die Zymogramme von Zooxanthellen der Steinkorallenart *A. squarrosa* zeigten in jedem Fall die zweite Bande des schnellwandernden Dupletts, das für die Zooxanthellen von *M. elephantotus* gefunden wurde (gleiche RF-Werte). In fünf von insgesamt elf Proben tauchte noch eine weitere schnelle Bande auf und in vier Fällen erschien die einzelne langsam wandernde Bande, die auch für Zooxanthellen aus *M. elephantotus* gefunden wurde. Auch für die aus *A. squarrosa* isolierten Zooxanthellen ergaben sich keine Unterschiede im Enzymmuster in Abhängigkeit von der Tiefe, so daß ebenfalls für die weiteren Berechnungen alle Daten zusammengefaßt wurden.

Zooxanthellen aus der Seeanemone *Anemonia sulcata* zeigten in jedem Fall eine mittelschnell wandernde Bande, die mit einer langsamer wandernden oder einer schneller wandernden kombiniert sein konnte.

In Abbildung 31 a - c. sind die Zymogrammen von *Acropora hyacinthus* aus 1,6 m, *Acropora sp.* aus 1,8 m und *Echinopora sp.* aus 55 m dargestellt. Da nur eine sehr geringe Probenmenge zur Verfügung stand, konnte nur ein Zymogramm ausgewertet werden. Aufgrund der guten Darstellbarkeit sollen diese hier jedoch auch gezeigt werden.

4.11.1.2 Malatdehydrogenase (MDH)

Die Zymogramme der Malatdehydrogenase (Abbildung 31 c) von Zooxanthellen sind weniger variabel als die der Esterase (Abbildung 31 a). Zooxanthellen, die aus *M. elephantotus* Kolonien isoliert wurden, zeigten zu 50 % eine homozygote Ausprägung der MDH-Isozyme. Für Zooxanthellen, die aus *A. squarrosa* stammten, zeigten 75 % der Zymogramme eine homozygote Ausprägung der Isozyme, wobei die Banden immer die gleichen RF-Werte aufwiesen. Für Zooxanthellen von *A. sulcata* ergab sich mit 87 % eine noch höhere Rate der homozygoten Ausprägung. Zooxanthellen aus *Acropora sp.*, die Grünalge *O. quekettii* aus der Laborkultur und *Amphidinium sp.*, einem freilebenden Dinoflagellaten aus einer Laborkultur wiesen nur heterozygote Muster auf, wobei hier wiederum nur sehr wenige Zymogramme ausgewertet werden konnten (n = 1-3).

4.11.1.3 Glucose-Phosphat-Isomerase (GPI)

Die Zymogramme der GPI sind wiederum variabler als die der MDH. Die Zooxanthellen aus *M. elephantotus*, *A. squarrosa*, *A. sp.* und die aus einer Kultur stammende Grünalge *O. quekettii* lieferten Allelmuster, die in Abbildung 31 b dargestellt sind.

4.11.1.4 Tetrazoliumoxidase (TO)

Die Tetrazoliumoxidase war sehr schwer nachzuweisen. Die Nachweisreaktion erfolgte mit dem gleichen Färbepuffer, mit dem auch die Malatdehydrogenase nachgewiesen wurde. Im Unterschied zur MDH wurde das Gel im Licht bei 35°C entwickelt und es entstanden keine blau gefärbten Banden, sondern weiße Spots die sehr schnell verblaßten. Für die Tetrazoliumoxidase konnte das Enzymmuster nur für Zooxanthellen aus *M. elephantotus* und *A. squarrosa* ausgewertet werden. Für die Zooxanthellen beider Korallenarten ergab sich jeweils ein einbandiges Muster. Die Rf-Werte waren identisch für alle Proben, so daß sich in Bezug auf die Tetrazoliumoxidase keine Unterschiede für Zooxanthellen aus *M. elephantotus* und *A. squarrosa* ergaben (Abbildung 31 d).

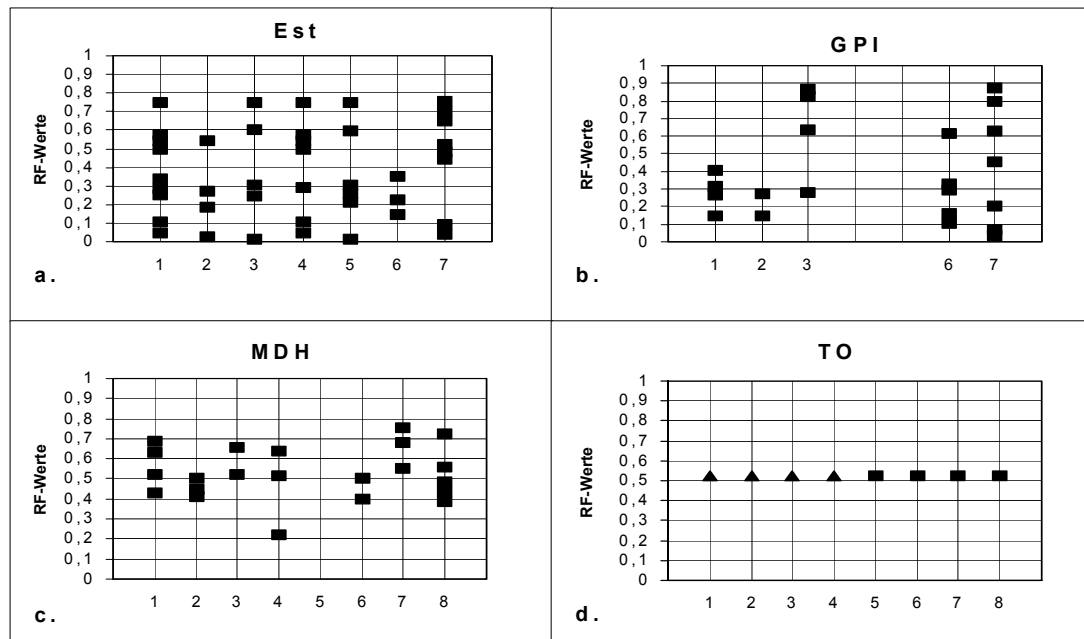


Abbildung 31 a.-d.: In den Diagrammen a. bis d. sind typische Enzymmuster, die im Anschluß an die elektrophoretische Auftrennung gefunden wurden dargestellt. **a.** Diagramme der α -Esterase (Est), **b.** Glucose-Phosphat-Isomerase (GPI), **c.** Malatdehydrogenase (MDH), **d.** Tetrazoliumoxidase (TO). **a.** bis **c.** *M. elephantotus* ①, *A. squarrosa* ②, *A. sp.* ③, *A. hyacinthus* ④, *E. sp.* ⑤, *A. sulcata* ⑥, *O. quekettii* ⑦, *Amphidinium sp.* ⑧; **d.** ①-④ *M. elephantotus* 5 bis 40 m; ⑤-⑧ *A. squarrosa* 5 bis 40 m.

4.11.2 Mathematische Auswertung

Eine bewährte Methode, um die genetische Differenzierung von zwei Populationen aufgrund enzymelektrophoretischer Untersuchungen abzuschätzen, wurde von Nei (1972) gegeben. Zur Abschätzung der genetischen Differenzierung werden zwei Parameter betrachtet. Die genetische Identität (I) gibt eine Abschätzung des Anteils identischer Gene von Populationen an. Die genetische Distanz (D) bewertet die Anzahl der allelischen Substitutionen pro Genlocus zwischen zwei Populationen. Die genetische Identität nimmt Werte zwischen Null (keine Übereinstimmung) und eins (identisch) an. Die Werte für die genetische Distanz (D) liegen zwischen Null (keine Änderung der Allele) und unendlich. Die genetische Distanz kann größer sein als eins, da es möglich ist, daß jeder Genlocus im Laufe der Evolution mehrmals komplett ausgetauscht wurde (Ayala, 1980).

In der vorliegenden Untersuchung wurde die genetische Ähnlichkeit bzw. Identität als Nei-Koeffizient ausgedrückt. Die paarweisen Vergleiche der genetischen Identitäten über die einzelnen Loci sind in den Tabelle 21 bis Tabelle 25 angegeben.

Berechnung der Allelfrequenzen:

Die Allelfrequenzen, d.h. die Häufigkeit einzelner Allele, stellen die Wahrscheinlichkeit dar, mit der ein Allel an der Reproduktion eines Genpools beteiligt ist. Des weiteren dienen sie u. a. als Grundlage für die Berechnung der genetischen Identität.

Tabelle 18: Allelfrequenzen der Esterase für die Zooxanthellen der Steinkorallenarten *M. elephantotus*, *A. squarrosa*, *A. hyacinthus*, *Acropora sp.*, *Echinopora sp.*, einer Seeanemone: *A. sulcata* und einer fädigen Grünalge *O. quekettii*; (n = Anzahl der Wiederholungen)

Allelfrequenzen für die Esterase - Gele															
Allel	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>M. elephantotus</i> (n=26)	0,40	0,13	----	0,02	0,04	0,50	0,50	0,04	0,02	0,08	0,15	0,06	----	0,04	0,06
<i>A. squarrosa</i> (n=11)	0,18	----	----	----	0,09	----	0,55	----	----	----	0,23	----	----	----	----
<i>O. quekettii</i> (n=4)	0,50	0,25	0,50	0,13	0,13	----	----	0,50	0,50	0,25	----	0,13	0,13	0,13	0,13
<i>A. sulcata</i> (n=3)	----	----	----	0,17	0,33	0,33	----	0,17	----	----	----	----	----	----	----
<i>A. hyacinthus</i> (1.8m) (n=1)	0,50	0,50	0,50	----	----	----	0,50	----	----	0,50	0,50	0,50	----	----	0,50
<i>Acropora sp.</i> 1.6m (n=1)	0,50	----	----	----	----	0,50	0,50	----	----	----	----	----	----	----	0,50
<i>Echinopora sp.</i> 55m (n=1)	0,50	----	----	----	0,50	0,50	0,50	----	----	----	----	0,50	----	----	0,50

Tabelle 19: Allelfrequenzen der Glucose-Phosphat-Isomerase (GPI) für die Zooxanthellen der Steinkorallenarten *M. elephantotus*, *A. squarrosa*, einer Seeanemone *A. sulcata* und einer fädigen Grünalge *O. quekettii*; (n= Anzahl der Wiederholungen)

Allelfrequenzen für die GPI - Gele																
Allel	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>M. elephantotus</i> (n=4)	----	----	----	0,13	0,01	0,26	0,26	0,01	0,01	----	----	0,13	----	----	----	0,07
<i>A. squarrosa</i> (n=4)	----	----	----	0,13	----	----	0,65	----	----	----	----	----	----	----	----	----
<i>O. quekettii</i> (n=2)	0,40	0,10	----	----	0,10	----	0,10	0,20	0,30	0,30	0,10	----	0,20	0,10	0,10	0,10
<i>A. sulcata</i> (n=8)	----	----	0,33	0,17	0,20	0,17	0,03	0,03	----	----	----	0,03	----	----	----	----

Tabelle 20: Allelfrequenzen der Esterase für die Zooxanthellen der Steinkorallenarten *M. elephantotus*, *A. squarrosa*, *A. sp.*, *A. hyacinthus*, *Echinopora sp.*, einer Seeanemone: *A. sulcata*, einer fädigen Grünalge, *O. quekettii*; (n = Anzahl der Wiederholungen)

Allelfrequenzen für die MDH - Gele																
Allel	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>M. elephantotus</i> (n=12)	-----	-----	-----	-----	0,21	0,17	-----	-----	0,42	0,25	-----	-----	0,04	0,04	-----	-----
<i>A. squarrosa</i> (n=12)	-----	-----	-----	-----	-----	0,67	-----	-----	0,13	0,13	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>O. quekettii</i> (n=2)	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	0,25	0,25	-----	0,25	0,50	0,25
<i>A. sulcata</i> (N=8)	-----	-----	-----	-----	-----	0,19	-----	-----	0,13	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>Amphidinium sp</i> (n=3)	-----	-----	0,33	-----	-----	0,33	-----	0,17	0,17	-----	-----	0,17	-----	-----	-----	-----
<i>Acropora sp</i> (n=1)	-----	-----	-----	-----	-----	0,50	-----	-----	-----	0,50	-----	-----	0,50	0,50	-----	-----
<i>A. hyacinthus</i> (n=1)	-----	-----	-----	-----	-----	1,0	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----

Paarweiser Vergleich der genetischen Distanz

Tabelle 21: Paarweiser Vergleich der genetischen Distanz [D] nach Nei (1972) über drei Genloci (Est; MDH und GPI). Die Werte der genetischen Distanz reichen von 0 (vollkommen gleich) bis "unendlich" (Grade der Verschiedenheit). *M. e.* = *Mycedium elephantotus*, *A. s.* = *Acropora squarrosa*, *A. sulcata* (*Anemonia sulcata*), *O. q.* (*Ostreobium quekettii*), *A. sp.* (*Acropora sp.*); (n = Anzahl der Wiederholungen)

	M. e.	A. s.	A. sp.	A. sulcata	O. q.
<i>M. e.</i>	0,000				
<i>A. s.</i>	0,490	0,000			
<i>A. sp.</i>	0,429	0,547	0,000		
<i>A. sulcata</i>	0,750	1,258	1,080	0,000	
<i>O. q.</i>	1,430	2,320	1,753	1,300	0,000

Paarweiser Vergleich der genetischen Ähnlichkeit (Identitätskoeffizienten)

Tabelle 22 : Paarweiser Vergleich der genetischen Ähnlichkeiten (Identitätskoeffizienten) nach Nei (1972) für die Esterase Isoenzymmuster. Die Ähnlichkeitswerte I reichen von 0 (vollkommen unähnlich) bis 1 (gemeinsame Identität). *A. h.* (*Acropora hyacinthus*; n = 1), *A. sp.* (*Acropora sp.*; n = 1), *A. sulcata* (*Anemonia sulcata*; n = 4), *A. s.* (*Acropora squarrosa*; n = 11), *M. e.* (*Mycedium elephantotus*; n = 26); *O. q.* (*Ostreobium quekettii*; n = 4), *E. sp.* (*Echinopora sp.*; n = 1).

	A. s.	M. e.	A. h.	A. sp.	E. sp.	A. sulcata	O. q.
<i>A. s.</i>	1,000						
<i>M. e.</i>	0,724	1,000					
<i>A. h.</i>	0,540	0,576	1,000				
<i>A. sp.</i>	0,520	0,799	0,632	1,000			
<i>E. sp.</i>	0,535	0,748	0,577	0,913	1,000		
<i>A. sulcata</i>	0,092	0,422	0,000	0,283	0,516	1,000	
<i>O. q.</i>	0,148	0,330	0,560	0,304	0,324	0,251	1,000

Tabelle 23: Paarweiser Vergleich der genetischen Ähnlichkeiten (Identitätskoeffizienten) nach Nei (1972) für die Malatdehydrogenase Isoenzymmuster. Die Ähnlichkeitswerte I reichen von 0 (vollkommen unähnlich) bis 1 (gemeinsame Identität). *A. h.* (*Acropora hyacinthus*; n = 1), *A. sp.* (*Acropora sp.*; n = 1), *Amph.* (*Amphidinium sp.*; n = 3), *A. sulcata* (*Anemonia sulcata*; n = 8), *A. s.* (*Acropora squarrosa*; n = 12), *M. e.* (*Mycedium elephantotus*; n = 12); *O. q.* (*Ostreobium quekettii*; n = 2)

	<i>A. s.</i>	<i>M. e.</i>	<i>A. h.</i>	<i>A. sp.</i>	<i>A. sulcata</i>	<i>Amph. sp</i>	<i>O. q.</i>
<i>A. s.</i>	1,000						
<i>M. e.</i>	0,506	1,000					
<i>A. h.</i>	0,967	0,299	1,000				
<i>A. sp.</i>	0,574	0,488	0,5	1,000			
<i>A. sulcata</i>	0,905	0,663	0,832	0,416	1,000		
<i>Amph. sp</i>	0,638	0,488	0,603	0,302	0,669	1,000	
<i>O. q.</i>	0	0,026	0	0,177	0	0,026	1,000

Tabelle 24: Paarweiser Vergleich der genetischen Ähnlichkeiten (Identitätskoeffizienten) nach Nei (1972) für die Glucose-Phosphat-Isomerase Isoenzymmuster. Die Ähnlichkeitswerte I reichen von 0 (vollkommen unähnlich) bis 1 (gemeinsame Identität). *M. e.* (*Mycedium elephantotus*; n = 5); *A. s.* (*Acropora squarrosa*; n = 4); *A. sp.* (*Acropora sp.*, n = 4); *O. q.* (*Ostreobium quekettii*; n = 5); *A. sulcata* (*Anemonia sulcata*; n = 6)

	<i>M. e.</i>	<i>A. s.</i>	<i>A. sp</i>	<i>A. sulcata</i>	<i>Q. q.</i>
<i>M. e.</i>	1,000				
<i>A. s.</i>	0,650	1,000			
<i>A. sp</i>	0,560	0,728	1,000		
<i>A. sulcata</i>	0,237	0,140	0,345	1,000	
<i>Q. q.</i>	0,553	0,229	0,433	0,143	1,000

Für die Tetrazoliumoxidase konnte nur ein Vergleich zwischen *M. elephantotus* (n = 4) und *A. squarrosa* (n = 4) vorgenommen werden. Aufgrund identischer homozygoter Bandenmuster, ergab sich ein Identitätskoeffizient von eins. Dieser besagt, daß sich die Zooxanthellen der beiden Steinkorallenarten in Bezug auf die TO nicht unterscheiden.

Für die symbiontischen Algen der Steinkorallenarten *M. elephantotus*, *A. squarrosa* und *Acropora sp.*, sowie der Seeanemone *Anemonia sulcata* und *Ostreobium quekettii* wurde zusätzlich die mittlere genetische Ähnlichkeit zweier Populationen über drei Genloci (Est, MDH und GPI) berechnet. Die Ergebnisse des paarweisen Vergleichs ist in der Matrix der Tab. 25 wiedergegeben.

Tabelle 25: Paarweiser Vergleich der genetischen Ähnlichkeiten (Identitätskoeffizienten) nach Nei (1972) über drei Genloci (Est, MDH u. GPI). Die Ähnlichkeitswerte I reichen von 0 (vollkommen unähnlich) bis 1 (gemeinsame Identität). *M. e.* (*Mycedium elephantotus*), *A. s.* (*Acropora squarrosa*), *A. sulcata* (*Anemonia sulcata*), *O. q.* (*Ostreobium quekettii*), *A. sp.* (*Acropora sp.*).

	<i>A. squarrosa</i>	<i>M. elephantotus</i>	<i>A. sp</i>	<i>A. sulcata</i>	<i>O. quekettii</i>
<i>A. s.</i>	1,000				
<i>M. e.</i>	0,612	1,000			
<i>A. sp</i>	0,579	0,651	1,000		
<i>A. sulcata</i>	0,284	0,472	0,340	1,000	
<i>O. q.</i>	0,098	0,239	0,271	0,173	1,000

Für den Vergleich der symbiontischen Algen von *M. elephantotus* und *A. squarrosa* konnte die mittlere genetische Ähnlichkeit über 4 Genloci (Est, MDH, TO und GPI) bestimmt werden. Da die Enzymmuster für die Zooxanthellen dieser beiden Arten identisch waren, ergab sich ein höherer Identitätskoeffizient ($I = 0,783$) als für die mittlere genetische Ähnlichkeit über drei Genloci.

Die in den Matrizen der Tab. 22 bis 24 angegebenen Werte für die genetischen Identitäten zeigen, dass der Vergleich der symbiontischen Dinoflagellaten verschiedener Wirtskorallen für die getesteten Enzyme hohe genetische Ähnlichkeiten aufwies. Während die Vergleiche der Zooxanthellen mit den fädigen Grünalgen *O. quekettii* wirtsunabhängig nur sehr geringe Ähnlichkeitswerte I ergaben.

Dendrogramme:

Die Gruppen, die aufgrund der Identitätskoeffizienten gebildet wurden, ergaben jeweils ein Cluster für die Zooxanthellen der getesteten Steinkorallenarten aus dem Golf von Aqaba. Eine weitere Gruppe wurde durch die symbiontischen Algen der Seeanemone *A. sulcata* repräsentiert und ein dritte Gruppe von der Grünalge *O. quekettii*. Die einzige Ausnahme bildet hierbei die Gruppenbildung aufgrund der Identitätskoeffizienten der MDH. Hierbei befanden sich *A. squarrosa*, *A. hyacinthus*, *A. sulcata* und *Amphidinium sp.* in einer Gruppe, eine weitere wurde von *M. elephantotus* und *Acropora sp.* gebildet und wiederum eine dritte durch *O. quekettii*.

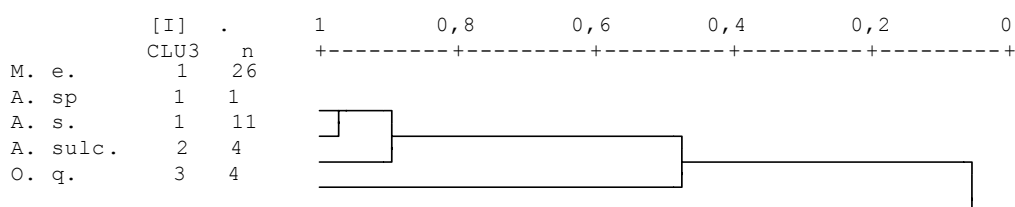


Abbildung 32: Dendrogramm des paarweisen Vergleichs der Identitätskoeffizienten über drei Genloci (EST; MDH, GPI). Das Dendrogramm wurde in SPSS mit der "unweighed average linkage method of clustering analysis" erstellt unter Verwendung der Identitätskoeffizienten aus Tab. 25. *M. e.* = *Mycodium elephantotus*; *A. s.* = *Acropora squarrosa*; *A. sp* = *Acropora sp*; *A. sulcata* = *Anemonia sulcata*; *O. q.* = *Ostreobium quekettii*.

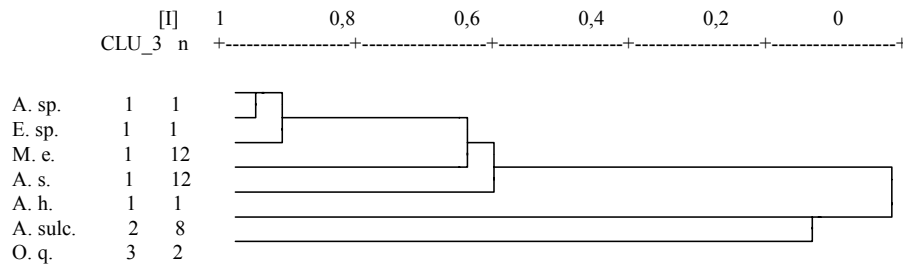


Abbildung 33: Dendrogramm des paarweisen Vergleichs der Identitätskoeffizienten von Esterase (EST). Das Dendrogramm wurde in SPSS mit der "unweighed average linkage method of clustering analysis" erstellt unter Verwendung der Identitätskoeffizienten aus Tab. 25. *M. e.* = *Mycedium elephantotus*, *A. s.* = *Acropora squarrosa*, *A. sp.* = *Acropora sp.*, *A. sulcata* = *Anemonia sulcata*, *O. q.* = *Ostreobium quekettii*, *A. h.* = *Acropora hyacinthus*, *E. sp.* = *Echinopora sp.*.

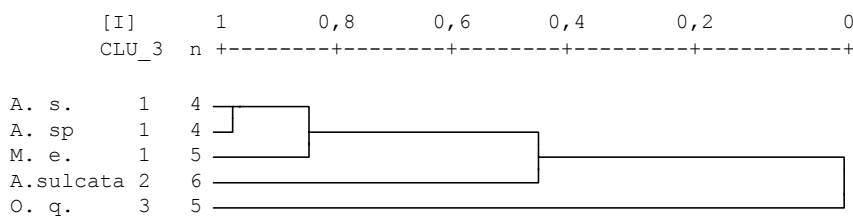


Abbildung 34: Dendrogramm des paarweisen Vergleichs der Identitätskoeffizienten von Glucose-Phosphat-Isomerase (GPI). Das Dendrogramm wurde in SPSS mit der "unweighed average linkage method of clustering analysis" erstellt unter Verwendung der Identitätskoeffizienten aus Tab. 25. *M. e.* = *Mycedium elephantotus*, *A. s.* = *Acropora squarrosa*, *A. sp.* = *Acropora sp.*, *A. sulcata* = *Anemonia sulcata*, *O. q.* = *Ostreobium quekettii*.

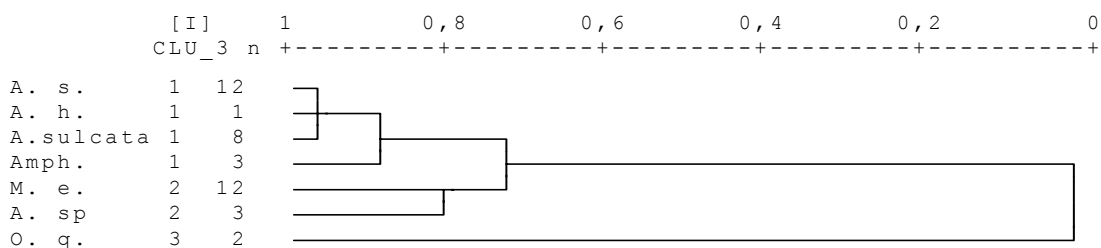


Abbildung 35: Dendrogramm des paarweisen Vergleichs der Identitätskoeffizienten von Malatdehydrogenase (MDH). Das Dendrogramm wurde in SPSS mit der "unweighed average linkage method of clustering analysis" erstellt unter Verwendung der Identitätskoeffizienten aus Tab. 25. *M. e.* = *Mycedium elephantotus*, *A. s.* = *Acropora squarrosa*, *A. sp.* = *Acropora sp.*, *A. sulcata* = *Anemonia sulcata*, *O. q.* = *Ostreobium quekettii*, *A. h.* = *Acropora hyacinthus*, *Amph.* = *Amphidinium sp.*.

5 Diskussion

5.1 Der Lichtfaktor und die Verbreitung der untersuchten Steinkorallenarten im Untersuchungsgebiet

Die verfügbare Strahlung ist neben anderen Faktoren wie der mittleren Jahrestemperatur, der Salinität, der Verfügbarkeit von bestimmten Ionen (Ca^{2+} , NH_4^+ u. PO_4^{2-}), der Strömungsverhältnisse, der Sedimentbelastung, sowie physikalisch-chemischer Erosionsprozesse, einer der wichtigsten abiotischen Faktoren, der die Entstehung von Korallenriffen ermöglicht und gleichzeitig limitiert.

Ein häufig beschriebener Faktor für die Verbreitung von photoautotrophen Organismen im Meer ist die 1 %-Grenze des einfallenden Oberflächenlichtes. Die 1 %-Lichtgrenze ist die klassische Festlegung der euphotischen Zone (Steemann & Nielsen, 1975). Die Grenze von 1 % des einfallenden Oberflächenlichtes, wurde von anderen Autoren dem minimalen Lichtbedarf endosymbiontischer Algen gleichgesetzt (Muscatine, 1974; Fricke & Schuhmacher, 1983). Im Jahresmittel wurde 1% des Oberflächenlichtes am Transekt in Aqaba (s. Abbildung 10 b) in einer Tiefe von 62 m, dies entspricht $16 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ bestimmt.

Die Lichtprozentwerte haben jedoch immer nur dann eine Aussagekraft, wenn gleichzeitig die Oberflächeneinstrahlung bekannt ist. Für die Diskussion der photosynthetischen Leistungsfähigkeit und die Verbreitung der photosynthetisch aktiven Organismen sind die tatsächlich für die Photosynthese nutzbaren Photonenflussdichten von Bedeutung. Die Ergebnisse der Messungen sind in Tabelle 1 dargestellt.

Die für das Transekt in Aqaba berechneten Lichtprozentwerte (s. Tabelle 2) lassen jedoch Aussagen über die Lichtdurchlässigkeit des Wassers zu. Die Lichtdurchlässigkeit ist ein Schlüssel für die Tiefenverteilung vor allem von photosynthetisch aktiven Organismen. Aufgrund des Besitzes von symbiontischen Dinoflagellaten, sind auch die untersuchten Steinkorallenarten in besonderem Maß in Ihre Verbreitung entlang des bathymetrischen Gradienten vom UW-Lichtklima beeinflusst.

Die in Tab. 2 dargestellten Lichtprozentwerte zeigen deutlich, daß die Verminderung der Photonenfluenzraten unter Wasser in Aqaba im Jahresverlauf in Zusammenhang mit den abnehmenden Oberflächenlichtintensitäten stehen, da die tiefenabhängigen Lichtprozentwerte im Jahresdurchschnitt nicht auffällig variierten. Da sich demnach die Attenuation im Jahresmittel nicht erheblich verändert, entspricht das Unterwasserlichtfeld in Aqaba dem oligotropher Meeresgebiete mit relativ geringen Vorkommen an Huminstoffen und Plankton.

5.1.1 Anpassungsstrategien der vier untersuchten Steinkorallenkolonien und deren Zooxanthellen, an die mit zunehmender Tiefe geringer werdende Photonenflussdichten.

Die untersuchten Steinkorallenarten wurden so ausgewählt, dass sie zwar alle eine Tiefenverteilung von 5 bis 40 aufwiesen aber dennoch eine eindeutige Tiefenpräferenz aufwiesen.

Die Freilandbeobachtungen und Laboruntersuchungen geben Aufschluss über die Anpassungsstrategien der Wirtskolonien und deren symbiontischen Algen, an die suboptimalen Bedingungen außerhalb der Hauptwachstumszonen. Bei der Annahme, dass in den Hauptwachstumszonen optimale Bedingungen für die Symbiose vorliegen.

In welchem Maß die Zooxanthellen der untersuchten Steinkorallenarten in der Lage sind sich an das verändernde Lichtklima anzupassen und somit der Wirtskoralle ein größere Verbreitzungszone zu erschließen, wurde anhand biochemischer und photokinetischer Parameter untersucht.

5.1.1.1 Freilandbeobachtungen

Die ausgewählten Versuchskorallen wuchsen alle in Tiefen von 5 bis 40 m (s. Tab. 3). Die Hauptverbreitungstiefen waren jedoch verschieden für die vier untersuchten Korallenarten (vergl. Tab. 3). Die Tiefenpräferenzen der untersuchten Korallenarten (vergl. Tab. 3), zeigten sich auch in den Wuchsformen der Kolonien. Die Kolonien der Art *Mycedium elephantotus* wurden in dieser Arbeit genauer untersucht, da sie in der Literatur bisher nur selten betrachtet wurde, diese Art in Aqaba vor allem in größeren Tiefe an den steilabfallenden Riffhängen sehr häufig vorkommt.

Die *M. elephantotus* Kolonien zeigten anders als die ästigen Kolonien, eine Veränderung der Kolonieform mit abnehmender Tiefe, bei der Annahme, dass eine Korallenart mit einer bestimmten Tiefenpräferenz in ihrer Hauptwachstumstiefe ihre "normale" Kolonieform ausbildet.

Die Fächerform der *M. elephantotus* Kolonien wies in 20 und 40 m Tiefe eine flächige Ausdehnung auf, mit nur wenige Millimeter dicken Fächerrändern. Diese typische Fächerform veränderte sich mit abnehmender Tiefe, die Fächerfläche wurde geringer und war immer stärker „gewellt“. Durch die gewellte Form wird die Fläche nicht mehr gleichmäßig beleuchtet, so dass beschattete Areale entstehen. In 5 m Tiefe waren die Fächer teilweise zusammengerollt, an den Innenseiten fand sich eine dunklere Färbung als an den Außenseiten. Die Veränderung der Fächerform dient möglicherweise dem Schutz der Zooxanthellen vor zu hohen Photonenflussdichten.

Die ästigen Kolonien waren in ihren Hauptwachstumstiefen stark verzweigt, die einzelnen Äste hatten eine abgerundete Form. Mit zunehmender Tiefe wurden die Kolonien kleiner und sie wiesen eine geringere Verzweigung auf. Durch den geringeren Verzweigungsgrad wird die Kolonie lichter, so dass es seltener zu Selbstbeschattung der Äste innerhalb einer Kolonie kommt. Zudem waren die Äste vor allem von Kolonien der Arten *S. pistillata* und *A. squarrosa* aus Tiefen von 20 und 40 m stark abgeflacht, hierdurch vergrößert sich die dem Licht zugewendete Oberfläche. Die Unterseiten der Äste waren heller gefärbt als die Oberseiten. Durch die veränderte Wuchsform wird eine Anpassung an die mit der Tiefe abnehmende Lichtintensität erreicht. Durch den geringeren Verzweigungsgrad können die Äste optimal zum Lichteinfall ausgerichtet werden. Die Abflachung der Äste vergrößert die dem Licht zugewendete Oberfläche, so dass die symbiontischen Algen, die in großen Tiefen hauptsächlich im Gewebe an der abgeflachten Astoberseiten angesiedelt sind optimal zum Oberflächenlicht ausgerichtet sind. Dies wurde schon von Jaubert (1981) beschrieben, er postulierte, dass die dunklere Färbung der Oberseiten auf eine höhere Zooxanthellendichte schließen lässt. D.h. die gesamte Kolonie trägt zur Anpassung an die sich mit der Tiefe verändernden Bedingungen bei (Battey & Porter, 1988; Davis, 1991).

5.1.1.2 Laboruntersuchungen:

5.1.1.2.1 Zooxanthellendichte pro Oberflächeneinheit

Für die Korallenarten *M. elephantotus*, *A. squarrosa*, *A. variabilis* und *S. pistillata* wurden Zooxanthellendichten von 0,36 bis $1,63 \times 10^6$ Zooxanthellen pro cm^2 bestimmt. Die vier untersuchten Korallenarten aus dem Golf von Aqaba zeigten in Bezug auf die Anzahl der Zooxanthellen pro Oberflächeneinheit unterschiedliche Reaktionen entlang des Tiefengradienten.

M. elephantotus und *A. variabilis* reduzierten die Zooxanthellenzahl, die Kolonien der Arten *A. squarrosa* und *S. pistillata* zeigten in allen Tiefen eine gleichbleibende Anzahl der Symbionten auf. (vergl. Tabelle 4). Eine wie in der vorliegenden Arbeit gefundene unterschiedliche Regulation der Gesamtzahl von Zooxanthellen bezogen auf die Korallenoberfläche in Abhängigkeit vom Lichtgradienten bei verschiedenen Korallenarten wurde auch von anderen Autoren beschrieben (Rees, 1990; Kaiser et al. 1993). Die mit der Tiefe geringer werdende Photonenflussdichten führte jedoch bei keiner der in dieser Arbeit untersuchten Arten zu einer Erhöhung der Zooxanthellenzahl pro cm^2 . Die immer wieder gefundenen Zooxanthellenzahlen in einem Größenordnungsbereich von einer halben bis mehrere Millionen Zooxanthellen pro cm^2 deuten auf eine Regulation der Populationsdichte hin (Drew, 1972; Titljanov et al., 1996). Die Anzahl an symbiontischen

Algen kann zum einen durch den Ausstoß von Zooxanthellen durch den Wirt gesteuert werden (Goreau, 1964) oder über eine Limitierung der Nährstoffe durch den Wirt, bzw. durch die Abgabe von Wachstumsinhibitoren (Sorokin, 1993) reguliert werden.

Die Erhöhung der Algenzahl bei abnehmender Lichtintensitäten wird als Anpassungsstrategie diskutiert (Titlyanov et al., 1980). Vorausgesetzt der Wirt benötigt eine bestimmte Menge an Photoassimilaten, so wäre eine Regulation der Algenanzahl in seinen Zellen, als Funktion der Lichtintensität von Vorteil. Mit geringer werdenden Photonenflussdichten wird die Exportrate der symbiontischen Algen zur Wirtskoralle geringer. Dieser Effekt könnte bis zu einem gewissen Grad durch eine Erhöhung der Zooxanthellenanzahl kompensiert werden, jedoch nur solange keine Selbstbeschattung durch eine zu hohe Anzahl an Algen pro Zelle diesem Effekt entgegenwirkt. Dieser Theorie steht jedoch der Befund entgegen, dass die meisten Arten, die in Symbiose mit Dinoflagellaten leben pro Wirtszelle eine Zooxanthelle enthalten Muscatine et al. (1988). Wirtszellen mit zwei oder mehr Algen waren sehr selten. Die mittlere zellspezifische Symbiontdichte wurde mit $1,54 \pm 0,3$ angegeben Muscatine et al. (1988). Bei nur einer Zooxanthelle pro Wirtszelle und einer einschichtigen Symbionten enthaltenden Gewebeschicht, sollte es nicht zu einer Selbstbeschattung kommen. Eine Erhöhung der Zooxanthellenzahl könnte z. B. über eine Vermehrung an Wirtsgewebe erfolgen, wobei eventuell die Wirtszellen kleiner werden und es somit Sinn machen würde den Durchmesser der Zooxanthellen zu reduzieren.

Eine Verringerung des Zellvolumens wurde von verschiedenen Autoren (Titlyanov et al., 1980; Falkowski & Dubinsky, 1981; Porter et al., 1984) als Anpassungsstrategie an die mit zunehmender Tiefe geringer werdende Lichtintensität beschrieben. Es wurde angenommen, dass durch die Verringerung des Volumens mehr Zooxanthellen in einer Schicht angeordnet werden können. Durch diese dichtere Packung kann die Wahrscheinlichkeit der Absorption von Lichtquanten erhöht werden. Bei einer regulierten Anzahl an Symbionten, mit einer einzelnen bzw. max. zwei Zooxanthellen pro Wirtszelle, wie oben diskutiert, kann eine Verringerung des Volumens jedoch keinen Einfluss auf die Selbstbeschattung nehmen.

Tabelle 26: Anzahl der Zooxanthellen verschiedener Steinkorallenarten pro cm² Kolonieoberfläche

Korallenart	Tiefe	Zooxanthellen x 10 ⁻⁶ x cm ⁻²	Quelle
<i>Stylophora pistillata</i>		0.97-2.3	Titlyanov et al. (1988)
<i>Stylophora pistillata</i>		4.5	Mc Closkey & Muscatine (1984)
<i>Stylophora pistillata</i>	5-40 m	0.43-0.62	diese Arbeit
<i>Pocillopora damicornis</i>		0.9-1.1	Titlyanov et al. (1988)
<i>Pocillopora eydouxi</i>		6.1	Edmunds & Davis (1986)
<i>Porites porites</i>		3.1	Edmunds & Davis (1986)
<i>Seriatopora hystix</i>		4.8-7.8	Black & Burris (1983)
<i>Acropora diversa</i>		0.6-0.7	Titlyanov et al. (1988)
<i>Acropora squarrosa</i>	5-40 m	0.79	diese Arbeit
<i>Acropora variabilis</i>	5-40 m	1.44-0.64	diese Arbeit
<i>Mycedium elephantotus</i>	5-40 m	1.5-1.08	diese Arbeit
<i>Montastrea annularis</i>		2.7-8.8	Dustan (1979)
<i>Montastrea cavernosa</i>		2.0-6.0	Lasker (1977)
<i>Plerogyra sp.</i>		9.0-14.0	Drew (1972)
Steinkorallen aus 10 Fam.	0-42 m	0.9-2.3	Drew (1972)
<i>Alcyonia alcyonium</i>		1.3-2.48	Drew (1972)
<i>Hydrocoral Millepora</i>		0.72	Drew (1972)

In Bezug auf die oberflächenbezogene Anzahl der Zooxanthellen, konnte für die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Korallenarten keine derartige Anpassung gefunden werden. Hinsichtlich der Durchmesser- und Volumina wurde zwar eine Reduzierung in großen Tiefen festgestellt, jedoch ohne eine entsprechende Erhöhung der Zooxanthellenanzahl pro Oberflächeneinheit.

Demnach müssen bei den in dieser Arbeit untersuchten Steinkorallenarten andere Anpassungsstrategien im Vordergrund stehen.

5.1.1.3 Veränderung des Gesamtproteinanteils durch den Einfluss tiefenabhängiger Faktoren

Mit Ausnahme von *S. pistillata* verringerte sich bei den untersuchten Korallenarten der Gesamtproteingehalt pro Oberflächeneinheit signifikant mit der Tiefe ($p \leq 0,05$). Während die Gesamtproteinmenge pro cm² der *A. squarrosa* Kolonien kontinuierlich von 722 µg Protein pro cm² in 5 m Tiefe auf 315 µg Protein pro cm² in 40 m Tiefe sank, zeigten die *M. elephantotus* Kolonien eine signifikante Reduzierung des Proteingehaltes zwischen 5 und 10 m ($p = 0,043$) Tiefe, sowie zwischen 20 und 40 m ($p = 0,0065$). *M. elephantotus* Kolonien aus 40 m Tiefe wiesen im Vergleich zu solchen aus 20 m Tiefe nur noch 50 % der Gesamtproteinmenge pro Oberflächeneinheit auf. Die *A. squarrosa*

Kolonien zeigten jeweils signifikante Abnahmen des Proteingehaltes von 5 nach 10 m ($p = 0,034$), von 10 nach 20 m ($p = 0,02$) und 20 nach 40 m ($p = 0,017$). Kolonien der Art *A. variabilis* verminderten ihre Biomasse zwischen 5 und 10 m ($p = 0,025$) und 10 und 20 m ($p = 0,027$).

Wurde die Zooxanthellenanzahl auf die Biomasse der Symbiose bezogen, zeigte sich deutlich ein Anstieg des Anteils der Zooxanthellen am Gesamtprotein, während für keine der vier untersuchten Korallenarten eine Zunahme der Zooxanthellenzahl pro Oberflächeneinheit gefunden wurde.

Die *M. elephantotus* Kolonien hatten zwar pro Oberflächeneinheit die höchsten Zooxanthellendichten, aufgrund des hohen Wirtsproteinanteils war der Anteil der Zooxanthellen am Gesamtprotein für diese Korallenkolonien jedoch wesentlich geringer als für die drei anderen Arten (vergl. Tab. 4). Der prozentuale Anteil der Zooxanthellen aus *M. elephantotus* Kolonien in 5 m Tiefe betrug 7 %, während sie in 40 m zu 17 % am Gesamtprotein der Symbiose beteiligt waren. Die symbiontischen Algen der *A. squarrosa* Kolonien wiesen in 20 und 40 m Tiefe mit 34 % bzw. 56 % die höchsten prozentualen Anteile am Gesamtprotein der Kolonien auf. Die Anteile der Zooxanthellen am Gesamtprotein aus *A. variabilis* und *S. pistillata* Kolonien lag zwischen 20 und 30 % in Tiefen von 5 bis 40 m (s. Tab.4). Andere Untersuchungen zeigten, daß die Algen 3 bis 14 % der Biomasse der verschiedenen Symbiosen ausmachen, (Patton, 1977; Blanquet, 1979; Muscatin, 1980; Kampmann, 1992). Porter et al., 1984, beschrieb einen Proteinanteil von Tier zu Pflanze, die unter hohen Photonenflussdichten existieren von 93,5 % und bei solchen, die unter geringeren Lichtintensitäten leben, von 95,5 % Tier zu Pflanze.

Da die Zooxanthellenanzahl oberflächenbezogen nicht mit zunehmender Tiefe gesteigert wurde, der Gesamtproteinanteil jedoch abnahm und der Anteil der Zooxanthellen am Gesamtprotein zunahm, lässt dies die Schlussfolgerung zu, daß die Korallen ihren Gewebeanteil mit der Tiefe reduzieren. Die Reduzierung des Wirtsgewebes führt zu einer reduzierten Stoffwechselrate und somit zu einem geringeren Energieverbrauch. Dies wurde auch für *Montastrea annularis* beschrieben, einer Koralle mit einer Tiefenverbreitung bis 80 m. Battey & Porter (1988) fanden für *M. annularis* eine tiefenabhängige Abnahme des Gesamtproteinanteils von $970 \mu\text{g Protein} \times \text{cm}^{-2}$ im Flachwasser auf $370 \mu\text{g Protein} \times \text{cm}^{-2}$ in 50 m Tiefe. Durch die Reduzierung der Biomasse der Wirtskoralle nimmt auch deren Energieverbrauch ab. Ein geringerer Energiebedarf ermöglicht es den Korallenkolonien immer noch einen Großteil ihres

Bedarfs über die mit der Tiefe geringer werdenden Photosyntheseleistungen der Symbionten zu decken.

5.1.2 Qualitative und quantitative Veränderungen der Zooxanthellenpigmente in Abhängigkeit von der Tiefe.

Die Fähigkeit, den Photosyntheseparat an den Gradienten der Bestrahlungsstärke im Phytal anpassen zu können, ist als wichtiger Auslesefaktor für die Tiefenverteilung der Algen anzusehen (Lüning, 1985).

Ein Anstieg des Chl a Gehaltes wurde in früheren Arbeiten, neben anderen Strategien (s. o.) als Licht/ Schatten (Hell/ Dunkel) bzw. tiefenabhängige Anpassung der symbiontischen Algen beschrieben. Eine Zusammenstellung von Literaturdaten ist in Tab. 28 gegeben.

Eine Erhöhung der Chl a-Konzentration in Zooxanthellen konnte für keine der in dieser Arbeit untersuchten Korallenarten festgestellt werden. D.h. weder tiefen- noch wirtsabhängig änderten die untersuchten Symbionten ihre Chl a-Konzentrationen pro Algenzelle, die im Mittel bei 2,7 pg Chl a pro Zelle lag.

Eine Zunahme an Chl c_2 x Zelle⁻¹ konnte nur für *A. variabilis* festgestellt werden. Die Zooxanthellen dieser Kolonien reagieren zunächst mit einer Anhebung der Chl c_2 -Konzentration pro Algenzelle, auf die sich mit der Tiefe verändernden Lichtverhältnisse. Es wurden signifikant größere Chl c_2 -Mengen pro Zelle in Kolonien aus 10 m Tiefe, im Vergleich zu solchen aus 5 Tiefe gefunden. In Tiefen von 10 bis 40 m blieben die Chl c_2 -Konzentrationen konstant. Dies zeigte sich auch durch das gleichbleibende Verhältnis von Chl c_2 zu Chl a in Tiefen von 10, 20 und 40 m.

Die Zooxanthellen der untersuchten Korallen erreichen eine Akklimatisierung an die sich mit der Tiefe verändernden Lichtbedingungen über die Erhöhung des akzessorischen Pigmentes Peridinin (s. Tab.27). Die Zooxanthellen der vier untersuchten Steinkorallenarten steigerten ihre Peridininkonzentrationen mit zunehmender Tiefe, bzw. abnehmender Lichtintensität, während die Chl a-Menge pro Zelle unverändert blieb (s. Tab. 5 und Abb. 15 a). Somit ergab sich in jedem Fall eine Erhöhung des Quotienten aus Peridinin zu Chl a.

In der Literatur finden sich sowohl Untersuchungen, die zu vergleichbaren Ergebnissen hinsichtlich der tiefenabhängigen Pigmentkonzentrationen pro Algenzelle gekommen sind wie in dieser Arbeit, als auch solche die eine Akklimatisierung der Symbionten bestimmter Korallenarten beschreiben die über eine Erhöhung der Chl a Konzentration erreicht wird.

Untersuchungen an *Montastrea annularis* ergaben gleiche Anpassungsmechanismen der Zooxanthellen in Bezug auf die Pigmentgehalte in Abhängigkeit von der Tiefe, wie sie in der vorliegenden Arbeit für vier Korallenarten beschrieben werden. Für Kolonien der Art *Montastrea annularis* wurde ebenso keine Veränderung des Chl a-Gehaltes pro Zooxanthelle mit zunehmender Tiefe gefunden. Der Chl c_2 Gehalt pro Zooxanthelle nahm bei *M. annularis* im Vergleich von Kolonien aus 5 und 52 m Tiefe nicht zu, während die Konzentration an Peridinin fast verdoppelt wurde (Dustan, 1982).

Hingegen konnte ein Anstieg an Chl a mit zunehmender Tiefe u. a. für *S. pistillata* gezeigt werden, in 3 m Tiefe enthielten die symbiontischen Algen 2,2 $\mu\text{g Chl a}$, in 40 m Tiefe stieg die Konzentration auf 6,6 $\mu\text{g Chl a} \times \text{Zelle}^{-1}$ an (Mc Closkey et al., 1984). Dies traf auch für andere Untersuchungen an *S. pistillata* Kolonien zu (Porter et al., 1984 und Falkowski & Dubinsky, 1981). Bei diesen Untersuchungen handelte es sich jedoch nicht um Vertikal verteilte Kolonien, sondern um horizontal, d.h. in der gleichen Tiefe lebenden Kolonien von unterschiedlich stark beleuchteten Standorten (vergl. Tab. 28). Um feststellen zu können, ob die Transplantationsrichtung einen Einfluss auf die Anpassungsstrategie der symbiontischen Algen hat, wurden in der vorliegenden Arbeit neben den vertikalen Versetzungsexperimenten mit Kolonien der Art *Mycedium elephantotus* gleichzeitig horizontale Transplantationen vorgenommen. Die horizontale Transplantationen von *M. elephantotus* Kolonien heller Standorte in 10 m Tiefe (ca. 350 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) an dunklere Standorte in 10 m Tiefe (ca. 35 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ergab eine signifikant ($p = <0,05$) erhöhte Chl a-Konzentration pro Zelle. Der Anstieg erfolgte von 2,6 $\mu\text{g Chl a} \times \text{Zelle}^{-1}$ bei einer Wachstumslichtintensität von 350 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ auf 4,7 $\mu\text{g Chl a}$ bei 35 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Während die Peridinin- und Chl c_2 -Konzentrationen pro Zelle unverändert blieben.

Die Ergebnisse der vertikalen Transplantationsversuche können die Vermutung bestätigen, daß die Zooxanthellen der *M. elephantotus* Kolonien eine Anpassung an die sich mit der Tiefe verändernden Lichtverhältnisse nur über die Erhöhung der Peridinmenge pro Zelle erreichen.

Bezogen auf den Pigmentgehalt pro Algenzelle, ergaben sich für die Chl a und die Chl c_2 Konzentrationen keine signifikanten Unterschiede im Vergleich zu den Kontrollmessungen aus den jeweiligen Ursprungstiefen und den Versetzungstiefen. Dies war zu erwarten, da auch die Kolonien, die permanent in Tiefen von 5, 10, 20 oder 40 m wuchsen, keine unterschiedlichen Chl a-Werte pro Zooxanthelle zeigten.

Ebenso konnten, weder für den Bezug pro Algenzelle, noch für den Oberflächenbezug signifikante Veränderungen des Chl c_2 -Gehaltes der transplantierten Kolonien bestimmt werden.

Der Peridiningehalt veränderte sich nur für Transplantationen, die über zwei bis drei Tiefenstufen erfolgten. Die Versetzungen von 5 nach 40 m und von 40 nach 5 m erbrachten jeweils eine Anpassung des Peridiningehaltes pro Zelle an die jeweilige Versetzungstiefe. Die Peridininkonzentration pro Zelle war in beiden Fällen signifikant verschieden von dem der Zooxanthellen aus Vergleichskorallen, die permanent in der Ursprungstiefe der transplantierten Koralle wuchsen. Die Versetzung von 5 nach 40 m erbrachte eine signifikante Erhöhung des Peridiningehaltes gegenüber der Peridininkonzentrationen von Kolonien aus 5 m Tiefe und solche die von 40 m nach 5 m umgesetzt wurden, zeigten eine signifikant niedrigere Peridinmenge pro Zelle im Vergleich zu den Messungen aus 40 m Tiefe.

Möglicherweise ist bei einigen Korallen die Regulation der Pigmentkonzentrationen ihrer symbiontischen Algen in Bezug auf die "Tiefe" anders, als auf "Schatten". Die Transplantationsrichtung scheint eine entscheidende Rolle zu spielen, so dass nicht alleine die Lichtintensität bzw. die Photonenflussdichte einen Einfluss auf die Anpassungsstrategie der Algen haben. Ebenso scheint die Lichtqualität bzw. weitere tiefenabhängige Faktoren die physiologische Reaktionen der Algen zu beeinflussen.

Diese Hypothese wird durch einige frühere Untersuchungen unterstützt, Scott und Jitts, 1977 konnten unterschiedliche photosynthetische Aktionsspektren für Zooxanthellen aus verschiedenen Tiefen zeigen. Sie vermuteten, dass die akzessorischen Pigmente hierbei eine Rolle spielen.

Es gibt offensichtlich eine Reihe von Anpassungsmechanismen, die von den Zooxanthellen verschiedener Wirtsorganismen in unterschiedlichem Maß genutzt werden. Die Symbionten der gleichen Wirtsart aus verschiedenen Regionen, zeigten unterschiedliche Anpassungsstrategien wie die Pigmentbestimmungen verschiedener Autoren für die Steinkorallenart *S. pistillata* zeigen (vergl. Tabelle 28).

Dies könnte zum einen darauf zurückzuführen sein, dass es sich um regional verschiedene Zooxanthellenrassen handelt, oder die Zooxanthellen besitzen eine große physiologische Reaktionsfähigkeit und die Anpassungsstrategien hängen zum großen Teil von den äußeren Bedingungen ab und stellen sich daher sehr variabel dar. Bzw. hängen möglicherweise von besonderen Lebensbedingungen ab wie Bspw. im Falle von *Leptoseris fragilis*, einer Koralle die in 95 bis 145 m Tiefe wächst (Fricke & Schuhmacher, 1983). Für die Zooxanthellen der Tiefwasserkoralle *L. fragilis* aus dem Golf von Aqaba wurde sowohl ein Anstieg der Chl a, als auch ein Anstieg der Chl c₂ Konzentration pro Algenzelle gefunden (Kaiser et al., 1993). Der Peridiningehalt pro Algenzelle war jedoch sehr gering und nahm mit zunehmender Tiefe weiter ab.

Bei dieser Korallenart wird die Veränderung der Pigmentkonzentrationen möglicherweise bedingt durch die spezielle Anpassung des Wirtes. In klarem Meerwasser verbleibt in 110 m Tiefe nur noch der blaue Spektralbereich mit einem Maximum bei 465 nm, Licht der Wellenlängen oberhalb von 500 nm sowie unterhalb von 410 nm ist in dieser Tiefe nicht vorhanden (Lüning, 1985). *L. fragilis* besitzt ein wirtseigenes Chromatophorensystem, an dessen Granula das wenige Licht, das in dieser Tiefe noch vorhanden ist, 0,15 - 3% des Oberflächenlichtes, dies entspricht $0,5 - 10 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, gestreut, reflektiert und transformiert wird. Das durch das Chromatophorensystem transformierte Licht entspricht dem Wellenlängenbereich (430 nm) indem das Chl a Lichtquanten absorbiert. Durch die Transformation wird die Wahrscheinlichkeit erhöht, daß die Lichtquanten von den Algenzellen für die Photosynthese genutzt werden (Schlichter et al., 1986). Um in diesen Tiefen Photosynthese betreiben zu können, ist es für die Zooxanthellen der *L. fragilis* von Vorteil die Chl –Konzentration zu erhöhen.

Tabelle 27: Signifikante Veränderungen der Pigmente und deren stöchiometrischen Verhältnissen in Abhängigkeit von der Tiefe, für die symbiotischen Algen von *M. elephantotus*, *A. squarrosa*, *A. variabilis* und *S. pistillata*. Angegeben sind jeweils die Tiefenstufen für die Symbionten der untersuchten Korallenarten, zwischen denen eine signifikante Erhöhung der Pigmentkonzentration pro Zelle, bzw. des Verhältnisses zweier Pigmente erfolgte.

Korallenart	$\mu\text{g Chl a} / \text{Zelle}$	$\mu\text{g Chl c}_2 / \text{Zelle}$	$\mu\text{g Perid.} / \text{Zelle}$	$\text{Chl c}_2 : \text{Chl a}$	$\text{Perid.} : \text{Chl a}$
<i>M. elephantotus</i>	–	–	10m < 20m 20m < 40m	–	10m < 20m 20m < 40m
<i>A. squarrosa</i>	–	–	5m < 10m 20m < 40m	–	5m < 10m 20m < 40m
<i>A. variabilis</i>	–	5m < 10m	10m < 20m	5m < 10m	10m < 20m
<i>S. pistillata</i>	–	–	5m < 10m	–	5m < 10m

Ein weiterer wichtiger Aspekt bei Untersuchungen der Fähigkeit zur Photoadaptation von zooxanthellaten Wirten und ihren symbiotischen Algen sind neben Messungen der Anzahl an Zooxanthellen pro Oberfläche oder Biomasse und des Pigmentgehaltes pro Algenzelle oder Oberflächeneinheit, auch die Berechnung der Veränderungen der Anzahl, Größe oder Organisation der Photosynthetischen Einheit (PSU).

Die Veränderungen der PSU wurden von den photokinetischen Parametern der gemessenen P/I Kurven abgeleitet und im nächsten Abschnitt erläutert.

Tabelle 28: Pigmentkonzentrationen und deren Verhältnisse für verschiedene zooxanthellale Korallenarten in Abhängigkeit von der verfügbaren Photonenflussdichte.

Korallenart	Herkunftstiefe oder Lichtbe- dingungen	$\mu\text{g Pigment} / 10^6$ Zooxanthellen					Quelle
		Chl a	Chl c ₂	Perid.	Chl c ₂ : Chl a	Perid. : Chl a	
<i>Montipora verrucosa</i>							Kinzie III et al., 1987
	Hell	7,68					
	Dunkel	7,64					
<i>Montastrea annularis</i>							Dustan, 1982
	2,5 m	2,4	1,38	1,84	0,58	0,77	
	8 m	6,28	1,6	5,9	0,25	0,94	
	31,5 m	2,45	0,8	2,43	0,33	0,99	
	52 m	2,4	1,3	3,41	0,54	1,42	
<i>Acropora hyacinthus</i>							Titlyanov et al., 1980
	15 m	6,2	2,3	2,1	0,37	0,34	
	50 m	9,6	4,1	3,8	0,42	0,34	
<i>Echinopora lamellosa</i>							Titlyanov et al., 1980
	15 m	6	2,5	2,1	0,41	0,35	
	40 m	7,7	3	4	0,51	0,52	
<i>Stylophora pistillata</i>							Porter et al., 1984
	Licht	2,98					
	Schatten	12,13					
<i>Stylophora pistillata</i>							Falkowski & Dubinski, 1981
	Licht	2,2					
	Schatten	8,3					
<i>Stylophora pistillata</i>							Mc Closkey et al., 1984
	3 m	2,2					
	35 m	6,6					
<i>Plerogyra sinuosa</i>							Vareschi & Fricke, 1986
	0-10 m	2,9		2		0,69	
	31-40 m	3,4		2,3		0,68	
<i>Leptoseris fragilis</i>							Kaiser et al., 1993
	70 m	5,71	6,15	2,05	1,08	0,36	
	116 m	11,38	13,33	0,84	1,17	0,074	
	160 m	57,68	110,01	1,04	1,9	0,018	
<i>M. elephantotus</i>							Diese Arbeit
	5 m	2,48	1,7	3,68	0,74	1,68	
	40 m	3,08	1,81	9,22	0,62	3,42	
<i>A. squarrosa</i>							Diese Arbeit
	5 m	3,14	2,25	3,76	0,72	1,48	
	40 m	3,1	2,64	6,25	0,87	3,23	
<i>A. variabilis</i>							Diese Arbeit
	5 m	2,09	1,14	2,36	0,56	1,2	
	40 m	2	1,47	6,42	0,74	3,29	
<i>S. pistillata</i>							Diese Arbeit
	5 m	2,58	1,42	4,45	0,58	2,02	
	40 m	2,49	2,16	6,54	0,96	3,16	

5.2 Photobiologische Konsequenzen der Akklimatisierung an die sich mit der Tiefe verändernden Umweltfaktoren

Die vorangegangene Diskussion der Freilandbeobachtungen und der Laboruntersuchungen konnte zeigen, dass sowohl die Wirtskoralle als auch die Symbionten in der Lage sind sich an die suboptimalen Bedingungen außerhalb ihrer Hauptwachstumszonen an zu passen. Die Wirtskolonien zeigen Anpassungen hinsichtlich der Koloniform, der Biomasse und dem Energieverbrauch. Die Zooxanthellen wiesen tiefenabhängig Veränderungen ihres Pigmentsystems auf, die zur Verbesserung der Ausnutzung der zur Verfügung stehenden Photonenflussdichten führt. Um Aussagen über die Fähigkeit zur Photoakklimatisierung machen zu können, wurde die photosynthetische Sauerstoffproduktion in Abhängigkeit von der Photonenflußdichte bestimmt. Die Darstellung der kurzzeitigen Verhältnisse der Photosyntheseleistungen zur Photonenflußdichte (P/I-Kurven), dient der Bestimmung der photokinetischen Parameter. Diese ermöglichen Aussagen über die Anpassungsfähigkeit des Photosyntheseapparates an sich z. B mit der Tiefe veränderte Lichtverhältnisse (Richardson et al., 83; Falkowski et al., 85; Osborne & Raven, 86, Langdon, 87; Morel et al., 87). Die symbiontischen Algen der untersuchten Steinkorallenarten waren alle in der Lage, ihren Photosyntheseapparat an die, mit der Tiefe abnehmenden Photonenflußraten an zu passen (vergl. Tab. 29). Obwohl die Wirtskorallen eindeutige Tiefenpräferenzen in ihrer Verbreitung am Riff aufweisen, zeigten alle Arten ein einheitliches Reaktionsmuster im Hinblick auf die tiefenabhängigen Veränderungen der photokinetischen Parameter.

Auf physiologischer Ebene ergaben sich Anpassungen hinsichtlich der minimal benötigten Photonenflussdichten (Kompensationspunkt I_c) um Photosynthese betreiben zu können, der Photonenflussdichte, mit der die Photosynthese maximal verlaufen konnte (Sättigungslichtintensität I_k), der photosynthetischen Effektivität (α), sowie der Respirationsrate. Bezüglich der Bruttphotosynthese- und Respirationsraten zeigten sich jedoch im Vergleich der verschiedenen Arten Unterschiede in der Höhe der maximalen Bruttphotosynthese- und Respirationsraten.

Die Kompensationslichtintensität

Im Hinblick auf die Kompensationslichtintensitäten (I_c), zeigten die symbiontischen Algen der untersuchten Steinkorallenarten eine Reduzierung der Kompensationslichtintensitäten als Anpassung an die mit der Tiefe abnehmende Photonenflussdichten. Die gemessenen Kompensationslichtintensitäten der untersuchten Korallenarten, von Kolonien mit Wachstumstiefen von 5 bis 40 m liegen unter den im Jahresdurchschnitt

gemessenen Photonenflussdichten in den entsprechenden Tiefen. So das in diesen Tiefen alle Arten in der Lage waren eine ausgeglichene O₂-Bilanz auf zu weisen.

Aus der Literatur ist bekannt (z. B. Lüning, 1985; Richter, 1988), daß die Kompensationspunkte von schwachlichtangepassten Pflanzen bei niedrigeren Photonenflussdichten erreicht werden als bei solchen, die unter Starklicht wachsen. Die niedrigeren Kompensationspunkte werden von Schwachlichtpflanzen durch einen reduzierten Stoffwechsel erreicht, der sich in einer geringeren Dunkelatmung zeigt (s. Respiration). Zudem wird die Lage des Kompensationspunktes noch von anderen Faktoren, wie der Umgebungstemperatur und der jahreszeitlich abhängigen Wachstumsintensität beeinflusst.

Die Kompensationslichtintensitäten der *M. elephantotus* Kolonien waren im Vergleich zu den drei weiteren untersuchten Arten in jedem Fall geringer, unabhängig von der Wachstumstiefe. Somit besitzen sie in allen Tiefen die Fähigkeit bei niedrigeren Lichtintensitäten eine positive O₂ - Bilanz aufzuweisen als die drei anderen Arten. D.h. die symbiontischen Algen von *M. elephantotus* Kolonien stellen ihren Wirten schon bei wesentlich geringeren Lichtintensitäten Energie zu Verfügung, als dies bei den anderen Korallenarten der Fall ist.

Lichtsättigungsintensitäten

Die Lichtsättigungsintensitäten (I_k) nahmen ebenfalls mit zunehmender Tiefe ab. Die Abnahme von (I_k) zeigt, daß die Zooxanthellen weniger Licht benötigen um die Photosynthese zu sättigen (Muller-Parker, 1985 u. 87). So dass die Photosynthese bei geringeren Photonenflussdichten maximal abläuft.

Die gemessenen Lichtsättigungsintensitäten liegen in Tiefen von 5 bis 20 m unter den im Jahresdurchschnitt gemessenen Photonenflussdichten in diesen Tiefen, so dass alle Arten die Fähigkeit besitzen, dass ganze Jahr über maximale Photosyntheseleistungen zu erbringen.

Die Lichtsättigungspunkte der *M. elephantotus* Kolonien (in vivo) lagen in allen Tiefen von 5 - 20 m signifikant (p= 0,001 - 0,0032) unter den Lichtsättigungsintensitäten, die für die gesamten Kolonien von *A. squarrosa*, *A. variabilis* und *S. pistillata* Kolonien bestimmt wurden. In diesem Tiefenbereich erreichen die Zooxanthellen der *M. elephantotus* Kolonien daher früher die maximale Photosyntheseleistung. Zum einen bedeutet dies für die *M. elephantotus* Kolonien, dass sie über einen längeren Zeitraum pro Tag maximale Photosyntheseleistungen erbringen können (vergl. Abbildung 9), zum anderen können höhere Photonenflussdichten keine weitere Steigerung der Photosyntheseleistung mehr bewirken, wie dies bei den Flachwasserkolonien der Fall ist. Die

Flachwasserkolonien können aufgrund der im Vergleich zu den *M. elephantotus* Kolonien höheren Sättigungslichtintensitäten, die im Tagesverlauf ansteigenden Photonenflussdichten nutzen um die Photosyntheseraten weiter zu erhöhen. Die drei Steinkorallenarten weisen mit Hauptwachstumszonen zwischen 5 und 15 m weisen dem entsprechend in diesen Tiefen 2 bis 3 Fach höhere Bruttphotosyntheseraten auf im Vergleich zu den *M. elephantotus* Kolonien (vergl. Tabelle 29),

In 40 m Tiefe wurde die Lichtsättigung der Photosynthese von den vier untersuchten Korallenarten bei gleichen Photonenflussdichten ($63 \text{ bis } 67 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) erreicht. Diese Photonenflussdichten wurden während der Messungen in den Jahren 1992 bis 1994 jedoch nur in den Sommermonaten Juli bis Oktober erreicht (vergl. Tab. 1). In 40 m Tiefe ist offensichtlich eine Zone erreicht, wo die Anpassungsfähigkeit der Zooxanthellen der untersuchten Wirtsarten an eine Grenze stößt, so dass die Symbionten nicht das ganze Jahr über in der Lage sind maximale Photosyntheseleistungen zu erbringen. Der Einfluss der Photosyntheseleistung auf die Energiebereitstellung für die Wirtskolonien wird in Abschn. 5.3 diskutiert.

Die photosynthetische Effektivität (α)

Eine Steigerung der photosynthetischen Effektivität und damit eine bessere Ausnutzung, der zur Verfügung stehenden Photonen, konnte für alle untersuchten Korallenarten festgestellt werden (vergl. Tabelle 29),

Die photosynthetische Effektivität der vier untersuchten Korallenarten von Kolonien mit einer Wachstumstiefe von 5 m der waren gleich ($0,063 \mu\text{g O}_2 \times \text{Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1} \times \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Für die Messungen der P/I Kurven von Kolonien aus 40 m Tiefe lag [α] immer über 0,1.

Im Vergleich zu *A. variabilis* Kolonien aus 10 und 20 m Tiefe war α für *M. elephantotus* und *S. pistillata* signifikant niedriger. Die photosynthetische Effektivität nahm für die *A. squarrosa* Kolonien zwischen 5 und 20 m kontinuierlich zu ($p = <0,0014$).

Zwischen 20 und 40 m vermochten die *A. squarrosa* Kolonien α nicht mehr zu steigern.

Die gesamten Kolonien der Art *M. elephantotus* zeigten wie die *S. pistillata* Kolonien erst zwischen 20 und 40 m eine signifikante Zunahme von α ($p = <0,009$) bzw. ($p = <0,0046$).

Die maximalen Bruttophotosyntheseraten (photosynthetische Kapazität ($P_{B \max.}$))

In Abbildung 23 a-d sind vergleichend die maximalen Bruttophotosyntheseraten der verschiedenen Versuchsreihen für die untersuchten Korallenarten dargestellt. Wurden die Produktionsdaten auf Chl a bezogen, ergaben sich im wesentlichen zwei Reaktionstypen auf die sich mit der Tiefe verändernden Umweltbedingungen, in Bezug auf die Bruttophotosyntheseraten:

1. Für die Kolonien (in vivo) der Arten *M. elephantotus* und *S. pistillata*, sowie der Nubbins von *S. pistillata* konnte keine tiefenabhängige Veränderung der maximalen Bruttophotosyntheseleistung festgestellt werden.
2. Beide Acroporaarten zeigten für alle Versuchsreihen eine signifikante Reduzierung der photosynthetischen Kapazität ($P_{B \max.}$) mit zunehmender Tiefe.

Auch wenn wie bei Kolonien der Arten *M. elephantotus* und *S. pistillata* die maximale Photosyntheseleistung nicht mit zunehmender der Tiefe vermindert wird, so ist in 20 und 40 m der Zeitraum pro Tag in denen die Photosynthese maximal verlaufen kann verkürzt (s. Tabelle 17) im Vergleich zu Kolonien aus 5 bis 10 m Tiefe. Bei gleicher photosynthetischer Produktivität der Zooxanthellen, werden den Kolonien aus größeren Tiefen pro Tag geringere Energiemengen in Form von fixiertem Kohlenstoff zur Verfügung gestellt.

Respiration

Eine Abnahme der Respirationsrate wird als weitere Anpassungsreaktion der Koralle an geringer werdende Lichtintensitäten diskutiert (Davis, 1980; Jaques u. Pilson, 1983; Titlyanov, 1987; Titlyanov, 1988). Die Respirationsraten der Korallen ist ein wichtiger ökophysiologischer Parameter, der ihren Energiebedarf charakterisiert. Bei hermatypen Korallen existieren Kolonien aus größeren Tiefen unter geringeren Photonenflussdichten und ebenso unter einer qualitativen Veränderung des Lichtes im Vergleich zu Kolonien aus flacheren Riffzonen. Hieraus resultiert eine geringere photosynthetische Kohlenstofffixierung durch die Zooxanthellen im Korallengewebe, (Davis, 1977).

Die auf Basis von Chl a berechneten Respirationsraten nahmen mit zunehmender Tiefe bei fast allen untersuchten Korallenarten ab. Eine Ausnahme waren hier nur die Kolonien der Art *S. pistillata*, sie wiesen keine tiefenabhängige Reduzierung der Respirationsraten auf (s. Tabelle 29).

Die Abnahme der Respirationsraten erfolgte bei den Versuchskorallenarten in unterschiedlichen Tiefen. Kolonien der Arten *A. squarrosa* ($p = 0,014$) und *A. variabilis*

verringerten ihre pigmentbezogenen Respirationsraten signifikant nur zwischen 20 und 40 m, wobei dies im Falle von *A. variabilis* nur als Trend angegeben werden kann, da nur zwei Messungen mit Kolonien aus 40 m durchgeführt werden konnten.

M. elephantotus Kolonien senkten ihre Respirationsraten signifikant für den Vergleich von Kolonien aus 10 und 20 m Tiefe ($p = 0,006$).

Im Vergleich wiesen die *M. elephantotus* Kolonien in allen Tiefen signifikant ($p = 0,009$ bis $0,253$) geringere Respirationsraten auf als Kolonien der Arten *A. squarrosa*, *A. variabilis* und *S. pistillata* (s. Tabelle 29). Mit zunehmender Tiefe reduzierten die untersuchten Steinkorallenarten ihre Stoffwechselaktivitäten, die sich in einer Verminderung der oberflächenbezogenen Respirationsraten zeigt. Die in Abhängigkeit von der Tiefe verminderten Respirationsraten stellen so eine Anpassung an den mit der Tiefe geringer werdenden Energietransfer von den Symbionten zum Wirt dar.

Zu einem ähnlichen Ergebnis kommen McClosekey & Muscatine (1984), sie fanden für *S. pistillata* Kolonien aus 35 m eine um 50 % reduzierte Respirationsrate im Vergleich mit Kolonien aus 5 m Tiefe. Die mit der Tiefe abnehmende Respiration wird von den Autoren direkt mit der geringer werdenden photosynthetisch fixierten Kohlenstoffmenge korreliert.

Photoakklimatisation durch Veränderungen der Photosynthetischen Einheit (PSU)

Veränderungen der PSU können über die photokinetischen Parameter der Photosyntheselichtkurven bestimmt werden, wenn diese mit der Bezugsgröße Chl a berechnet wurden. Vermehren die symbiontischen Algen als Anpassung an die mit der Tiefe geringer werdenden Lichtintensitäten ihre akzessorischen Pigmente, relativ zu Chl a, wird sich dies in den P/I-Kurven in einem Anstieg der photosynthetischen Effektivität zeigen. Die Sättigungslichtintensitäten werden hingegen schon bei geringeren Photonenflussdichten erreicht. D.h. bei einer Vergrößerung der PSU bei konstanter Anzahl erhöht sich die photosynthetische Effektivität der Algenzellen. Wird hingegen die Anzahl der PSU vermehrt, äußert sich dies in einer Zunahme der photosynthetischen Kapazität (Chang et al., 1983; Prèzelin, 1987).

Die Auswertung der Photosynthese-Lichtkurven der symbiontischen Algen, der hier untersuchten Steinkorallenarten ergaben für alle Arten eine Vergrößerung der PSU. Die Photoakklimatisation erfolgte bei den Zooxanthellen, der vier Steinkorallenarten über die Vermehrung der akzessorischen Pigmente und nicht über eine Erhöhung der PSU Anzahl. Aus den berechneten Verhältnissen der akzessorischen Pigmente Chl c_2 und Peridinin zu Chl a geht hervor, daß bei allen untersuchten Arten hauptsächlich die Peridininkonzentration erhöht wurde (Tabelle 5 und Abbildung 15 e). Für andere

Wirtsorganismen konnte gezeigt werden, daß sowohl die Vermehrung der PSU Anzahl als auch die Anhebung der akzessorischen Pigmente an der Akklimatisierung beteiligt sein können. Chang et al., 1983 konnte dies für isolierte Zooxanthellen der Actinie *Aiptasia pulchella* zeigen. Dustan, 1982 beschrieb für *Montastrea annularis* ebenso eine Vergrößerung der PSU als Anpassung an die sich mit der Tiefe ändernden Lichtverhältnisse.

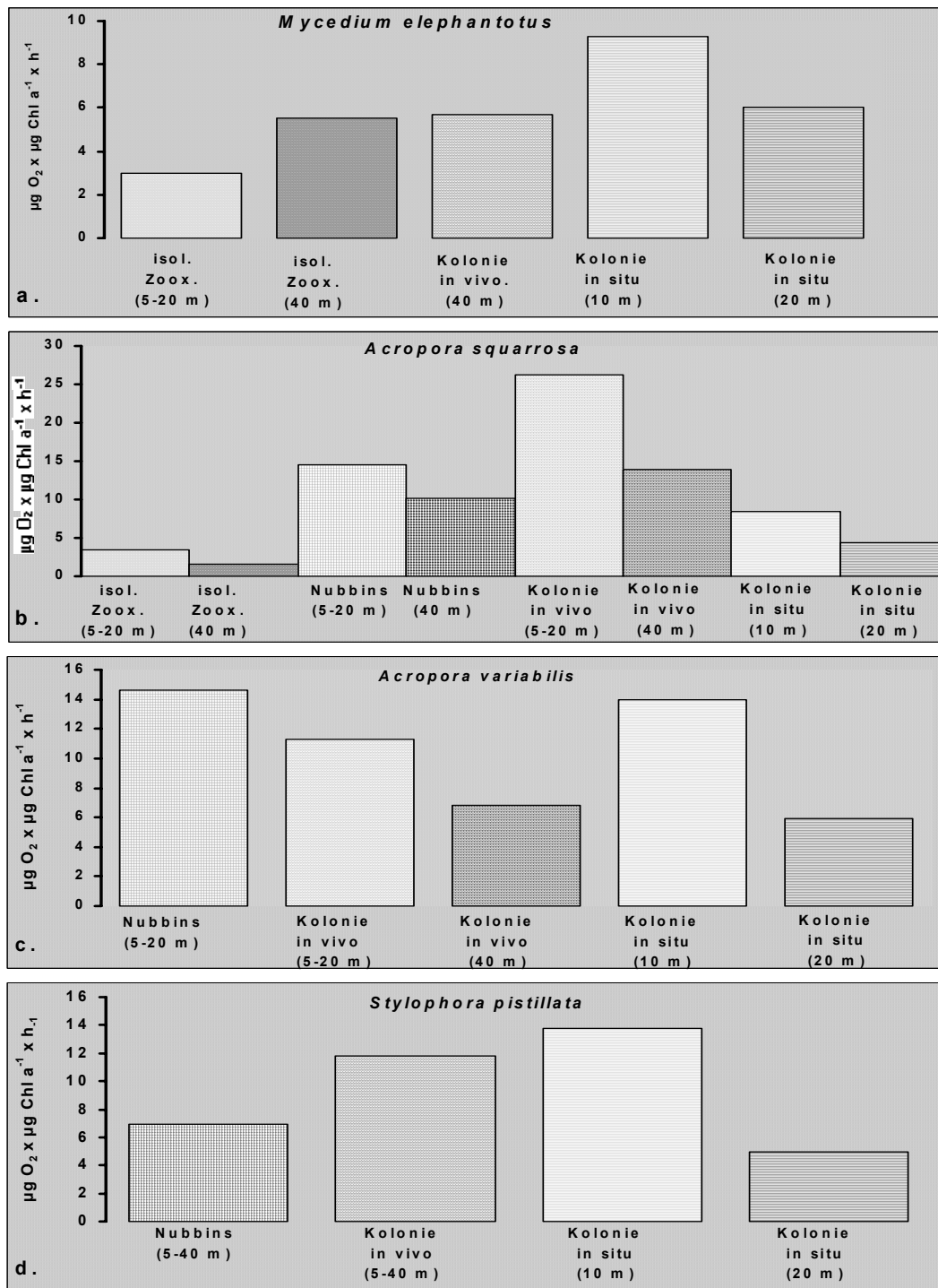


Abbildung 36: Vergleich der maximalen Bruttophotosyntheseraten ($\mu\text{g O}_2 \times \text{Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$) von vier Steinkorallen für die verschiedenen Versuchsgruppen (isolierte Zooxanthellen; Nubbhins; Kolonie in vivo und Kolonie in situ). a) *Mycedium elephantotus*; b) *Acropora squarrosa*; c) *Acropora variabilis* und d) *Stylophora pistillata*

Tabelle 29: Zusammenstellung der photokinetischen Parameter, aus den Versuchsreihen mit isolierten Zooxanthellen, Nubbins, ganzen Kolonien (in vivo), sowie gesamten Kolonien (Messung in situ). Die Daten der in situ Messungen wurden der Arbeit von Kuhrau (2002) entnommen. Bei den mit * markierten Daten handelt es sich um Meßwerte von Kolonien aus 2 m Tiefe.

Photokinetische Parameter	Tiefe [m]	<i>Mycedium elephantotus</i>			<i>Acropora squarrosa</i>				<i>Acropora variabilis</i>			<i>Stylophora pistillata</i>		
		Zooxanthellen (in vitro)	Kolonien (in vivo)	Kolonien (in situ)	Zooxanthellen (in vitro)	Nubbins (in vivo)	Kolonien (in vivo)	Kolonien (in situ)	Nubbins (in vivo)	Kolonien (in vivo)	Kolonien (in situ)	Nubbins (in vivo)	Kolonien (in vivo)	Kolonien (in situ)
P_{Bmax} [$\mu\text{g O}_2\text{x h}^{-1} \text{x } \mu\text{g Chl a}^{-1}$]	5	2,45	5,2	-----	3,76	15,5	27,0	6,7*	18,3	10,4	16*	6,7	10,1	8,6*
	10	3,28	6,4	9,3	3,04	13,3	20,8	8,4	14,2	10,8	14	10,1	9,9	13,8
	20	3,38	4,7	6,0	3,82	14,9	23,5	4,3	9,7	12,7	5,9	5,4	14,1	5
	40	5,45	6,6	-----	1,5	10,2	13,9	-----	-----	6,8	-----	5,5	13,0	-----
R [$\mu\text{g O}_2\text{x h}^{-1} \text{x } \mu\text{g Chl a}^{-1}$]	5	-0,81	-1,87	-----	-1,26	-7,9	-5,59	-1,56*	-10,8	-4,38	-2,01*	-5,2	-4,27	-3,25*
	10	-0,84	-2,16	-2,57	-0,94	-7,8	-4,92	-1,37	-6,2	-3,54	-3,41	-5,2	-4,41	-2,53
	20	-0,94	-1,12	-2,28	-1,51	-6,8	-6,69	-0,65	-4,1	-3,2	-0,9	-2,0	-5,69	-1,26*
	40	-0,9	-1,17	-----	-0,22	-2,9	-3,96	-----	-----	-1,32	-----	-0,99	-4,84	-----
I_C [$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	5	14	34,4	-----	30	74,3	100	50	81,7	114	76	52,9	67,7	68*
	10	11	33,2	29	22	66,9	50	36	54,3	41,9	59	52	71,2	44
	20	10	20,2	20	25	36,5	36,2	25	28,8	38,1	27	18	42,3	35
	40	5	12,2	-----	5	22,5	18,0	-----	-----	-----	-----	14,4	32,6	-----
I_K [$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	5	42	109	-----	83	129	230	182*	153	152	268*	108	151	304*
	10	43	103	129	67	109	214	180	93	114	191	108	104	209
	20	41	65	63	58	73	127	155	59	145	145	50	113	124
	40	30	61	-----	37	66	67	-----	-----	64	-----	34	67	-----
α -Slope [$\mu\text{g O}_2 \text{x } \mu\text{g Chl a}^{-1} \text{x } \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	5	0,058	0,05	-----	0,045	0,12	0,066	0,008	0,12	0,068	0,0073	0,06	0,067	0,012
	10	0,075	0,065	0,02	0,045	0,12	0,097	0,011	0,15	0,094	0,015	0,09	0,092	0,015
	20	0,096	0,072	0,026	0,065	0,2	0,185	0,07	0,16	0,087	0,008	0,1	0,125	0,01
	40	0,18	0,107	-----	0,04	0,15	0,206	-----	-----	0,105	-----	0,16	0,193	-----

5.3 Einfluß der täglich verfügbaren Strahlung (PAR) auf den Energiestatus von vier Steinkorallenarten

Da im Golf von Aqaba aufgrund der geographischen Lage (29°30'N) in den Sommermonaten und Wintermonaten deutliche Unterschiede sowohl in der Tageslänge als auch in der Photonenflußdichte herrschen (vgl. Abbildung 9 a & b), war die Berechnung der täglichen Produktion der symbiontischen Algen wichtig um feststellen zu können, ob der Ernährungsbeitrag, den die Zooxanthellen an die Wirtskorallen leisten das gesamte Jahr über ausreichend war, um den Energiebedarf der Symbiose decken zu können. Vor dem Hintergrund, dass die Kalzifizierungsrate der hermatypischen Korallenkolonien in nicht unerheblichem Maß durch die Photosyntheseleistung ihrer Symbionten gesteigert wird, wurde angenommen das durch die geringeren Photonenflussdichten in den Wintermonaten, die Energiebereitstellung der symbiontischen Algen und somit auch die Kalzifizierungsraten der Steinkorallen reduziert sind.

Die täglichen Photonenflussdichten verminderten sich von 46 % des Oberflächenlichtes in 5 m Tiefe auf 4 % in 40 m (Tabelle 2). In den Sommermonaten (Juli bis September) entsprach dies bei einer durchschnittlichen Oberflächeneinstrahlung von $1800 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $855 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in 5 m und $60 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in 40 m Tiefe. In den Wintermonaten mit mittleren Oberflächeneinstrahlungen von $1400 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ reduzierten sich die Photonenflußdichten um 30% d.h. in 5 m wurden noch $636 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gemessen und in 40 m $42 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Aufgrund der kürzeren Tageslängen im Winter und den geringeren Photonenflußdichten, waren die täglichen Zeiten, in der die Lichtintensität über den Kompensationspunkten der Zooxanthellen, der vier untersuchten Steinkorallenarten lag, um 30 % vermindert. Art- und tiefenabhängig ergaben sich für die Zooxanthellen kürzere Zeiten, in denen die Photosynthese in den Sättigungsbereich gelangte (Tabelle 17). Zwischen 5 und 20 m war die tägliche Dauer, in der die Photonenflußdichte über der Lichtsättigungsintensität der Zooxanthellen lag um 35 bis 50 % gesunken. Im Winter konnte die Photosynthese der Korallen in flachen Bereichen (5 bis 10 m) für ca. 5 bis 6 Stunden im Lichtsättigungsbereich verlaufen, während dies im Sommer zwischen 8 und 9 Stunden möglich war. Für Kolonien aus 20 m ergaben sich maximal 4,7 h, bzw. 4,3 h pro Tag mit $P_{B \text{ max.}}$ (*M. elephantotus* bzw. *S. pistillata*), die beiden Acropora Arten konnten in dieser Tiefe im Winter für ca. 2,5 Stunden unter Lichtsättigung produzieren. In 40 m Tiefe wurde in den Wintermonaten die Sättigungslichtintensität von keiner der vier Korallenarten erreicht. Aus den tiefenabhängig reduzierten Photonenflußdichten ergaben sich für alle untersuchten Arten, sowohl im Sommer als auch im Winter abnehmende tägliche Bruttophotosyntheseraten (s. Tabelle 13).

Im Winter nahmen die täglichen Photosyntheseraten bei allen Arten in allen Tiefen zwischen 32 und 34 %, gegenüber den Produktionsraten im Sommer ab. Dies stimmt mit der sich im Winter um ca. 30 % reduzierenden Photonenflußdichte gut überein und steht zum anderen mit der geringeren täglichen Photosynthesedauer im Zusammenhang.

Die Ergebnisse (Tabelle 13) zeigen, daß die symbiontischen Algen der untersuchten Korallenarten in der Lage waren, im Sommer über eine bathymetrische Verteilung zwischen 5 und 40 m ihre photosynthetische Produktion in der täglichen Bilanz ($P_{B \text{ max.}} / R_{24}$) über der Respiration zu halten, so daß der Quotient aus Produktion und Respiration über eins lag. In den Sommermonaten reichte somit die Tageslänge und die Anpassungsfähigkeit des Photosyntheseapparates aus, um auch bei den in Tiefen von 20 und 40 m geringen Photonenflußdichten ausreichende Photosyntheseraten zu erreichen, so daß die Korallen ein ausgeglichenes Verhältnis zwischen Produktion und Respiration aufweisen.

Für die *M. elephantotus* Kolonien konnte eine signifikante Steigerung des $P_{B \text{ max.}} / R$ -Quotienten festgestellt werden. Dieses günstigere Verhältnis von Energiegewinn über die Photosynthese und dem Energieverbrauch der Symbiose, liegt an den vor allem in 20 und 40 m Tiefe stark reduzierten Respirationsraten der *M. elephantotus* Kolonien (vergl. Tabelle 29).

Die Ergebnisse dieser Arbeit weisen darauf hin, daß die Anpassungsfähigkeit der Symbiose an die sich mit der Tiefe ändernden Umweltbedingungen, für verschiedene Korallenarten in unterschiedlichem Maße erfolgen. Für die untersuchten Arten aus dem Golf von Aqaba scheint die Anpassungsfähigkeit bei *A. squarrosa* und *S. pistillata* in geringerem Maße gegeben zu sein als bei den beiden anderen Korallenarten.

In den Wintermonaten konnte nur für Kolonien der Art *M. elephantotus* und *A. variabilis* photosynthetische Quotienten gefunden werden, die über 1 lagen. Für die Arten *A. squarrosa* und *S. pistillata* war die Respiration in den Wintermonaten in jedem Fall größer als die photosynthetische Sauerstoffproduktion.

Die einfachste Bestimmung, um den quantitativen Beitrag der photosynthetischen Kohlenstofffixierung für die Symbiose zu beschreiben, ist das oben angegebene Verhältnis (P/R) zwischen der täglichen Bruttophotosynthese und dem über die Respiration in 24 h verbrauchten Sauerstoff.

Die Quotienten aus P/R können jedoch keine Hinweise liefern, welchen Beitrag die Zooxanthellen zum Energiebedarf ihrer Wirtskorallen beisteuern. Da der Anteil der Respiration am Gesamtenergiebudget der Korallen mit etwa 60-70% (Sorokin, 1993) am größten ist, stellt die von Muscatine et al., 1981 aufgestellte Formel zur Bestimmung von

CZAR (contribution to translocated zooxanthellae carbon to animal daily respiration) eine Möglichkeit dar, um abschätzen zu können, ob der Grundenergieumsatz der Korallen über die Photosyntheseleistung der Zooxanthellen gedeckt werden kann.

Für die im Golf von Aqaba untersuchten Korallenarten wurde der Einfluß tiefenabhängiger Faktoren, sowie die Auswirkung der jahreszeitenabhängig variierenden Photonenflußdichten auf die von den Zooxanthellen zur Wirtskoralle transferierten Kohlenstoffmengen (CZAR) betrachtet.

Während für Kolonien der Arten *A. squarrosa* und *S. pistillata* ein mit der Tiefe abnehmender CZAR - Anteil berechnet wurde, ergab sich für Kolonien der Art *A. variabilis* eine in allen Tiefen unveränderter Anteil an Kohlenstoff, der an den Wirt abgegeben werden kann. Die Kolonien von *M. elephantotus* steigerten die an das Wirtsgewebe abgegebene Menge an Kohlenstoff signifikant ($p = 0,028$) mit zunehmender Tiefe,

Während der Sommermonate lag der CZAR - Anteil der *A. squarrosa* und *A. variabilis* Kolonien in Tiefen von 5 bis 20 m über 100 %. Kolonien der Art *S. pistillata* wiesen nur in 5 m Tiefe einen CZAR - Anteil von 100 % auf, in 10 und 20 m wurden nur noch 87 % und in 40 m 78 % erreicht.

M. elephantotus nimmt hier eine gewisse Sonderstellung ein, da die Kolonien aus 5 und 10 m auch in den Sommermonaten keine ausreichende Deckung ihres respiratorischen Energiebedarfs über die Photosynthese erreichen, in ihrer Hauptwachstumstiefe zwischen 20 und 40 m hingegen kann der Energiebedarf der Respiration vollständig über die an den Wirt abgegebene Kohlenstoffmenge gedeckt werden.

In den Wintermonaten war keine der vier Steinkorallen in der Lage, ihren Grundumsatz über die Photosyntheseleistung ihrer symbiontischen Algen zu decken (Abbildung 29). Von verschiedenen Autoren (Davis, 1984; Muscatine et al., 1984; Edmunds & Davis, 1986) wurde angenommen, daß Kolonien aus Flachwasserzonen ca. 90-95% des während der Photosynthese fixierten Kohlenstoffs der Wirtskoralle zur Verfügung gestellt werden kann. Diese Translokationsrate wurde von den untersuchten Korallenarten im Golf von Aqaba während der Sommermonate in Tiefen von 5 bis 40 m erreicht.

Für *S. pistillata* wurden CZAR Anteile von 157 bzw. 143 % berechnet für Kolonien aus 3 m Tiefe (Muscatine et al., 1984), während Kolonien von schattigen Standorten oder aus größeren Tiefen (35 m) Werte zeigten, die auf 78 bzw. 53% gefallen waren (McCloskey & Muscatine, 1984), so daß auch hier für Kolonien aus größeren Tiefen bzw. von Standorten mit geringeren Photonenflußdichten postuliert wurde, daß heterotrophe Nahrung zur Energieversorgung nötig war.

CZAR gibt nur den Anteil zum Grundumsatz wieder, der durch den respiratorischen Energieverbrauch gekennzeichnet ist. Daneben muß ebenso Energie für das Wachstum, Vermehrung und die Mucusproduktion bereitgestellt werden.

So das eine 100%tige Deckung der Respiration über Photoassimilate keine Aussage darüber zuläßt, ob die Energieversorgung der Korallen ausschließlich über die autotrophe Ernährung erfolgen kann.

Für die im Golf von Aqaba untersuchten Korallenarten, kann daher angenommen werden, dass sie neben der photoautotrophen Ernährung noch andere heterotrophe Nahrungsquellen wie die Aufnahme von DOM (disolved organnic material), POM (particular organic material) oder den Fang von Plankton nutzen müssen (s. Abschn. 1). Die *M. elephantotus* Kolonien sind besonders gut an die Bedingungen in größeren Tiefen angepasst, da zum einen die sowohl die Korallenkolonie als auch die Zooxanthellen eine gute Anpassung an die in größeren Tiefen verminderten Photonenflussdichten zeigen und zum anderen sind die Kolonien gleichzeitig in der Lage auch das heterotrophe Angebot in besonderem Maße zu nutzen (Schlichter et al., 1998.).

Findet sich diese jahreszeitenabhängige Schwankung der Nutzung autotropher Energie in der Karbonatproduktion der Korallen wieder?

Symbiosen zwischen Invertebraten und Dinoflagellaten spielen eine sehr wichtige Rolle in oligotrophen tropischen Gewässern. In Korallenriffen tragen solche Symbiosen signifikant zu hohen Bruttoproduktion und zum Riffwachstum bei (Iglesias-Prieto et al., 1997). Die Photosyntheseleistung der Algen wird auch korreliert mit einer erhöhten Karbonatproduktion von zooxanthellaten Korallen im Vergleich zu azooxanthellaten verantwortlich gemacht, (Goreau & Goreau, 1959; Goreau, 1977; Barnes & Chalker, 1990). Die Abhängigkeit der Kalzifizierungsrate von der Lichtintensität konnte für eine Reihe von Arten experimentell gezeigt werden (Wells, 1957; Kuhrau, 2002 unv.). Für einige zooxanthellate Riffkorallen wurden Fähigkeiten zur Aragonitdeposition gefunden, die eine Größenordnung über der nichtzooxanthellater Arten lag, zudem zeigten die meisten riffbildenden Arten eine hohe Korrelation zwischen der Zooxanthellendichte und der Kalzifizierungsrate (Stanley, 1995). Für *Astrangia danae* wurde eine Kalzifizierungsrate gefunden, die streng korreliert war mit der Zooxanthellenzahl bei einer Temperatur von 27°C und Lichtsättigung. Des weiteren fanden die Autoren im Licht wesentlich höhere Kalzifizierungsraten für symbiontische Kolonien als für nicht symbiontische. Wobei die lichtinduzierte Kalzifizierungsrate auch temperaturabhängig war. Bei einer Temperatur von 27°C und Lichtsättigung wurde ein Anstieg der

Kalzifizierungsrate gefunden, während für Temperaturen unterhalb von 15°C kein Einfluß der Symbionten auf die Kalzifizierungsrate festzustellen war.

Die Beziehung zwischen der Kalzifizierungsrate und dem Licht bestätigt die Wichtigkeit der Photosynthese (Barnes & Chalker, 1990) und die Bedeutung der Zooxanthellen für die Formation massiver Riffstrukturen. Es ist jedoch anzunehmen, daß keine einfache Quantitative Beziehung zwischen der Kalzifizierungsrate und dem Licht besteht.

Die Untersuchungen mit den Steinkorallenarten *M. elephantotus*, *A. squarrosa* und *A. variabilis* ergaben eine gute Korrelation zwischen photosynthetischer Produktion (s. Abbildung 37) und der Kalzifizierungsrate. Die Karbonatproduktion wurde in den gleichen Zeiträumen gemessen wie die photosynthetische Produktion. Die Daten zur Karbonatproduktion wurden der Arbeit von Kuhrau (2002 in Vorbereitung) entnommen.

Trotz dieser guten Korrelation nimmt die Kalzifizierungsrate in den Wintermonaten nicht so extrem ab, wie es die Reduzierung des CZAR - Anteils vermuten ließe. Dies legt die Vermutung nahe, daß die Korallen neben dem autotrophen Beitrag der Zooxanthellen noch auf andere Nahrungsressourcen angewiesen sind.

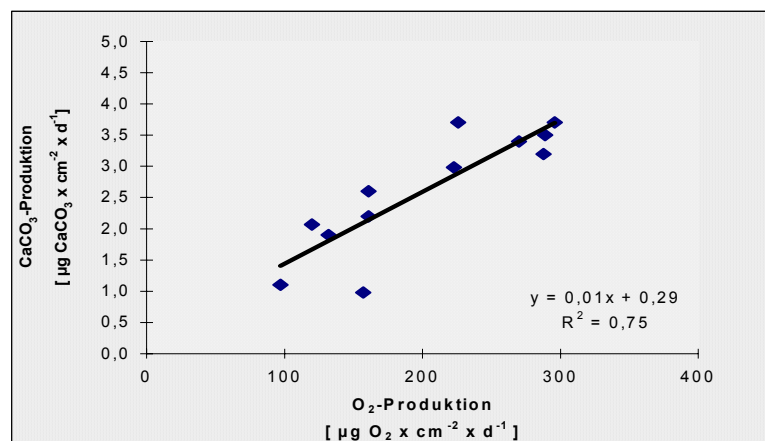


Abbildung 37 : Korrelation der Kalzifizierungsrate mit der lichtabhängigen, photosynthetischen O₂ - Produktion der Zooxanthellen für drei Steinkorallenarten aus dem Golf von Aqaba : *M. elephantotus*, *A. squarrosa* und *A. variabilis*. Die Kalzifizierungsraten stammen aus Kuhrau (2002 in Vorbereitung)

5.4 Transplantationsversuche mit Kolonien der Art *Mycedium elephantotus*

Die Versetzungsexperimente sollten erste Hinweise liefern, ob die Anpassungsfähigkeit der Zooxanthellen, an die mit zunehmender Tiefe geringer werdenden Photonendichten möglicherweise darauf beruhen, daß die Wirtskorallen tiefenabhängig verschiedene Zooxanthellenarten besitzen, deren physiologische Leistungen an die Wachstumstiefe optimal angepasst sind. Als Hypothese wurde angenommen, daß durch den Besitz speziell angepasster Zooxanthellenarten mit einem möglicherweise

eingeschränkten physiologische Reaktionsmuster, nur bedingt Anpassungen an die Versetzungstiefen erreicht werden.

Veränderung der photokinetischen Parameter der transplantierten Kolonien

Transplantationen, die nur über eine Tiefenstufe erfolgten, erbrachten keine Anpassung der photokinetischen Parameter an die Versetzungstiefe. Eine Adaptation der photokinetischen Parameter erfolgte immer dann, wenn auch signifikante Unterschiede eines photokinetischen Parameters für die Kolonien zwischen 5 und 40 m Herkunftstiefe und der Versetzungstiefe beschrieben wurden.

Das bedeutet, daß Adaptationen in dem Maße stattfinden, indem auch die Kolonien aus den Ursprungstiefen signifikante Unterschiede in Bezug z. B. auf die Kompensationslichtintensitäten und Sättigungslichtintensitäten aufwiesen (s. Tabelle 11). Die *Mycedium elephantotus* Kolonien waren im Gegensatz zu *Montastrea annularis* (Dustan, 1982) in der Lage sowohl als starklicht- bzw. schwachlichtangepasste Form sich an die jeweils umgekehrten Wachstumsbedingungen anzupassen.

Auch die Ergebnisse der Pigmentuntersuchungen konnten zeigen, dass *M. elephantotus* Kolonien in der Lage waren in beiden Richtungen zu adaptieren (s. Abschn. 5.1.2). Die *Mycedium elephantotus* Kolonien zeigten jedoch trotz der Anpassungsfähigkeit eine eindeutige Präferenz für weniger gut beleuchtete Standorte.

Kolonien, die von gut beleuchteten Standorten im Flachwasser an solche mit geringeren Photonenflußdichten in größeren Tiefen (20 bzw. 40 m) versetzt wurden wiesen eine größere Überlebensquote auf, als solche die in der umgekehrten Richtung versetzt wurden.

Auch Yap et al. (1998) fand bei seinen Transplantationsexperimenten mit den Steinkorallenarten, *Porites cylindrica* und *Porites rus* eine höhere mortalitätsrate bei Kolonien, die in die flacheren Riffbereiche umgesetzt wurden, als bei solchen, die aus der Flachwasserzone in größere Tiefen versetzt wurden. Sie fanden signifikante Effekte der Wasserbewegung und der Lichtintensität auf die mortalität der transplantierten Kolonien. Ähnliche Trends der Mortalität in Abhängigkeit von der Tiefe wurden auch von Dustan (1982), sowie Bak & Nieuwland (1995) beschrieben. Dustan (1982) fand eine höhere Überlebensraten für Korallen, die aus 15 m Tiefe nach 30 m Tiefe versetzt werden, im Vergleich zu Transplantationen in umgekehrter Richtung. Bak & Nieuwland (1995) bestimmten tiefenabhängige Variablen wie Turbulenz, Licht und Fressfeinde. In größeren Tiefen (30-40 m) fanden sie bezüglich dieser Variablen konstantere Verhältnisse.

Im Fall von *M. elephantotus* könnte auch die Koloniewuchsform eine Rolle spielen. In größeren Tiefen, weisen die *M. elephantotus* Kolonien eine glatte Fächerform auf, so dass die gesamte Fläche der Bestrahlung ausgesetzt ist. Dies bringt in größeren Tiefen eine bestmögliche Ausnutzung der für die Photosynthese nutzbaren Photonen. In den Flachwasserbereichen waren die Fächer zunehmend „gewellter“, so dass stärker und schwächer beleuchtete Areale auf der Kolonieoberfläche entstanden (s. Abschn. 5.1.2). Diese Wuchsform bringt möglicherweise den Vorteil, dass die Zooxanthellen vor zu hoher Lichteinstrahlung, geschützt sind. Die transplantierten Tiefwasserkolonien können ihre Wuchsform nicht anpassen, so dass die Zooxanthellen möglicherweise zu hohen Photonenflussdichten bzw. einer sehr hohen UV-Belastung ausgesetzt sind. Fehlen hier Schutzmechanismen kann durch Bleaching (ausbleichen der Kolonie durch den Verlust der Symbionten) die hohe Mortalitätsrate verursacht werden. Die Ursache des Bleaching- Phänomens ist noch nicht eindeutig geklärt. Es wird davon ausgegangen, dass eine hohe UV- Belastung, sowie hohe Wassertemperaturen für die Zerstörung der Symbiose verantwortlich sind (Lesser & Shick, 1989; Wood, 1999; Dunne & Brown, 2001). Auch diese Ergebnisse deuten darauf hin, dass die Tiefenpräferenz sowohl von der Wirtskoralle als auch von den Symbionten abhängig ist. Die Tiefenverteilung der untersuchten Arten in Aqaba scheinen zu einem großen Anteil auf der Anpassungsfähigkeit (Veränderung der Kolonieforn, Nutzung weiterer Nahrungsrecourcen neben der photoautotrophen Ernährung, wie POM, DOM) der Wirtskoralle zu basieren

5.5 Enzymelektrophoretische Untersuchungen

Die physiologischen Untersuchungen zur Photoaklimatisation haben gezeigt, daß die symbiontischen Algen der vier Korallenarten über einen weiten Tiefenbereich in der Lage sind, die Leistungsfähigkeit ihres Photosyntheseapparates an die photischen Umgebungsbedingungen anzupassen. Diese Anpassungsfähigkeit wird häufig mit der physiologischen Plastizität der Zooxanthellen erklärt (Falkowski et al., 1990; Gattuso et al., 1993). Es besteht jedoch auch die Möglichkeit, daß es Zooxanthellenarten gibt die, entsprechend ihres Genotyps dem Lichtgradienten folgend, eine Hauptverbreitungstiefe aufweisen, an die ihr Photosyntheseapparat angepaßt ist. Dies könnte wiederum im Zusammenhang mit den Hauptwachstumstiefen der Wirtskorallen stehen (s. Tabelle 3). Rowan & Powers (1991) identifizierten drei phylogenetische Gruppen von Symbiodinium. Sie werden als Typ A, B und C bezeichnet. Einige darauf folgende Untersuchungen an

mehr als 50 Korallenarten aus dem Pacific und der Karibik beschreiben die gleichen drei *Symbiodinium* Typen (Baker & Rowan, 1997).

Iglesias-Prieto et al. (1994) konnte zeigen, daß die Photoaklimatisation von Algenzellen als Reaktion auf unterschiedliche Lichtbedingungen zwischen verschiedenen *Symbiodinium* (*Gymnodinium*) Taxa aus Laborkulturen variierte. Rowan & Knowlton (1995) fanden, daß sich der dominante Genotyp von *Symbiodinium sp.* aus *Montastrea annularis* mit der Tiefe veränderte.

Es gibt eine Reihe von Arbeiten, in denen die genetische Variabilität der symbiontischen Algen verschiedener Wirtsorganismen untersucht wurde (z.B. Schoenberg & Trench, 1980; Blank & Trench, 1985; Mc Nally et al., 1994). Jedoch nur wenige Studien beschäftigen sich mit genetischen Unterschieden der Zooxanthellen einer Wirtsart in Abhängigkeit von der Tiefe oder mit Unterschieden der Symbionten von Wirtsorganismen der gleichen Ordnung betrachtet (Billinghurst et al., 1997; Rowan & Knowlton, 1995; Toller et al., 2001; Diekmann et al., 2002).

Die enzymelektrophoretischen Untersuchungen dieser Arbeit konnten für die auswertbaren Enzyme weder eindeutige Unterschiede der Zooxanthellen aus dem Gewebe von *M. elephantotus* und *A. squarrosa* Kolonien in Abhängigkeit von der Tiefe, noch eine eindeutige Wirtsspezifität für den Vergleich der symbiontischen Algen der untersuchten Steinkorallenarten zeigen. Es wurden jedoch Unterschiede zwischen den Zooxanthellen der untersuchten Steinkorallenarten und solchen, die aus *A. sulcata* isoliert wurden gefunden, ebenso erwartungsgemäß zwischen Zooxanthellen und den aus einer Laborkultur stammenden Grünalgen *O. quekettii*. So ds davon ausgegangen werden kann, dass die Methode grundsätzlich geeignet ist variabilitäten der zu vergleichenden Organismen auf zu zeigen.

Aus den Dendrogrammen (Abbildung 32-35) geht hervor, das die getesteten Algen aufgrund der ermittelten Identitätskoeffizienten in drei Gruppen eingeteilt werden können, wobei die symbiontischen Algen der Steinkorallenarten zu einer Gruppe gehören und die symbiontischen Dinoflagellaten der Seeanemone *Anemonia sulcata* und die fädige Grünalge *Ostreobium quekettii* jeweils eigene Gruppen bilden.

Billinghurst et al., 1997 beschrieb vergleichbare Ergebnisse für die Symbionten von *Montastrea cavernosa*. Die Autoren fanden weder für die *M. cavernosa* Kolonien noch für ihre symbiontischen Algen tiefenabhängig genetische Unterschiede. Sie vermuten, daß diese geringe genetische Variabilität auf die isolierte Lage der Bermudas und die Tatsache zurückzuführen ist, daß die Bermudas an der nördlichen Verbreitungsgrenze von Korallenriffen liegen (32°33'N/ 64°41'E), so daß sich Korallen / Zooxanthellen-

Symbiosen etabliert haben, die sehr spezifisch sind. Die in dieser Arbeit gefundenen hohen genetischen Ähnlichkeiten der Symbionten verschiedener Steinkorallenarten, sind so möglicherweise ebenso auf die geographische Lage der Riffe bei Aqaba (29°27'N/34°59'E), die auch an die nördliche Verbreitungsgrenze von Korallenriffen reichen zurückzuführen.

Diekmann et al. (2002) untersuchten die Diversität und Tiefenverteilung von Zooxanthellen in fünf verschiedenen morphologischen Arten von *Madracis* auf Curaçao. Die Ergebnisse zeigen, dass alle fünf Arten einen einzigen Zooxanthellentyp (Symbiodinium Typ B (nach Rowan)) besitzen. Es konnte keine Korrelation zwischen dem Zooxanthellentyp und der Wachstumstiefe der Wirtskoralle gefunden werden. Die Präsenz eines einzigen Zooxanthellentyps, in allen *Madracis* Unterarten von verschiedenen Lokalitäten in der Karibik lassen Diekmann et al. (2002) vermuten, dass solche generalistischen Zooxanthellen-Korallen Assoziationen in den unterschiedlichsten Lebensräume erfolgreich sind und dass Adaptationen an verschiedene Licht- und Nahrungsbedingungen nicht notwendigerweise von einem Mix an Zooxanthellentypen oder der Zonierung der Wirtskorallen abhängen.

Für eine hohe Spezifität zwischen Symbionten und Korallenwirt, spricht im Falle von *M. cavernosa* die Tatsache, daß die Larven ihre Symbionten nicht von der Mutterkolonie übernehmen, sondern die Zooxanthellen aus der Umgebung aufnehmen. Wenn die Zooxanthellen durch die Larven erst aufgenommen werden, bedeutet dies bei einer Uniformität der Zooxanthellen innerhalb der Art, daß es vermutlich eine sehr hohe Spezifität der Zooxanthellen mit der Wirtskoralle gibt (Billinghurst et al., 1997).

Für die untersuchten Steinkorallenarten aus dem Golf von Aqaba ist nicht bekannt, auf welche Weise die Zooxanthellen von den Larven aufgenommen werden. Yu et al. (1999) vermuten, dass sich *M. elephantotus* vornehmlich über sexuelle Reproduktion vermehrt. Die Gameten werden in einem jährlichen Zyklus von den Kolonien abgegeben.

Einen weiteren Hinweis dafür, daß Korallen/ Zooxanthellen Symbiosen regional verschiedene genetische Variabilitäten aufweisen, gibt die Studie von Baker & Rowan, 1997. Sie konnten eine unterschiedliche phylogenetische Diversität der symbiontischen Algen bei Steinkorallenarten des Ost-Pazifiks und der Karibik zeigen. Während für die Korallenarten der Karibik 3 Rassen an Zooxanthellen gefunden wurden, konnte für die Arten des Ost-Pazifiks nur eine dieser drei Rassen als Symbionten von Steinkorallenarten nachgewiesen werden. Wirtsorganismen des Ost-Pazifik, bei denen es sich nicht um Steinkorallen handelte, enthielten jedoch Symbionten der beiden anderen Clades. Die Autoren suchen eine Erklärung für die Unterschiedliche Diversität in

der entlegenen Position der Riffe im Ost-Pazifik bzw. in der Trübung des Wassers, die Zooxanthellen dieses Clades sind vermutlich besser an diese Umweltbedingungen angepaßt.

Regional unterschiedliche Diversitäten der Symbionten, könnten einen großen Einfluß auf die Reaktion eines Ökosystems bei kurzfristig auftretendem Umweltstreß haben. Auch Toller et al. (2001) beschreiben, dass sowohl *Montastrea faveolata* als auch *M. franksi* von einem Riff der San Blas Ilands bei Panama mit den drei von Rowan & Knowlton (1995) beschriebenen Zooxanthellentypen (A, B und C) assoziiert sind. Die Symbiodinium Typen A und B wurden hauptsächlich im Gewebe von Kolonien gefunden wurden, die hohen Lichtintensitäten ausgesetzt waren. Der Symbiodinium Typ C kam hauptsächlich bei Kolonien vor, die an schwach beleuchteten Standorten oder in größeren Tiefen wuchsen. Alle drei Symbiodinium Typen gemeinsam kamen in Kolonien vor, die zwischen diesen "Extremstandorten" wuchsen. Die bisherigen Untersuchungen, die vorliegende Arbeit eingeschlossen zu zeigen scheinen, daß in den Fällen, wo nur ein Symbiontentyp gefunden wurde, dieser offensichtlich eine entsprechend große physiologische Reaktionsbreite aufweist, so dass die Zooxanthellen dieses Typs auch mit stärker wechselnden Umweltbedingungen überleben können.

Da in der vorliegenden Untersuchungen im Golf von Aqaba keine Unterschiede zwischen den Zooxanthellen von *A. squarrosa* und *M. elephantotus* gefunden wurden, die natürliche Abundanz von *A. squarrosa* jedoch in geringen Wassertiefen liegt und die von *M. elephantotus* in größeren Tiefen, ist es denkbar, daß es nicht nur die Zooxanthellen sind die, die Tiefenverbreitung der Korallen ermöglicht, sondern ebenso die Spezialanpassung der Wirtskorallenart. Diese Vermutung liegt nahe, da die Untersuchungen der Mechanismen zur Effektivierung der Photosyntheseleistung gezeigt haben, dass die Zooxanthellen der verschiedenen Wirtskorallen alle ein weites physiologisches Reaktionsmuster aufweisen. Die *M. elephantotus* Kolonien besitzen Bsw. die Fähigkeit partikuläre Nahrung über Mucusnetze zu konzentrieren und aufzunehmen. Dies könnte *M. elephantotus* den Vorteil geben auch in größeren Tiefen zu existieren (Schlichter & Brendelberger, 1998). Das wiederum würde bedeuten, dass die möglicherweise schon vorhandenen Symbionten in den Eizellen bzw. Planularlarven der Korallen, nicht unbedingt die entscheidende Rolle spielen beim festsetzen der Polypen an einem bestimmten Standort.

5.6 Vergleich der Messungen mit isolierten Zooxanthellen, Nubbins und Korallenkolonien

Die Messungen der photosynthetischen Sauerstoffproduktion erfolgten mit symbiontischen Algen, die aus dem Gewebe von *M. elephantotus* und *A. squarrosa* Kolonien isoliert wurden, mit den Endstücken von Ästen verzweigter Korallenarten (*A. squarrosa*, *A. variabilis* und *S. pistillata*), die als Nubbins bezeichnet werden, sowie mit ganzen Korallenkolonien der Arten *M. elephantotus*, *A. squarrosa*, *A. variabilis* und *S. pistillata*.

Die isolierten Zooxanthellen ermöglichen Messungen der Photosyntheseleistung ohne Einfluß des Wirtsgewebes. Die Nubbins stellen den schnell wachsenden Teil der ästigen Korallen dar (Pearse & Muscatine, 1971; Cheney, 1973; Taylor, 1977; Isa et al., 1980). Sie weisen die höchsten Karbonatproduktionsraten der Kolonien auf (Goreau & Goreau, 1959; Pearse & Muscatine, 1971), aber überraschenderweise auch die geringsten Zooxanthellendichten (Buchsbaum Pearse & Muscatine, 1971; Isa, 1984).

In Tab. 29 wurden die Ergebnisse der Produktionsmessungen und die aus den P/I-Kurven resultierenden photokinetischen Parameter für die Versuchsreihen mit isolierten Zooxanthellen, Nubbins, ganzen Kolonien (in vivo) und Kolonien (in situ) zusammengefaßt. Die Daten der in situ Messungen wurden der Arbeit von Kuhrau (unveröffentlicht) entnommen.

Der Vergleich der photokinetischen Parameter, die für die Nubbins bestimmt wurden mit denen, die für die in vivo und in situ Messungen der ganzen Kolonien berechnet wurden zeigt, daß die Respirationsraten der Nubbins aller untersuchten Arten höher waren als die der gesamten Kolonien (in vivo und in situ). Gleichzeitig waren die maximalen Bruttophotosyntheseleistungen der *A. squarrosa* und *S. pistillata* Kolonien geringer als die der ganzen Kolonien (in vivo).

Dies unterstützt die Diskussion, daß die Spitzen der ästigen Korallen die Hauptwachstumszonen sind, mit einer hohen Stoffwechselrate. Die pigmentbezogene Photosyntheseleistung dieser Nubbins ist aufgrund der geringeren Anzahl an symbiontischen Algen verglichen mit den $P_{B \max}$ -Raten der gesamten Kolonien (in vivo) niedriger. Die Respirationsraten pro $\mu\text{g Chl a}$, der isolierten Zooxanthellen, sowohl der *Mycedium elephantotus* Kolonien, als auch der *A. squarrosa* Kolonien war wie erwartet geringer als die Respirationsraten der Nubbins und der gesamten Kolonien. Dies entspricht den Erwartungen, da sowohl für die Kolonien als auch für die Nubbins die Gesamtrespiration ($R_z + R_w$) bestimmt wird.

Die Abnahme der maximale Bruttophotosyntheserate wurde bei allen Versuchen, mit isolierten Zooxanthellen (*A. squarrosa*), mit Nubbins (*A. squarrosa* und *A. variabilis*) und

den gesamten Kolonien (*A. squarrosa* und *A. variabilis*, in vivo) erst jeweils im Vergleich der für 40 m Tiefe erhobenen Daten mit solchen aus 5 bis 20 m Tiefe bestimmt wurde (s. Abbildung 36).

Ein Vergleich der in vivo Messungen von Nubbins und Kolonien mit den in situ Messungen der Kolonien ist nur bedingt möglich, da in situ Messungen nur für Kolonien aus 10 und 20 m vorliegen. Die in situ Messungen mit Kolonien geringer Tiefen, wurden mit Kolonien aus 2 m Tiefe durchgeführt wurden, während die Kolonien der in vivo Messungen aus 5 m Tiefe stammten. Da die Messanlage für die in situ Messungen nicht in 40 m Tiefe gebracht werden konnte, fehlen diese Messungen ebenfalls für den Vergleich. Zudem ist nicht bekannt, ob die gemessenen Werte der in situ Messungen signifikante Unterschiede aufweisen.

Für den Vergleich der in situ Messungen mit den in vivo Messungen der Kolonien aus 10 m Tiefe kann festgestellt werden, dass diese im gleichen Größenordnungsbereich liegen. Nur die Bruttphotosyntheseraten der *A. squarrosa* Kolonien aus 10 m Tiefe erscheinen im Vergleich zu den in vivo Messungen viel zu gering. Mit $8,4 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$ liegt die in situ bestimmte Bruttphotosyntheserate zwischen den Photosyntheseraten der isolierten Zooxanthellen ($3,5 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$) und denen der Nubbins ($14,5 \mu\text{g O}_2 \times \mu\text{g Chl a}^{-1} \times \text{h}^{-1}$). Dies gilt auch für die in situ Bruttphotosyntheseraten der untersuchten Korallenarten: *A. squarrosa*, *A. variabilis* und *S. pistillata* aus 20 m Tiefe. Nur die in situ Produktionsmessungen der *M. elephantotus* Kolonien stimmen sowohl in 10 als auch in 20 m Tiefe mit den in vivo Messungen überein.

Eine Erklärung hierfür sind möglicherweise die viel geringeren Respirationsraten, die für die oben genannten Fälle für die in situ Messungen bestimmt wurden (vergl. Tab. 30). Bei der Annahme, dass die Respirationsraten der in situ Messungen den natürlichen Bedingungen vergleichbarer sind, führen die erhobenen Daten der in vivo Messungen zu einer Überschätzung der tatsächlichen Bruttphotosyntheseraten.

Ein Vergleich der pigmentbezogenen maximalen Bruttphotosyntheseleistung von Nubbins und gesamten Kolonien ergab für *Acropora squarrosa* zwischen 5 und 20 m und für *S. pistillata* in Tiefen von 5, 10, 20 und 40 m eine um 50 % geringere $P_{B \max}$ -Leistung der Nubbins gegenüber den gesamten Kolonien. Die Nubbins der *A. squarrosa* Kolonien aus 40 m Tiefe zeigten eine um ca. 30 % geringere $P_{B \max}$ -Raten im Vergleich mit den gesamten Kolonien.

Die niedrigeren Photosyntheseleistungen der Nubbins können vermutlich auf die geringere Anzahl an Zooxanthellen in den Nubbins zurückgeführt werden. Die hohen

Respirationsraten, lassen auf eine vermehrte Stoffwechselaktivität schließen. Da die Nubbins die höchste Kalzifizierungsrate aufweisen, die Photosyntheseleistung jedoch auf Grund der geringen Anzahl an Zooxanthellen niedrig ist, scheint die lichtstimulierte Kalzifizierungsrate (Vandermeulen, Davis & Muscatin, 1972) der Kolonien indirekt durch die Photosyntheseleistung der Symbionten stimuliert zu werden. Ein Gradient der Kalzifizierungsrate von der Spitze zur Basis ästiger Korallen wurde von verschiedenen Autoren beschrieben (Goreau & Goreau, 1959; Pearse & Muscatine, 1971).

Buchsbaum Pearse & Muscatine (1971) vermuteten, das die Kalzifizierung durch die Translokation eines Photosyntheseproduktes zur Korallenspitze stimuliert wird.

Bei der Betrachtung der P/I Kurven und den daraus ermittelten photokinetischen Parametern von isolierten Zooxanthellen und ganzen Kolonien (Tabelle 29) zeigte sich, daß die maximale Bruttophotosyntheserate ($P_{B \max.}$) der isolierten Zooxanthellen geringer war als die der intakten Symbiose. Die Werte für $P_{B \max.}$ waren 50 % niedriger im Vergleich zu den Kolonien (in vivo) aus 5 bis 20 m Tiefe. Im Vergleich zu den Messungen der intakten Symbiose erreichten die Zooxanthellen aus *A. squarrosa* Kolonien aus 5 m nur $1/10$ von $P_{B \max.}$ der Kolonien, in Tiefen von 10 bis 40 m nur ca. $1/7$.

Dies könnte darauf hinweisen, daß der Einfluß des Wirtes auf seine symbiontischen Algen für *A. squarrosa* sehr viel ausgeprägter ist, als dies im Falle von *M. elephantotus* gegeben ist. Hinweise auf einen unterschiedlichen Wirtseinfluß von Seeanemonen auf ihre Symbionten finden sich z. B. bei Muller-Parker, 1996.

Der Wirt scheint eine strenge Kontrolle über die Quantität und Qualität der von den Symbionten zum Wirt transportierten Metaboliten aus zu üben (in Sutton & Hoegh-Guldberg, 1990). Muscatine et al. (1984) fand, dass bis zu 98% des durch die Zooxanthellen fixierten Kohlenstoffs an den Wirt abgegeben wird. Im Gegensatz dazu geben Zooxanthellen die in Kultur gehalten werden nur 2 bis 15% des photosynthetisch fixierten Kohlenstoffs an das sie umgebende Medium ab (Chang et al., 1983). Es wird vermutet, dass die Wirtskontrolle über die Abgabe des Kohlenstoffs dadurch erreicht wird, dass der an die Wirtszelle abgegebene Kohlenstoff in Glycerin und andere neutrale Komponenten umgewandelt wird. Dieser Prozess soll von der Wirtszelle beschleunigt werden (Sutton & Hoegh-Guldberg, 1990). Da diese Kontrollfunktionen durch die Wirtszelle übernommen werden, erscheint es möglich, dass verschiedene Wirtskorallen einen unterschiedlichen Einfluß auf ihre Symbionten ausüben.

6 Zusammenfassung

Im Roten Meer zeigten sich aufgrund der geographischen Lage deutliche jahreszeitliche Schwankungen der Photonenflussdichten. Die Lichtdurchlässigkeit, die als prozentualer Anteil des eingestrahnten Oberflächenlichtes angegeben wurde (Tab. 2), verändert sich nicht auffällig im Jahresgang. Die Lichtdurchlässigkeit wirkt sich auf die Tiefenverteilung der Steinkorallen aus. Die im Tages- und Jahresgang zur Verfügung stehenden Photonenflussdichten (Tabelle 1 und Abbildung 9) haben einen direkten Einfluss auf die Photosyntheseleistung der Zooxanthellen und damit auch auf die Energieversorgung der Wirtskorallen.

Die Bedeutung des Beitrages der phototrophen Energiebereitstellung durch die Zooxanthellen und die Untersuchung von Mechanismen, die eine Effektivierung der autotrophen Energiebereitstellung ermöglichen wurden an vier Steinkorallenarten mit unterschiedlichen Hauptwachstumstiefen durchgeführt. Die ausgewählten Steinkorallenarten wurden trotz ihrer eindeutigen Tiefenpräferenz in Tiefen von 5 bis 40 m gefunden.

Die Verteilung der Versuchsarten stellte sich im Untersuchungsgebiet wie folgt dar (vergl. Tabelle 3): die Kolonien der Art *A. variabilis* waren in den flachen Transektabschnitten (3-5 m) dominant. Ihre prozentualen Bedeckungsanteile nahmen mit zunehmender Tiefe schnell ab. In 40 m waren nur noch vereinzelt Kolonien zu finden. *S. pistillata* und *A. squarrosa* waren in 10 m Tiefe am häufigsten. *M. elephantotus* ist in 5 m Tiefe sehr selten, diese Art wurde mit zunehmender Tiefe häufiger. Ihre Abundanz ist zwischen 20 und 40 m am höchsten.

In welchem Maß die Zooxanthellen der untersuchten Steinkorallenarten in der Lage sind sich an das verändernde Lichtklima anzupassen und somit der Wirtskoralle ein größere Verbreitungszone zu erschließen, wurde anhand biochemischer und photokinetischer Parameter untersucht.

Mit Hilfe von enzymelektrophoretischen Untersuchungen wurde versucht Anhaltspunkte zu finden, die auf genetische Unterschiede zwischen den Symbionten aus verschiedenen Wirtsarten oder aus unterschiedlichen Tiefen hinweisen.

Die Freilandbeobachtungen und Laboruntersuchungen konnten zeigen, dass trotz der eindeutigen Tiefenpräferenzen der untersuchten Steinkorallenarten, sowohl die Wirtskorallen als auch die Symbionten in der Lage sind sich an die suboptimalen Bedingungen außerhalb ihrer Hauptwachstumstiefen an zu passen.

Die Wirtskolonien zeigen Anpassungen hinsichtlich der Kolonieform, der Biomasse und des Energiebedarfs.

Die ästigen Kolonien, *S. pistillata* und *A. squarrosa* waren in ihrer Hauptwachstumstiefenzone stark verzweigt, mit zunehmender Tiefe wurden die Kolonien kleiner und der Verzweigungsgrad geringer. Zudem waren die Äste stark abgeflacht. Durch die veränderte Wuchsform wird eine Selbstbeschattung vermieden und die Zooxanthellen, die sich hauptsächlich an der Oberseite der Äste befinden werden optimal zum Licht orientiert. Die Abflachung der Äste war bei den Kolonien der Art *A. variabilis* (Hauptwachstumstiefenzone 3-5 m) nicht zu beobachten. Die Kolonien wurden jedoch auch kleiner und waren weniger verzweigt.

Die fächerförmigen Kolonien der Art *M. elephantotus* veränderten hingegen ihre Wuchsform mit abnehmender Tiefe. Mit zunehmenden Photonenflussdichten wurden die Fächer kleiner, die Gewebemenge nahm zu und die Fächerfläche wurde zunehmend „welliger“. Durch die gewellte Struktur entstanden helle und dunklere Regionen auf der Oberfläche. Diese Beschattung bietet den Zooxanthellen möglicherweise Schutz vor zu hohen Photonenflussdichten.

Die Korallen reduzieren ihren Gewebeanteil mit der Tiefe. Die Reduzierung des Wirtsgewebes führt zu einer reduzierten Stoffwechselrate und somit zu einem geringeren Energieverbrauch. Die Verminderung der Stoffwechselrate konnte durch die tiefenabhängige Abnahme der Respiration der Kolonien gezeigt werden.

Die Anpassung des Photosyntheseapparates der Zooxanthellen an die mit der Tiefe geringer werdenden Photonenflussdichten, erfolgte bei allen Arten über die Erhöhung der Peridininkonzentration und nicht wie häufig in der Literatur beschrieben über eine Erhöhung der Chl a -Konzentration. Vertikal durchgeführte Versetzungsexperimente mit *M. elephantotus* Kolonien konnten zeigen, dass durch die Versetzung tatsächlich nur die Peridininkonzentrationen an die Versetzungstiefen angepasst wurden. Einen Hinweis darauf, dass nicht nur die Photonenflussdichten die Anpassungsmechanismen beeinflussen, sondern weitere tiefenabhängige Faktoren eine Rolle spielen könnten, wurde durch horizontale Versetzungsexperimente mit *M. elephantotus* Kolonien gegeben. Wurden die Kolonien in der gleichen Tiefe von einem gut beleuchteten Standort an einen dunklen umgesetzt, so wurde die Chl a -Konzentration signifikant angehoben, während die Peridininmenge unverändert blieb.

Inwieweit die beschriebenen Anpassungsmechanismen zur Steigerung der Photosyntheseleistung führen und damit die optimale Wachstumszone der Wirtskoralle erweitern kann, wurde Sauerstoffproduktionsmessungen untersucht.

Die Veränderungen der Beziehung der Photosyntheseleistung zur Photonenflussdichte in Abhängigkeit von der Tiefe lässt sich Photosyntheselichtkurven darstellen. Anpassungen an die sich mit der Tiefe reduzierenden Photonenflussdichten zeigen sich in den Veränderungen der photokinetischen Parameter (photosynthetische Effektivität $[\alpha]$, Sättigungslichtintensität (I_k), Kompensationspunkt (I_c), maximale Photosyntheseleistung ($P_{max.}$) und die Respiration (R)). Im Hinblick auf die Photokinetischen Parameter konnte für die symbiontischen Dinoflagellaten aller untersuchten Korallenarten eine Optimierung der Ausnutzung der für die Photosynthese zur Verfügung stehenden Photonenflussdichten gezeigt werden. Wobei es signifikante Unterschiede z.B. in der Höhe der maximalen Photosyntheseraten oder der Respirationsraten gemessen wurden. Auch waren die Tiefen, in denen es zu signifikanten Veränderungen der photokinetischen Parameter kam verschieden für die Zooxanthellen der untersuchten Arten.

In 40 m Tiefe wurde die Lichtsättigung der Photosynthese von den vier untersuchten Korallenarten bei gleichen Photonenflussdichten (63 bis $67 \mu E m^{-2} s^{-1}$) erreicht. Diese Photonenflussdichten wurden jedoch nur in den Sommermonaten Juli bis Oktober erreicht (vergl. Tab. 1). In 40 m Tiefe ist offensichtlich eine Zone erreicht, in der die Anpassungsfähigkeit der Zooxanthellen der untersuchten Wirtsarten an eine Grenze stößt, so dass die Symbionten nicht das ganze Jahr über in der Lage sind maximale Photosyntheseleistungen zu erbringen. Daher ist an zu nehmen, dass die Kolonien in dieser Tiefe auf andere Nahrungsressourcen zugreifen müssen (heterotrophe Ernährung, POM, DOM, Reservestoffe der Zooxanthellen).

Im Winter nahmen die täglichen Photosyntheseraten bei allen Arten in allen Tiefe zwischen 32 und 34 %, gegenüber den Produktionsraten im Sommer ab. Dies stimmt mit der sich im Winter um ca. 30 % reduzierenden Photonenflussdichte gut überein und steht zum anderen mit der geringeren täglichen Photosynthesedauer im Zusammenhang.

Um genauere Hinweise zu erhalten, welchen Beitrag die Zooxanthellen zum Energiebedarf ihrer Wirtskorallen beisteuern, wurde die Auswirkung der jahreszeitenabhängig variierenden Photonenflussdichten auf die von den Zooxanthellen zur Wirtskoralle transferierten Kohlenstoffmengen (CZAR) betrachtet.

Für Kolonien der Arten *A. squarrosa* und *S. pistillata* wurde ein mit der Tiefe abnehmender CZAR - Anteil berechnet. Kolonien der Art *A. variabilis* wiesen eine in allen Tiefen unveränderten Anteil an Kohlenstoff auf, der an den Wirt abgegeben werden kann. Die Kolonien von *M. elephantotus* steigerten die an das Wirtsgewebe abgegebene Menge an Kohlenstoff signifikant ($p = 0,028$) mit zunehmender Tiefe, wobei der Anstieg ab 10 m erfolgte. Der CZAR Anteil dieser Kolonien war in 20 und 40 m Tiefe um ca. 30 % höher als in Tiefen von 5 und 10 m.

M. elephantotus nimmt hier eine gewisse Sonderstellung ein, da die Kolonien aus 5 und 10 m in den Sommermonaten keine ausreichende Deckung ihres respiratorischen Energiebedarfs über die Photosynthese erreichen, in ihrer Hauptwachstumstiefe zwischen 20 und 40 m hingegen kann der Energiebedarf der Respiration vollständig über die an den Wirt abgegebene Kohlenstoffmenge gedeckt werden. In den Wintermonaten war keine der vier Steinkorallen in der Lage, ihren Grundumsatz über die Photosyntheseleistung ihrer symbiontischen Algen zu decken.

Diese Ergebnisse weisen darauf hin, daß die Anpassungsfähigkeit der Symbionten an veränderte Umweltbedingungen, auf einer breiten physiologischen Plastizität beruht. So dass die Zooxanthellen der untersuchten Arten ihren Photosyntheseapparat über das gesamte Tiefenspektrum von 5 bis 40 m an die Umgebungsbedingungen anpassen können und so die Photosyntheseleistung optimiert wird. Bei der Betrachtung der Anpassungsfähigkeit der Kolonien (Wirt und Symbiont) ist die Tiefenpräferenz trotz der Anpassungsfähigkeit der Gesamtsymbiose noch deutlich zu erkennen. Dies lässt die Vermutung zu, dass nicht eine besondere Zooxanthellenart, sondern der Wirtseinfluss eine maßgebliche Rolle spielt.

Die Enzymelektrophoretischen Untersuchungen konnten bestätigen, dass die untersuchten Zooxanthellen über ein breites physiologisches Reaktionsmuster verfügen müssen, da für die auswertbaren Enzyme weder eindeutige Unterschiede der Zooxanthellen aus dem Gewebe von *M. elephantotus* und *A. squarrosa* Kolonien in Abhängigkeit von der Tiefe, noch eine eindeutige Wirtsspezifität für den Vergleich der symbiontischen Algen der untersuchten Steinkorallenarten zeigen.

Da keine Unterschiede zwischen den Zooxanthellen von *A. squarrosa* und *M. elephantotus* gefunden wurden, die natürliche Verbreitung von *A. squarrosa* jedoch mehr in geringen Wassertiefen liegt und die von *M. elephantotus* in größeren Tiefen, ist es denkbar, daß es nicht nur die Zooxanthellen sind die, die Tiefenverbreitung der Korallen ermöglicht, sondern ebenso die Spezialanpassung der Wirtskorallenart, wie im Fall von *M. elephantotus* die Fähigkeit partikuläre Nahrung über Mucusnetze zu konzentrieren und aufzunehmen. Dies könnte *M. elephantotus* den Vorteil geben auch in größeren Tiefen zu existieren (Schlichter & Brendelberger, 1998). Das wiederum würde bedeuten, dass die möglicherweise schon vorhandenen Symbionten in den Eizellen bzw. Planularlarven der Korallen, nicht unbedingt die entscheidende Rolle spielen beim festsetzen der Polypen an einem bestimmten Standort.

Photo biologic, energetic and genetic aspects of the mutually beneficial association of zooxanthellae (*Symbiodinium* sp.) and stony corals in the Gulf of Aqaba, Red Sea

The reefs in the Gulf of Aqaba (29°27'N) are located on the northern most boundary of the photic, tropical/ subtropical reef zone. This area was chosen to obtain more detailed information about the phototropic contribution to the corals respiratory energy demand for four coral species along a bathymetric gradient from 5 to 40 m depth. Additionally, mechanisms were analysed which could potentially improve the photosynthetic contribution to the corals feeding, taking into account depth adaptations regarding both, the coral hosts and their zooxanthellae. The experiments were performed on four coral species with different depth preferences for their main growing depth but with a depth distribution from 5 to 40 m. The method of Enzyme electrophoresis was used to analyse if the zooxanthellae are host-specific and if the zooxanthellae associated with a specific host coral were depth specific.

The on-site observations and experiments in the laboratory showed that the coral hosts as well as their symbiotic algae were able to adapt to the depth dependent limitation of photon flux densities, despite a clear depth preference of the different coral colonies. Coral colonies showed adaptations regarding the colony shapes, the biomass and the respiratory energy demand. The symbiotic algae showed adaptations regarding their pigment system and their photo kinetic parameters which were determined from short term P/I curves.

All colonies were able to adapt to the sub optimal conditions out side of their main growing depth. Due to the geographic site of the reefs in Aqaba, the photon flux densities were less in winter than in summer. As a result of this, the deep water colonies (40 m) were not able to cover their respiratory energy demands with the carbon translocated from the zooxanthellae to the coral host. Other food sources were necessary.

Genetic analyses off two coral species showed that the zooxanthellae were neither depth specific, nor host specific, although the examined coral species have different main growing depths.

7 Literatur

- Abelson, A.; Miloh, T. & Loya, Y.**, 1993
Flow patterns induced by substrata and body morphologies of benthic organisms, and their roles in determining availability of food particles.
Limnol. Oceanogr. **38**: 1116 - 1124; 1993
- Anlauf, A.**, 1988
Die Charakterisierung von Populationen des Schlammröhrenwurms *Tubifex tubifex* (Müller) mit Hilfe von enzymelektrophoretischen, populationsgenetischen und ökologischen Methoden.
Dissertation im Fachbereich Biologie an der Math.-Nat. Fakultät der UNI - Köln
- Ayala, F. J.**, 1982
Population and evolutionary genetics
Benjamin Publ. Comp., Menlo Park
- Bachofer**, 1987
Bedienungsanleitung zur Messkammer
Bachofer GmbH, pO₂ Oxygen Meter, Druckschrift Nr. 409
- Bak, R. P. M. & Nieuwland, G.**, 1995
Long-term change in coral communities along depth gradients over leeward reefs in the Netherlands Antilles.
Bull. Mar. Sic. **56**: 609 - 619, 1995
- Baker, A. C. & Rowan, R.**; 1997
Diversity of Symbiotic Dinoflagellates (Zooxanthellae) In Scleractinian Corals of the Caribbean and Eastern Pacific.
Proc. 8th Int. Coral Reef Sym. **2**: 1301-1306; 1997
- Baker, A. C.; Rowan, R. & Knowlton, N.**; 1997
Symbiosis Ecology of two Caribbean Acroporid Corals.
Proc. 8th Int. Coral Reef Sym., Australia **2**: 1295-1300; 1997
- Barnes, D. J. & Chalker, B. E.**; 1990
Calcification and photosynthesis in reef-building corals and algae.
In: *Coral Reefs*, Z. Dubinsky ed., Elsevier, Amsterdam; 1990
- Bassham, J. A. & Buchanan, B. B.**, 1982
Carbon dioxide fixation pathways in plants and bacteria.
In: *Photosynthesis II*. (Ed. Govindjee), Academic Press New York: 141 - 189; 1982
- Batley, J. F. & Porter, J. W.**, 1988
Photoadaptation as a whole organism response in *Montastrea annularis*.
Proceedings of the 6th Int. Reef Symp., Australia **3**: 79 - 87; 1988
- Berner, T. A.; Dubinsky, Z.; Wyman, K. & Falkowski, P. G.**, 1989
Photoadaptation and the "package effect" in *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyceae).
J. Phycol. **25**: 70 - 78; 1989
- Berthold, G.**, 1882
Über die Verbreitung der Algen im Golf von Neapel nebst einem Verzeichnis der bisher beobachteten Arten.
Mitt. zool. Stn. Neapel **3**: 393-536, aus Lüning 1985

- Billinghurst, Z.; Douglas, A. E. & Trapido-Rosenthal, H. G.**, 1997
On the Genetic Diversity of The Symbiosis Between the Coral *Montastrea Cavernosa* and Zooxanthellae in Bermuda.
Proc. 8TH Int. Coral Reef Sym. 2: 1291-1294; 1997
- Björkmann, O.**, 1981
Response to different quantum flux densities.
In: *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 12 A*, (ed. Lange, O. I.; Nobel P. S.; Osmond, C. B.; Ziegler, H.); Springer-Verlag, Berlin: 57 - 107; 1981.
- Black, C. C. & Burris, J. E.**, 1983
Diurnal carbon-14 partitioning between zooxanthellae and the coral animal tissue of intact *Seriatopora hystrix* colonies.
Mar. Biol. 75: 117- 120; 1983
- Blank, R. J. & Trench, R. K.**, 1985
Symbiodinium microadriaticum: A Singel Species
Proceedings of the 5TH International Coral Reef Congress, Tahiti 2: 36 - 40; 1985
- Blank, R. J.**, 1987
Cell architecture of the dinoflagellate *Symbiodinium sp.* inhabiting the Hawaiian stonycoral *Montipora verrucosa*.
Mar. Biol. 94, 143-155; 1987
- Blanquet, R. S.; Nevenzel, J. S. & Benson, A. A.**, 1979
Acetate incorporation into lipids of the anemone *Antopleura elegantissima* and its associated zooxanthellae.
Mar. Biol. 54; 185-194; 1979
- Braithwaite, C. J. R.**, 1987
Geology and Palaeogeography of the Red Sea Region.
Keyenvironments; Red Sea, Pergamon Press: 22-44
Ed. Alasdair & Head
- Brandt, K.**, 1882
Über das Zusammenleben von Thieren und Algen.
Bot. Ztg. 40 ; S. 248-254; 1882
- Buchsbaum Pearse, V. & Muscatine, L.**, 1971
Role of Symbiotic Algae (Zooxanthellae) in Coral Calcification.
Biol. Bull. 141, No.2; 350-363; 1971
- Buddemeier, R. W.; Fautin, D. G. & Ware, J. R.**, 1997
Acclimation, adaptation and algal symbiosis in reef-building scleractinian corals.
Proceedings of the 6th International Conference on Coelenterate Biology: 71 - 76; 1997
- Bühl, A. & Zöfel, P.**, 1996
Professionelle Datenanalyse mit SPSS für Windows
Addision-Wesley, (Deutschland) GmbH Bonn
- Chalker, B. E.**, 1981
Simulating Ligth-Saturation Curves for Photosynthesis and Calcification by Reef Building Corals.
Mar. Biol. 63; 135-141
- Chang, S. S.; Prezelin, B. B. & Trench, R. K.**; 1983
Mechanisms of photoadaptation in three strains of the symbiotic dinoflagellate *Symbiodinium microadriaticum*.
Mar. Biol., 76; 219-229

-
- Curray, J. R.**, 1965
Late Quaternary history, continental shelves of the United States.
In: *The Quaternary of the United States* (Ed. Wright & Frey), Princeton University Press; 723 – 735
- Davies, P. S.**, 1977
Carbon budgets and vertical zonation of Atlantic reef corals.
Proc. 3rd int. Coral Reef Symp. 1 391 - 369 (Ed. Taylor) Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, University of Miami
- Davies, P. S.**, 1980
Respiration in some Atlantic reef corals in relation to vertical distribution and growth form.
Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole 158; 187 - 194
- Davies, P. S.**, 1984
The role of zooxanthellae in the nutritional energy requirements of *Poicillopora eydouxi*.
Coral Reefs 2; 181 - 186
- Davies, P. S.**, 1991
Effect of daylight variations on the energy budgets of shallow-water corals.
Mar. Biol. 108; 137-144
- Davies, P. S.**, 1992
Endosymbiosis in Marine Cnidarians
In: *Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos*
Systematics Association Special Volume Nr. 46; 511-40
Clarendon Press Oxford
- Douglas, A. E.**, 1994
Symbiotic interactions.
Oxford Science Publications , Oxford University Press, Oxford: 148 S.
- Drew, E. A.**, 1972
The biology and physiology of alga-invertebrate symbiosis.
II. The density of symbiotic algal cells in a number of hermatypic hard corals and alcyonarians from various depth.
J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 9; 71 - 75
- Droop, M. R.**; 1963
Algae and invertebrates symbiosis
Symp. Soc. gen. Microbiol. 13;171-199
- Dunne, R. P. & Brown, B. E.**, 2001
The influence of solar radiation on bleaching of shallow water reef corals in the Andaman
Coral Reefs 20, 201-210
- Dustan, P.**, 1979
Distribution of zooxanthellae and photosynthetic chloroplast pigments of the reef - building coral *Montastrea annularis* Ellis and Solander in relation to depth on West Indian coral reef.
Bull. Mar. Sci. 29; 79 - 95
- Dustan, P.**, 1982
Depth - dependent photoadaptation by zooxanthellae of the reef coral *Montastrea annularis*.
Mar. Biol. 68; 253 - 264
-

-
- Edmunds, P. J. & Davies P. S.**, 1986
An energy budget for *Porites porites* (Scleractinia).
Mar. Biol. 92; 339 - 347
- Elliot, J. M. & Davison, W.**, 1975
Energy equivalents of oxygen consumption in animal energetics.
Oecologica (Berlin) 19; 195 - 201
- Fairbridge, R. W.**, 1960
The changing level of the sea.
Scient. Am. 202 (5); 70 - 79
- Falkowski, P. G. & Owens, T. G.**, 1980.
Light-shade adaptation : two strategies in marine phytoplankton.
Plant Physiol. 66; 592 - 595
- Falkowski, P. G. & Dubinsky, Z.**, 1981
Light -shade adaptation of *Stylophora pistillata*, a hermatypic coral from the Gulf of Eilat.
Nature 289; 172-174
- Falkowski, P. G.; Dubinsky, Z. & Wyman, K.**, 1985
Growth-irradiance relationship in marine phytoplankton.
Limnol. Oceanogr. 30; 311 - 321
- Falkowski, P. G.; Jokiel, P. L. & Kinzie III, R. E.**, 1990
Irradiance and corals.
In: *Coral Reefs*; 89-107 (ed. Z. Dubinsky) Amsterdam (Elsevier)
- Falkowski, P. G. & La Roche, J.**, 1991
Acclimation to spectral irradiance in algae.
J. Phycol. 27; 8 - 14
- Ferguson, A.**, 1980
Biochemical Systematics and Evolution
Blackie & Son, Glasgow; 1980
- Frederick, J. E.**, 1987
Climate and Oceanography.
Keyenvironments; Red Sea, Pergamon Press; 45-69
Ed. Alasdair & Head
- Freiwald, A.**, 1993
Coralline algae frameworks -Islands within the phaeophytic kelp belt.
Facies 29; 133-148, Erlangen
- Freiwald, A.; Willumsen, M. E.; Neuweiler, F. & Heinrich, R.**; 1995
A "Chinese Wall" on the Mid-Norwegian shelf -a survey to a deep-water coral-sponge mound.-
16th IAS Regional Meeting of Sedimentology, Abstract Volume; 70, Aix-les-Bains
- Freiwald, A.; Heinrich, R.; Wilson, J. B. & Willumsen, M. E.**, 1996
Evolution of a deep water coral reef mound complex on a former glaciated shelf.
8th International Coral Reef Symposium, Abstract Volume; 65 Panama City
- Freudenthal, H. D.**, 1962
Symbiodinium gen. nov. and *Symbiodinium microadriaticum nov.*, a zooxanthella :
Taxonomy, life cycle, and morphology.
J. Protozool. 9; 45 - 52
-

-
- Fricke, H. W. & Schuhmacher, H.**, 1983
The depth limits of Red Sea stony corals: An ecophysiological problem (a deep diving survey by submersible).
Pubbl. Staz. Zool. Napoli (I: Mar. Ecol.) 4: 163 - 194
- Gattuso, J.-P. & Jaubert, J.**; 1988
Computation of Metabolic Quotients in Plant-Animal Symbiotic Units.
Reprinted from J. theor. Biol. 130; 205-212
- Gattuso, J.-P. & Jaubert, J.**, 1990
Effect of light on oxygen and carbon dioxide fluxes and on metabolic quotients measured in situ in a zooxanthellate coral.
Limnol. Oceanogr. 35; 1796-1804
- Gattuso, J. P.; Yellowlees, D. & Lesser, M.**, 1993
Depth and light-dependant variation of carbon partitioning and utilization in the zooxanthellate scleractinian coral *Stylophora pistillata*.
Mar. Ecol. Prog. Ser. 92; 267-276
- Goreau, T. F. & Goreau, N. I.**, 1959
The physiology of skeleton formation in corals. II Calcium deposition by hermatypic corals under various conditions in the reef.
Biol. Bull. 117; 239 - 250
- Goreau, T. F.**, 1964
Mass expulsion of Zooxanthellae from Jamaican reef communities after hurricane Flora.
Science 145; 383 - 386
- Goreau, T. J.**, 1977
Coral skeletal chemistry: physiological and environmental regulation of stable isotopes and trace metals in *Montastrea annularis*.
Proc. R. Soc. Lond. B 196; 291 - 315
- Gravier, M. C.**, 1908
Recherches sur quelques Alcyonaires du Golf de Tadjourah
Arch. Zool. Exper. Gen., (4) 8 (2); 179 - 266, pls. 5 - 11
- Harder, R.**, 1923
Über die Bedeutung von Lichtintensität und Wellenlänge für die Assimilation farbiger Algen.
Z. Bot. 15; 305-355 aus Lüning 1985
- Harris, G.P. & Piccinin, B.B.**, 1977
Photosynthesis by natural phytoplankton populations.
Arch. Hydrobiol. 80; 405 - 457
- Hatcher, B.G.**; 1988
Coral Reef primary productivity : A beggar's banquet.
TREE, 3 :106 aus Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea Ed. Falkowsky & Woodhead
- Head, S. M.**, 1987
Dimensions, Structure and Geological History of the Red Sea.
Keyenvironments; Red Sea, Pergamon Press; 3-7
Ed. Alasdair & Head

- Heckel, P. H.**, 1974
Carbonate buildups in the geologic record.
In *Reefs in time and space* (Ed. L. F. La Porte).
Spec. Publs. econ. Paleont. Miner., Nr. 18; 90-154
- Hiscox, J. D. & Israelstam, G. F.**, 1979
A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration.
CAN. J. BOT. VOL. 57; 1332 - 1334
- Hoegh-Guldberg, O.**, 1988
A method for determining the surface area of corals.
Coral Reefs 7; 113 - 116
- Iglesias-Prieto, R. & Trench, R. K.**, 1994
Acclimation and adaptation to irradiance in symbiotic dinoflagellates. I. Response of the photosynthetic unit to changes in photon flux density.
Mar. Ecol. Prog. Ser. 113; 163-175
- Iglesias-Prieto, R. & Trench, R. K.**, 1997
Photoadaptation, Photoacclimation and niche diversification in invertebrate-dinoflagellate symbiosis.
Proc. 8th Int. Coral Reef Symp. 2: 1319 - 1324
- Isa, Y.; Ikehara, N. & Yamazato, K.**, 1980
Evidence for the occurrence of Ca⁺⁺-dependent adenosine triphosphatase in a hermatypic coral, *Acropora hebes* (Dana).
In: reprinted from *Galaxea 3*: 25 - 36
- Isa, Y. & Yamazato, K.**, 1984
The Distribution of Carbonic Anhydrase in a Staghorn Coral, *Acropora hebes* (Dana).
Galaxea 3: 25 - 36
- Jaques, T. G.; Marshall, N. & Pilson, M. E. Q.**, 1983
Experimental ecology of the temperate scleractinian coral *Astrangia danae* II. Effect of temperature, light intensity and symbiosis with zooxanthellae on metabolic rate and calcification.
Mar. Biol. 76: 135 - 148
- Jaubert, J.**, 1981
Variations of the shape and of the chlorophyll concentration of the scleractinian coral *Synaræa convexa* Verill: Two complementary processes to adapt to light variations.
Proc. 4th Int. Coral Reef Symp. 2: 54 - 58 (Manila)
- Jeffrey, S. W. & Haxo, F. T.**, 1968
Photosynthetic pigments of symbiotic dinoflagellates (zooxanthellae) from corals and clams.
Biol. Bull. 135: 149 - 165
- Jeffrey, S. W. & Humphrey, G. F.**, 1975
New Spectrophotometric Equations For Determining Chlorophyll a, b, c₁ and c₂ in Higher Plants, Algae and Natural Phytoplankton.
Biochim. Physiol. Pflanzen (BPP) 167: 191 - 194
- Jeffrey, S. W.**, 1980
Algal pigment systems.
In: *Primary productivity in the Sea, 33-58* (Ed. Falkowski), New York: Plenum Press, 1980

- Jeffrey, S. W.**, 1981
Responses to light in aquatic plants.
In: *Encyclopedia of Plant physiology, New Series 12: 249 - 276*; Springer Verlag, Berlin
- Jerlov, N. G.**, 1976
Marine optics
Elsevier, Amsterdam; 231 S.
- Jokiel, P. L.**, 1978
Effects of water motion on reef corals.
J. exp. mar. Biol. Ecol. 35: 87 - 97
- Kaestner, A.**, 1984
Lehrbuch der Speziellen Zoologie.
Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 621 S.
- Kaiser, P; Schlichter, D. & Fricke, H. W.**, 1993
Influence of light on algal symbionts of the deep-water coral *Leptoseris fragilis*.
Mar. Biol. 117: 45 - 52
- Kampmann, H.**, 1992
Beeinflussung der Photosyntheseleistung isolierter Zooxanthellen (*Symbiodinium microadriaticum*, Freudenthal) durch Nährstoffe und die spektrale Zusammensetzung des Lichtes.
Diplomarbeit, im Fachbereich Biologie an der Math.-Nat. Fakultät der Universität zu Köln
- Kawaguti, S. & Nakayama, T.**, 1973
Population densities of zooxanthellae in reef corals.
Biol. J. Okayama Univ. 16: 67 - 71
- Kevin, K. M. & Hudson, R. C. L.**, 1979
The role of zooxanthellae in the hermatypic coral *Plesiastrea urvillei* (Milne Edwards & Haime) from cold waters.
J. exp. mar. Biol. Ecol. 36: 157 - 170
- Kinzie III, R. A., Jokiel, P. L. & York, R.**, 1984
Effects of altered spectral composition on coral zooxanthellae associations and on zooxanthellae in vitro.
Mar. Biol. 78: 239 - 248
- Kinzie III, R. A. & Hunter, T.**; 1987
Effect of light quality on photosynthesis of the reef coral *Montipora verrucosa*.
Mar. Biol. 94: 95 - 109
- Kleypas, J. A.**; 1997
Modeled estimates of global reef habitat and carbonate production since the last glacial maximum.
Paleoceanography 12: 533 - 545; 1997
- Kuhrau, M. L.**; 2002
Die saisonale Karbonatproduktion zooxanthellater Steinkorallen im Golf von Aqaba (Rotes Meer) in Abhängigkeit von abiotischen Umweltfaktoren und dem heterotrophen Nahrungsangebot.
Promotion Diplomarbeit, im Fachbereich Biologie an der Math.-Nat. Fakultät der Universität zu Köln (in Vorbereitung)

- Langdon, C.**, 1987
On the causes of interspecific differences in the growth-irradiance relationships for phytoplankton. I. A comparative study of the growth-irradiance relationships of three marine phytoplankton species: *Skeletonema costatum*, *Olithodiscus leuteus* and *Gonyaulax tamarensis*.
J. Plankton Res. 9: 459 - 482; 1987
- Larkum, A. W. D.**; 1983
The primary productivity of plant communities on coral reefs.
In: *Perspectives on Coral Reefs*; Barnes ed., Clouston, Australia; 277 S.
- Lasker, H. R.**, 1977
Patterns of zooxanthellae distribution and polyp expansion in the reef coral *Montastrea cavernosa*.
Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp. 1: 607 - 613; 1977
- Lasker, H. R.**, 1981
Phenotypic variation in the coral *Montastrea cavernosa* and its effects on colony energetics.
Biol. Bull. 160: 292 - 302; 1981
- Lesser, M. P. & Shick, J. M.**, 1989
Effects of irradiance and ultraviolet radiation on photoadaptation in the zooxanthellae of *Aiptasia pallida*: Primary production, photoinhibition, and enzymatic defenses against oxygen toxicity.
Mar. Biol. 102: 243 - 255; 1989
- Lewis, J. B. & Price, W. S.**, 1976
Patterns of ciliary currents in Atlantic reef corals and their functional significance.
J. Zool. (London) 178: 77 - 89; 1976
- Lowry, O. H.; Rosenbrough; N. J.; Farr, A. L. & Randall, R. J.**, 1951
Protein Measurement with the Folin Phenol Reagent.
J. of Biol. Chem. 193: 265 - 275; 1951
- Lu, T. T. & Williams, S. L.**, 1994
Genetic diversity and genetic structure in the brown alga *Halidrys dioica* (Fucales: Cystoseiraceae) in Southern California.
Mar. Biol. 121: 363 - 371; 1994
- Lüning, K.**, 1985
Meeresbotanik
Thieme Verlag, 1985: 375 S.
- Marcos, S. A.**, 1970
Physical and chemical oceanography of the Red Sea.
Oceanogr. Mar. Biol. 8: 73-202; 1970
- Markwell, M. A.; Haas, S. M.; Bieber, L. L. & Tolbert, N. E.**, 1978
A Modification of the Lowry Procedure to Simplify Protein Determination in Membrane and Lipoprotein Samples.
Anal. Biochem. 87: 206 - 210; 1978
- Mc Bride, G. B.**; 1992
Simple calculations of daily photosynthesis by means of five photosynthesis-light equations.
Limnol. Oceanogr. 37(8): 1796-1808; 1992

- Mc Closkey, L. R. & Muscatine, L.**, 1984
Production and respiration in the Red Sea coral *Stylophora pistillata* as a function of depth.
Proc. Soc. Lond. B. 222: 215 - 230; 1984
- McLaughlin, J. J. A. & Zahl, P. A.**, 1966
Endozoic algae
Aus S. M. Henry, Ed., *Symbiosis*. Academic Press, N. Y., London
- Mc Nally, K. L.; Govind, N. S.; Thome, P. E. & Trench, R. K.**, 1994
Small-Subunit Ribosomal DNA Sequence Analyses and a Reconstruction of the Inferred Phylogeny among Symbiotic Dinoflagellates (Pyrrophyta).
J. Phycol. 30: 316-329; 1994
- Mergner, H. & Schuhmacher, H.**, 1974
Morphologie, Ökologie und Zonierung von Korallenriffen bei Aqaba (Golf von Aqaba, Rotes Meer).
Helgoländer wiss. Meeresuntersuchungen 26: 238-357; 1974
- Mergner, H. & Schuhmacher, H.**, 1981
Quantitative Analyse der Korallenbesiedlung eines Vorriffareals bei Aqaba (Rotes Meer).
Helgoländer wiss. Meeresuntersuchungen 34: 337-354; 1981
- Mergner, H. & Schuhmacher, H. & Kroll, D.**, 1992
Long-Term Changes in the Coral Community of a Fore Reef Area near Aqaba (Red Sea).
Proceedings of the 7th International Coral Reef Symposium, Guam 1: 104 - 113; 1992
- Morel, A.; Lazzara, L. & Gostan, G.**, 1987
Growth rate and quantum yield time response for a diatom to changing irradiances (energy and color).
Limnol. Oceanogr. 32: 1066 - 1084; 1987
- Muller-Parker, G.**, 1985
Effect of feeding regime and irradiance on the photophysiology of the symbiotic sea anemone *Aiptasia pulchella*.
Mar. Biol. 90: 65 - 74; 1985
- Muller-Parker, G.**, 1987
Seasonal variation in light-shade adaptation of natural populations of the symbiotic sea anemone *Aiptasia pulchella* (Calgren, 1943) in Hawaii.
J. exp. Mar. Biol. Ecol. 112: 165 - 183; 1987
- Muller-Parker, G.**, 1996
A comparison of the temperate and tropical Algal-Anemone Associations
8th International Coral Reef Symposium, Abstract-Vol. 139
- Muscatine, L.**, 1974
Endosymbiosis of cnidarians and algae
In: *Coelenterate biology. Reviews and new properties* (Ed. Muscatin & Lenhoff) Academic Press, New York
- Muscatin, L.**, 1980
Productivity of zooxanthellae
In: *Primary Production in the Sea* (ed. Falkowski) Plenum, New York, 1992: 381 - 402

- Muscatine, L.; McCloskey, L. R. & Marian, R. E., 1981**
Estimating the daily contribution of carbon from zooxanthellae to coral animal respiration.
Limnol. Oceanogr. 26: 601 - 611; 1981
- Muscatine, L.; Falkowski, P. G.; Porter, J. W. & Dubinsky, Z., 1984**
Fate of photosynthesis fixed carbon in light- and shade-adapted colonies of the symbiotic coral *Stylophora pistillata*.
Proc. Soc. Lond. B. 222, 181 - 202; 1984
- Muscatine, L., Ferrier-Pagès, C.; Blackburn, A.; Gates, R. D.; Baghdasarian, G.; Allemand, D.; 1988**
Cell-specific density of symbiotic dinoflagellates in tropical anthozoans.
Coral Reefs 17 (4): 329-337; 1988
- Muscatine, L., 1990**
The role of symbiotic algae in carbon and energy flux in reef corals.
In Dubinsky, Z. (Ed.) *Coral Reefs*, Elsevier, Amsterdam: 75 - 87; 1990
- Muscatine, L & Weiß, V., 1992**
Productivity of zooxanthellae and biogeochemical cycles.
In: *Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea* (ed. Falkowski) Plenum, New York, 1992; 257 - 271; 1992
- Nei, M., 1972** Genetic distance between populations.
Am. Nat. 106: 283 - 292; 1972
- Oltmanns, F., 1882**
Über die Kultur- und Lebensbedingungen der Meeresalgen.
Jb. Wiss. Bot. 23: 349-440; aus Lüning 1985
- Osborne, B. A. & Raven J. A., 1986**
Light absorption by plants and its implications for photosynthesis.
Biol. Rev. 61: 1 - 61; 1986
- Osram, 1992**
Lichtprogramm
Osram GmbH
- Patton, J. S.; Abraham, S. & Benson, A. A., 1977**
Lipogenesis in the intact coral *Pocillopora capuata* and its isolated zooxanthellae: evidence for light driven carbon cycle between symbiont and host.
Mar. Biol. 44: 235-248; 1977
- Pearse, V. B. & Muscatine L., 1971**
Role of symbiotic algae (zooxanthellae) in coral calcification.
Biol. Bull. Woods Hole 141: 350-363; 1971
- Perry, M. J., Talbot, M. C. & Alberte, S., 1981**
Photoadaptation in Marine Phytoplankton: Response of the Photosynthetic Unit.
Marine Biology 62: 91 - 101, 1981
- Porter, J. W., Muscatine, L., Dubinsky, Z. & Falkowski, P. G., 1984**
Primary production and photoadaptation in light- and shade-adapted colonies of the symbiotic coral *Stylophora pistillata*.
Proc. R. Soc. Lond. B 222: 161-180; 1984
- Powels, S. B., 1984**
Photoinhibition of Photosynthesis induced by visible light.
Ann. Rev. Plant Physiol. 35: 15 - 44; 1984

- Prèzelin, B. B., & Alberte, R. S., 1978**
Photosynthetic characteristics and organisation of chlorophyll in marine dinoflagellates.
Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. 75: 1801 - 1804; 1978
- Prèzelin, B. B., 1987**
Photosynthetic physiology of dinoflagellates.
In: *The biology of the dinoflagellates* (E.d. Taylor) Blackwell Scientific Publications, Oxford: 174 - 223
- Rees, T. A. V., 1990**
Algae-invertebrate symbiosis and nitrogen: recycling or conservation?
Endocytobiology 4: 315 - 318; 1990
- Reinicke, G. B., 1995**
Xeniidae des Roten Meeres
Essener Ökologische Schriften, Band 6; Westarp-Wiss., 193 S.
- Reiss, Z. & Hottinger L., 1984**
The Gulf of Aqaba; Ecological Micropaleontology.
Ecological Studies Nr. 50, Springer Verlag Berlin Heidelberg
- Richardson, K.; Beardall, J. & Raven, J. A., 1983**
Adaptation of unicellular algae to irradiance: an analysis of strategies.
New Phytol. 93: 157 - 191; 1983
- Richter, G., 1988**
Stoffwechselfysiologie der Pflanzen
Thieme Verlag; 637 S.
- Riedel, R., 1964**
Die erscheinung der Wasserbewegung und ihre Wirkung auf Sedentarien im mediterranen Felslitoral.
Helgoländer wiss. Meeresunters. 10: 155 - 186; 1964
- Roberts, H. H.; Murray, S. P. & Suhayda, J. N., 1975**
Physical processes in a fringing reef system.
J. Mar. Res. 23: 233 - 260; 1975
- Rowan, R. & Knowlton, N., 1995**
Intraspecific diversity and ecological zonation in coral-algal symbiosis.
Proc. Natn. Acad. Sci. USA 92: 2850-2853; 1995
- Rowan, R. & Powers, D. A., 1991**
A molecular genetic classification of zooxanthellae and evolution of animal-algal symbiosis.
Science 251: 21348 - 1351; 1991
- Schäfer, P., 1994**
Growth strategies of arctic Bryozoa in the Nordic Seas.
In: *Biology and Paleobiology of Bryozoans* (ed. Hayward, P. J. & Ryland, J. S.) 173 - 176, Fredensborg
- Scheer, G. & Pillai; C. S. G.; 1983**
Report on the stony corals from the Red Sea.
Zoologica 133: 1-197; 1983
- Schlichter, D., 1982**
Nutritional strategies of Cnidarians: The absorption, translocation and utilisation of dissolved nutrients by *Heteroxenia fuscescens*.
Amer. Zool. 22: 659-669, Lawrence; 1982

- Schlichter, D., Svoboda, A & Kremer, B. P.**, 1983
Functional autotrophy of *Heteroxenia fuscescens* (Anthozoa: Alcyonaria): Carbon assimilation and translocation of photosynthates from symbionts to host.
Mar. Biol. 78: 29-38; 1983
- Schlichter, D., Weber, W. & Fricke, H. W.**, 1985
A chromatophore system in the hermatypic, deepwater coral *Leptoseris fragilis* (Anthozoa: Hexacorallia).
Mar. Biol. 89: 143-147; 1985
- Schlichter, D., Fricke, H. W. & Weber, W.**; 1986
Light harvesting by wavelength transformation in a symbiotic coral of the Red Sea twilight zone.
Mar. Biol. 91: 403-407; 1986
- Schlichter, D., Bajorat, K. H., Buck, M., Eckes, P., Gutknecht, D., Kraus, P., Krisch, H. & Schmitz, B.**, 1986
Epidermal nutrition of sea anemones by absorption of organic compounds dissolved in the oceans.
Zool. Beitr., Neue Folge 30: 29-47; 1986
- Schlichter, D. & Fricke, H.W.**, 1991
Mechanisms of amplification of photosynthetically active radiation in the symbiont deep-water coral *Leptoseris fragilis*.
Hydrobiol. 216: 389 - 394; 1991
- Schlichter, D.; Zscharnack, B & Krisch, H.**, 1995
Transfer of photoassimilates from endolithic algae to coral tissue.
Naturwissenschaften 82: 561 - 564, Berlin; 1995
- Schlichter, D.; Conrady, C.; Kampmann, H.; Klüter, A.; Krisch, H.; Kuhrau, L. M. & Zscharnack, B.**, 1996
Carbonate production of scleractinians in dependence upon the availability of food and the trophic potential of endolithic algae.
Göttinger Arb. Geol. Paläont. Sb. 2: 111 - 118, Göttingen; 1996
- Schlichter, D.; Kampmann, H. & Conrady, C.**, 1997
Trophic Potential and Photoecology of Endolithic Algae Living within Coral Skeletons.
Mar. Ecol. 18 (4): 299-317; 1997
- Schlichter, D. & Brendelberger, H.**; 1998
Plasticity of the Scleractinian Body Plan: Funktional Morphology and Trophic Specialization of *Mycedium elephantotus* (Pallas, 1766).
Facies 39: 227-242; 1998
- Schoenberg, D. A. & Trench, R. K.**, 1980 a.
Genetic variation in *Symbiodinium* (=Gymnodinium) *microadriaticum* Freudenthal, and specificity in its symbiosis with marine invertebrates. I. Isoenzymes and soluble protein patterns of axenic cultures of *Symbiodinium microadriaticum*.
Proc. R. Soc. Lond. B 207: 405-427; 1980 a
- Schoenberg, D.A. & Trench, R. K.**, 1980 b.
Genetic variation in *Symbiodinium* (=Gymnodinium) *microadriaticum* Freudenthal, and specificity in its symbiosis with marine invertebrates. II. Morphological variation in *Symbiodinium microadriaticum*.
Proc. R. Soc. Lond. B 207: 445-460; 1980 b

- Schoenberg, D.A. & Trench, R. K.**, 1980 c.
Genetic variation in *Symbiodinium* (= *Gymnodinium*) *microadriaticum* Freudenthal, and specificity in it's symbiosis with marine invertebrates. **III. Specificity and infectivity of *Symbiodinium microadriaticum*.**
Proc. R. Soc. Lond. B 207: 429-444; 1980
- Schuhmacher, H.**, 1988
Korallenriffe (Verbreitung, Tierwelt, Ökologie)
BVL Verlagsgesellschaft mbH München
- Scott, B. D. & Jitts, H. R.**, 1977
Photosynthesis of phytoplankton and zooxanthellae on a coral reef.
Mar. Biol. 41: 307 - 315; 1977
- Sears, L. R. & Copper, R. A.**, 1978
Descriptive ecology of offshore, deep-water, benthic algae in the temperate western North Atlantic Ocean.
Mar. Biol. 44: 309 - 314; 1978
- Sebens, K. S.**, 1997
Zooplankton capture by reef corals: corals are not plants!
Reef Encounter 21: 10 - 15; 1997
- Sella, G.; Robotti, C. A. & Biglione V.**, 1993
Genetic divergence among three sympatric species of mediterranean *Patella*(Archeogastropoda).
Mar. Biol. 115: 401 - 405; 1993
- Sheppard, F. P.**, 1964
Sea level changes in the past 6000 years. Possible archeological significance.
Science, N. Y. 143: 574 - 576; 1964
- Sheppard, C. R. C. & Sheppard A. L. S.**, 1991
Corals and Coral Communities of Arabia
Reprint from "Fauna of Saudi Arabia" Vol. 12
- Shick, J. M.**; 1991
A functional biology of sea anemones
Chapmann & Hall
- Solé Cava, A. M., Boury-Esnault, N.; Vacelet, J. & Thorpe, J. P.**, 1992
Biochemical genetic and systematics in sponges of the genera *Corticium* and *Oscarella* (Demospongiae: Homoscleromorpha) in the Mediterranean Sea.
Mar. Biol. 113: 299 - 304; 1992
- Sorokin, Y. I.**, 1993
Morphology and Ecological Physiology of Corals: Biomass of Living Tissue.
In: *Coral Reef Ecology, Volume 102*: 299 - 303; 1993
Springer-Verlag Berlin Heidelberg
- Sorokin, Y. I.**; 1993
Nutrition of Corals: Autotrophic Feeding of Corals.
In: *Coral Reef Ecology; Ecological Studies Vol. 102*: 326-337; 1993
Springer-Verlag Berlin Heidelberg
- Sosa, P. A. & Garcia-Reina, G.**, 1992
Genetic variability and differentiation of sporophytes and gametophytes in populations of *Gelidium arbuscula* (Gelidiceae: Rhodophyta) determined by isozyme electrophoresis.
Mar. Biol. 113: 679 - 688; 1992

- Stanley, G. D.**; 1995
Evolution of the coral-zooxanthellae symbiosis during the Triassic :
a geochemical approach.
Paleobiology 21 (2): 179-199; 1992
- Stanley, G. D. & Swart, P. W.**, 1995
Evolution of the coral-zooxanthellae symbiosis during the Triassic: a geochemical
approach.
Paleobiology 21: 179 - 199; 1995
- Steele, R. D.**, 1975
Stages in The life history of a symbiotic zooxanthellae in pellets extruded by is host
Aiptasia tagetes.
Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole 149: 590-600; 1995
- Steemann-Nielsen, E.**, 1975
Marine photosynthesis
Elsevier Scientific Publishing, Amsterdam; 141 S.
- Strasburger, 1999**
Strasburger, Lehrbuch der Botanik
Fischer Verlag, Stuttgart
- Sukenik, A.; Bennett, J. & Falkowski, P. G.**, 1987
Light-saturated photosynthesis: Limitation by electron transport or carbon fixation?
Biochim. Biophys. Acta: 891 -205; 1987
- Sutton, D. C.; & Hoegh-Guldberg, O.**, 1990
Host - zooxanthellae interactions in four temperate marine invertebrate symbiosis:
Assesment of effects of host extracts on symbiosis.
Biol. Bull. 178: 175 - 186; 1990
- Svoboda, A. & Pormann, T. P.**, 1980
Oxygen production and uptake by symbiotic *Aiptasia diaphna* (Rapp.), (Anthozoa,
Coelenterata) adapted to different light intensities.
In: *Nutrition in the lower Metazoa* (Ed. Smith & Tiffon), Pergamon Press Oxford, 87-99
- Taylor, D. L.**, 1971
Ultrastructure of the 'zooxanthella' *Endodinium chattonii* in situ.
J. Mar. Biol. Ass. U.K. 51: 227 - 234; 1971
- Taylor, D. L.**, 1973
Algal symbionts of invertebrates.
A. Rev. Microbiol. 27: 171-178, 1973
- Taylor, D. L.**; 1974
Symbiotic marine algae: taxonomy and biological fitness.
Symbiosis in the sea (Ed. W.B. Vernberg); 245-262; Columbia: University of South Carolina Press.
- Taylor, D. L.**; 1977
Intra-colonial transport of organic compounds and calcium in some Atlantic reef corals.
Proc. 3,rd Int. Coral Reef Symp., Miami: 431-436; 1977
- Titlyanov, E. A.; Shaposhnikova, M. G. & Zvalinskii, V. I.**, 1980
Photosynthesis and adaptation of corals to irradiance I. Content and native state of
photosynthetic pigments in symbiotic microalgae.
Photosynthetica 14: 413 - 421; 1980

- Titlyanov, E.A.**, 1987
Structure and morphological differences of colonies of reef-building branched corals from habitats with different light conditions.
Mar. Biol. 1: 32 - 36; 1987
- Titlyanov, E.A.; Latypov, Y. Y. & Ermak, V. D.**, 1988
Light dependence of Scleractinia distribution in the sublittoral zone of Antoi, Thochu and Condoa islands
In: *Biology of Coral Reefs* (Ed. Sorokin)
- Titlyanov, E.A.; Titlyanov, T. V.; Leletkin, V. A.; Tsukahara; J.; van Woosik, R.; Yamazato, K.;** 1996
Degradation of zooxanthellae and regulation of their density in hermatypic corals.
Mar. Ecol. Proc. 139: 167-178; 1996
- Toller, W. W.; Rowan, R. & Knowlton, N.;** 2001
Zooxanthellae of the *Montastrea annularis* Species Complex: Patterns of Distribution of four Taxa of Symbiodinium on Different Reefs and Across Depths.
Biol. Bull. 201: 348 - 359; 2001
- Tytler, E. M. & Spencer Davies, P.;** 1983
A method of isolating clean and viable zooxanthellae by density gradient centrifugation.
Limnol. Oceanogr. 28 (6): 1266 - 1268; 1983
- Tytler, E. M. & Spencer Davies, P.;** 1984
Photosynthetic Production and Respiration Energy Expenditure in the Anemone *Anemonia sulcata* (Pennant).
J. Exp. Mar. Ecol. 81: 73-86; 1984
- Vandermeulen, J.H.; Davis, N. & Muscatine, L.;** 1972
The effect of inhibitors of photosynthesis on zooxanthellae in corals and other marine invertebrates.
Mar. Biol. 16: 185 - 191; 1972
- Vareschi, E. & Fricke, H. W.;** 1986
Light responses of a scleractinian coral (*Plerogyra sinuosa*).
Mar. Biol. 90: 395 - 402; 1986
- Walker, D.;** 1988
The Use of the Oxygen Electrode and Fluorescence Probes in Simple Measurements of Photosynthesis
Robert Hill Institute, The University of Sheffield
- Wellington, G. M.;** 1982
Depth zonation of corals in the Gulf of Panama: control and facilitation by resident reef fish.
Ecological Monographs 52: 223 - 241; 1982
- Wells, J. W.;** 1956
Scleractinia. in *Treatise on invertebrate paleontology*
(Ed. R. C. Moore); F328-F444, Lawrence: University of Kansas Press
- Wells, J. W.;** 1957
Corals
Geological Society of American Memoir 67: 773 - 782; 1957

Wethey & Porter; 1976

Speciation and symbiotic Dinoflagellates.
Science, V. 229: 656-658; 1976

Wilkerson, C. R.; Cheshire, A. C., Klump, D. W.; McKinnon, A. D.; 1988

Nutritional Spectrum of Animals with photosynthetic Symbionts - Corals and Sponges.
Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Australia Vol.3

Wood, R, 1999

Reef evolution
Oxford University Press (ISBN 0198549997)

Woscoboynikov, G. M. 1983

Aus Sorokin, Ecological Studies, Vol. 102
In *Biol. of the Sea* (ed. Sorokin); Vladivostok Nr. 3: 54 - 60; 1983

Yap, H. .T; Alvarez, E. M.; Custodio, H. M. III & Dizon, R. M., 1998

Physiological and ecological aspects of coral transplantation.
J. Exp. Mar. Ecol. 229: 69 - 84; 1998

Yu, J.-K.; Wang, H.-K.; Lee, S. -C. & Dai, C. -F.; 1999

Genetic structure of a scleractinian coral, *Mycedium elephantotus*, in Taiwan.
Mar. Biol. 133: 21-28; 1999

Anhang

1 A Herstellung der Isolierungspuffer für die Enzymelektrophorese

1. Isolierungspuffer:

Substanz	Konzentration	Bezugsquelle
Tris*	100 mM	Merck
EDTA**	1 mM	"
β -Mercaptoethanol	25 mM	"
NADP+***	50 μ M	Sigma

Tris* : Tris (hydroxymethyl) aminomethan

EDTA** : Ethylendiamintetraacetic-acid

NADP+*** : Nicotinamidadeninukleotid-Phosphat

2. Gel- und Elektrophoreseepuffer

Enzym	Gelpuffer	Elektrodenpuffer	pH - Wert
Esterase (α -; β -EST)	9 mM Tris 25 mM Glycine	300 mM Borsäure 100 mM NaOH	8.3
Malatdehydrogenase (MDH)	87 mM Tris 8.7 mM Borsäure 1 mM EDTA	s. Gelpuffer	9.0
Tetrazoliumoxidase (TO)	s. MDH	s. MDH	9.0
Glucose - Phosphat - Isomerase (GPI)	76 mM Tris 5 mM Zitronensäure	300 mM Borsäure 60 mM NaOH	8.65

1 B: Darstellung einiger Ergebnisse der Enzymelektrophoretischen Untersuchungen. Die Gele wurden im Anschluss an die spezifische Färbung fotografiert.

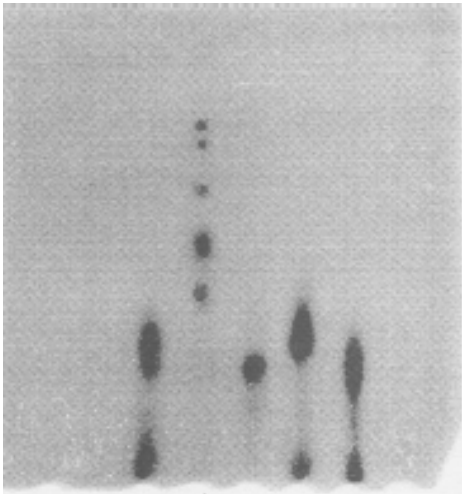


Abbildung 38: Gel; Esterase; Laufstrecke 10 cm, Laufzeit 10,3 h; Proben von Rechts nach Links: M. e 10 m; M. e. 20 m; A.s 10 m, *Amphidinium* sp; M.e. 5 m

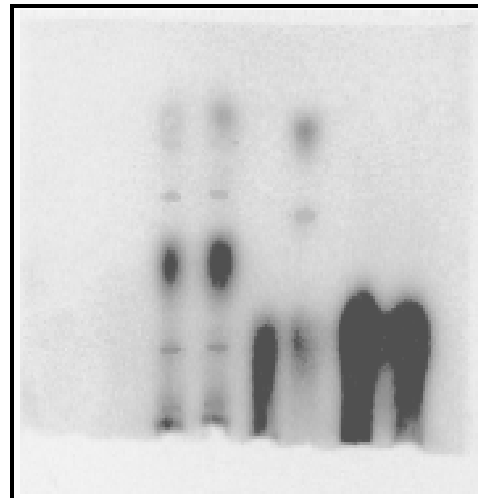


Abbildung 40, Gel: GPI; Laufstrecke 7,6 cm, Laufzeit: 11:45 h; Proben von Rechts nach Links: M. e. 5 m, A. s. 5 m, *Amphidinium* sp., A. sulcata und 2x O. q. M.e. 5 m

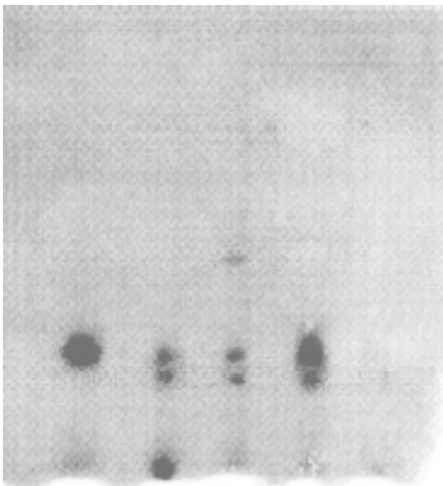


Abbildung 39, Gel: Esterase; Laufstrecke 10,5 cm, Laufzeit 8 h; Proben von Rechts nach Links: M. e. 5 m; M. e. 10 m; M.e. 20 m; M. e. 40 m; A.s. 40 m

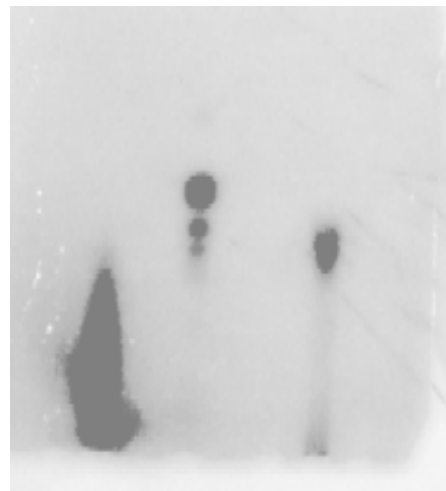


Abbildung 41, Gel: MDH; Laufstrecke 10,5 cm, Laufzeit: 11:41 h; Proben von Rechts nach Links: A. sulcata, *Amphidinium* sp

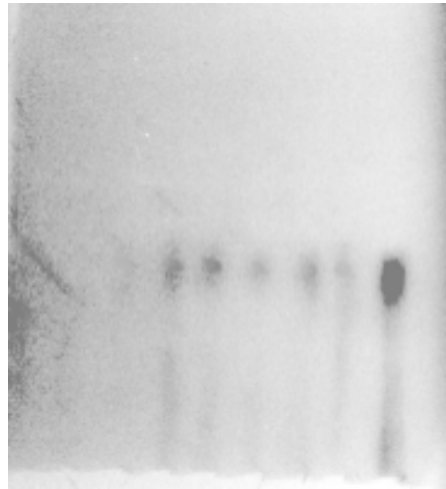


Abbildung 42, Gel: MDH; Laufstrecke 10,5 cm, Laufzeit: 11:41 h; Proben von Rechts nach Links: A. s. 5 m, A. s. 10 m, A. s. 20 m, A. s. 40 m, M.e. 5 m, M.e. 10 m, M.e. 20 m, M.e. 40 m

Spektrale Verteilung der verwendeten L - Lampen

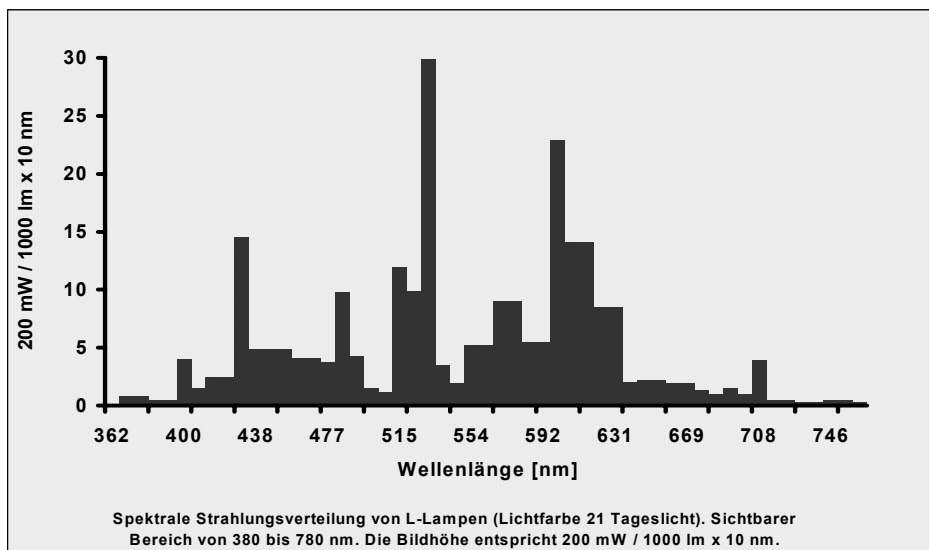


Abbildung 43: Spektrale Strahlungsverteilung der für die Produktionsmessungen (in vivo/ in vitro) verwendeten L-Lampen mit der Lichtfarbe 21, die dem Tageslichtspektrum nachempfunden (sichtbarer Bereich von 380 bis 780 nm)

Danksagung

Herrn Prof. Dr. D. Schlichter danke ich für die Anregung zur Bearbeitung des Themas und die Möglichkeit in seiner Gruppe zu arbeiten. Seine Unterstützung durch gemeinsame Planung, vielfältigen Rat und die Bereitschaft zur Diskussion ist mir Rückhalt für die Planung und Durchführung des Vorhabens gewesen.

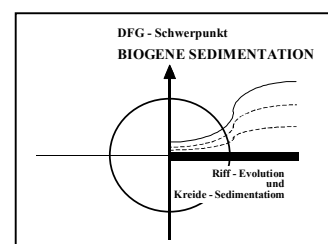
Herrn Dr. A. Anlauf danke ich für die Beratung bei der Durchführung und Auswertung der gelelektrophoretischen Untersuchungen. Herrn Dr. Daniel Skambracks danke ich für viele wertvolle Hinweise zur statistischen Auswertung der Ergebnisse.

Frau Diplom Biol. Anja Schlegel, Frau Hanne Krisch und Herrn Dr. Ingo B. Reize danke ich für die sorgfältige Durchsicht von umfangreichen Teilen des Manuskriptes.

Für die freundschaftliche und verlässliche Zusammenarbeit während der Freilandarbeiten an der Marine Science Station in Aqaba, Jordanien danke ich Lutz M. Kuhrau, Peter van Treeck, Dr. Götz B. Reinicke, Markus Paster und Dieter Kroll, sowie den Wissenschaftlern und Mitarbeitern der Marine Science Station.

Herrn Diplom Biol. Lutz M. Kuhrau danke ich für seine Freundschaft, seine immer währende Diskussionsbereitschaft und nicht zuletzt für die Begleitung während der vielen Tauchgänge an der Marine Science Station.

Die Durchführungen der Untersuchungen und Auslandsaufenthalte wurden im Rahmen des DFG-Schwerpunktprogramms „Biogene Sedimentation“ mit Sach- und Personalmitteln durch die DFG gefördert.



Erklärung

Ich versichere, daß ich die von mir vorgelegte Dissertation selbständig und ohne unzulässige Hilfe angefertigt, die benutzten Quellen und Hilfsmittel vollständig angegeben und die Stellen der Arbeit – einschließlich Tabellen, Karten und Abbildungen –, die anderen Werken im Wortlaut oder dem Sinn nach entnommen sind, in jedem Einzelfall als Entlehnung kenntlich gemacht habe; daß diese Dissertation noch keiner anderen Fakultät oder Universität zur Prüfung vorgelegen hat, daß sie -abgesehen von unten angegebenen Teilpublikationen- noch nicht veröffentlicht worden ist sowie, daß eine solche Veröffentlichung vor Abschluß des Promotionsverfahrens nicht vornehmen werde. Die Bestimmungen der geltenden Promotionsordnung sind mir bekannt. Die von mir vorgelegte Dissertation ist von Prof. Dr. D. Schlichter betreut worden.

Heike Kampmann

Teilpublikationen:

W. C. Dullo; M. Gektidis; S. Golubic; G. A. Heiss; H. Kampmann; W. Keine; D. Kroll; M. L. Kuhrau; G. Radtke; J. G. Reijmer; G. B. Reinicke; D. Schlichter; H. Schuhmacher; K. Vogel; 1995:
Factors controlling Holocene Reef Growth : An interdisciplinary Approach
Facies 32, 145-188

D. Schlichter; S. Conrady; H. Kampmann; A. Klüter; H. Krisch; M. L. Kuhrau & B. Zscharnack, 1996:
Carbonate Production of scleractinians in Dependence upon the Availability of Food and the Trophic Potential of Endolithic Algae
Göttinger Arb. Geol. Paläont., Sb2, 111-118

D. Schlichter, H. Kampmann, S. Conrady, 1997
Trophic Potential and Photoecology of Endolithic Algae Living within Coral Skeletons
Marine Ecology, 18 (4): 299-317

Lebenslauf

Name : Kampmann
Vorname : Heike
Geburtsdatum : 15.02.1964
Geburtsort : Remscheid
Staatsangehörigkeit : deutsch
Wohnsitz: : Intzestrasse 162
42859 Remscheid

SCHULAUUSBILDUNG

Grundschule : 1970 - 1974 (Grundschule Struck, Remscheid)
Gymnasium : 1974 - 1983 (Städt. Gertrud-Bäumer-Gymnasium, Remscheid)
Abitur : Juni 1983

BERUFSAUSBILDUNG

Beginn der Ausbildung : August 1983
an den Berufsbildende Schulen 16 der Stadt Köln:
Fachrichtung Biologie
Abschluß : Juni 1985 zur **Biologisch - techn. - Assistentin**

HOCHSCHULAUUSBILDUNG

Grundstudium : Beginn des Studiums in der Fachrichtung Biologie an der
Universität zu Köln im Okt. 1985
Vordiplom : November 1987
Hauptstudium : seit November 1987
(Fächerwahl : Zoologie, Biochemie, Botanik und Pharmakologie)
Diplomarbeit : Beginn im Oktober 1990 in der Arbeitsgruppe von Prof. Dr.
D. Schlichter am Lehrstuhl für Physiologische Ökologie des Zoologi-
schen Institutes der UNI - Köln.
Thema : Beeinflussung der Photosyntheseleistung isolierter Zooxanthellen
(*Symbiodinium microadriaticum*; Freudenthal) durch Nährstoffe
und die spektrale Zusammensetzung des Lichtes.
Diplom : 30.01.92 **Gesamtnotenote : sehr gut**
mit den Prüfungsfächern : Zoologie, Biochemie und Botanik

BESCHÄFTIGUNGEN WÄHREND DES STUDIUMS

Zeitangestellte : am Bundesverwaltungsamt vom 08.07.88 - 30.08.88 und
vom 13.02.89 - 23.03.89
Studentische Hilfskraft : Im Labor von Dr. Vedder vom 1.06.89 bis zum 31.08.90

PROMOTION

März 1992 : Beginn der Promotion im Rahmen des DFG - Schwerpunktes:
» **Globale und Regionale Steuerungsprozesse biogener Sedimentation**«, in der Arbeitsgruppe von Prof. Dr. D. Schlichter.

Thema: Photobiologische, energetische und genetische Aspekte des mutualistischen Zusammenlebens von Zooxanthellen (Symbiodinium sp.) und Steinkorallen im Golf von Aqaba, Jordanien

Forschungsaufenthalte : An der **Marine Science Station in Aqaba ; Jordanien** im Rahmen der Promotion :

28.02.92 - 16.06.92

16.09.92 - 18.12.92

26.05.93 - 30.09.93

06.01.94 - 16.04.94

BESCHÄFTIGUNGEN WÄHREND DER PROMOTION:

01.02.92 - 30.09.94: Wissenschaftliche Mitarbeiterin vom am Institut für Ökologiephysiologie der Universität zu Köln, Prof. Dr. D. Schlichter.

01.03.96 - 28.02.97 : Wissenschaftliche Mitarbeiterin am Rheinischen Institut für Ökologie e.V. (Öffentlichkeitsarbeit im Bereich Abfallwirtschaft, Kongressorganisation, Vortrag und Co-Moderation eines Kongressforums zum Thema "Biologisch abbaubare Werkstoffe.")

01.10.97 - 31.08.99 : Verwaltungsangestellte am Bundesamt für den Zivildienst

01.09.99 - 31.12.99 : Wissenschaftliche Mitarbeiterin am Institut für Biologie und Ihre Didaktik der Universität zu Köln, Dr. Kierdorf

01.01.00 – 30.06.00 : Wissenschaftliche Mitarbeiterin am Institut für Ökophysiologie Universität zu Köln; Prof. Dr. D. Schlichter

Seit 01.07.00 : Clinical Research
Studika Monitoring & Audit GmbH
Hertzstrasse 7
50859 Köln
