DIE SAISONALE KARBONATPRODUKTION ZOOXANTHELLATER STEINKORALLEN IM GOLF VON AQABA (ROTES MEER) IN ABHÄNGIGKEIT VON ABIOTISCHEN UMWELTFAKTOREN UND DEM HETEROTROPHEN NAHRUNGSANGEBOT

Inaugural- Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades

an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Universität zu Köln

vorgelegt von
Martin Ludwig Kuhrau

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.

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

INHALTSVERZEICHNIS

1 EINLEITUNG 1

2 MATERIAL UND METHODEN 5

2.1 UNTERSUCHUNGSGEBIET 5
2.2 UNTERSUCHUNGSZEITRÄUME 6
2.3 DAS ARTENSPEKTRUM UND DIE ABUNDANZ VON STEINKORALLEN 7
2.4 UNTERSUCHTE KORALLENARTEN 7
2.5 BESTIMMUNG DER KARBONATPRODUKTION 9
2.5.1 Bestimmung der Karbonatproduktion mittels Schwimmendgewichtsbestimmung 9
2.5.2 Bestimmung der Karbonatproduktion mittels Alizarinmarkierung 10
2.5.3 Bestimmung der Karbonatproduktion mittels ^{14}C-Markierung 12
2.6 DICHTEBESTIMMUNG DER KORALLENSKELETTE 12
2.6.1 Bestimmung der physikalischen Dichte von Korallenskeletten 13
2.6.2 Bestimmung der optischen Dichte von Korallenskeletten 13
2.7 BESTIMMUNG DER KOLONIEOBERFLÄCHEN 14
2.8 BESTIMMUNG DER RIFFDECKUNGSFLÄCHE 14
2.9 HETEROTROPHES PARTIKULÄRES NAHRUNGSANGEBOT 15
2.9.1 Seston 15
2.9.2 Sediment 15
2.9.3 Bestimmung der Komponenten im Sediment und Seston 15
2.10 IN SITU STOFFWECHSELUNTERSUCHUNGEN (O_2-PRODUKTION U. RESPIRATION) 16
2.10.1 Bezugsgrößen der Produktionsmessungen 18
2.11 PHOTONENFLUSSDICHTE UND WASSERTEMPERATUR 19

3 ERGEBNISSE: 20

3.1 UNTERSUCHTE EINFLUßGRÖßEN AUF DIE KARBONATPRODUKTION 20
3.1.1 Temperatur 20
3.1.2 Intensität und Dauer der täglichen Strahlung / Photonenflußdichte im Jahresgang 21
3.1.3 Das Heterotrophe partikuläre Nahrungsangebot 23
3.1.4 Riffbedeckung 29
3.1.5 In situ Stoffwechseluntersuchungen 30
3.2 KORALLENWACHSTUM / KARBONATPRODUKTION 37
3.2.1 Dichte 37
3.2.2 Korallenoberflächen / Riffbedeckungsflächen 38
3.2.3 Alizarin- und ^{14}C-Markierungen 39
3.2.4 Gravimetrische Bestimmung der Karbonatproduktion 41
3.2.5 Quantifizierung der Karbonatproduktion 44
3.3 KORRELATION DER KARBONATPRODUKTION MIT DEN UNTERSUCHTEN UMWELTFAKTOREN 45
3.3.1 Korrelation zwischen saisonaler Karbonatproduktion und Umweltfaktoren 45
3.3.2 Tiefenabhängige Korrelation der Karbonatproduktion 49
3.4 KARBONATPRODUKTIONPOTENTIAL EINES DEFINIERTEN RIFFABSCHNITTES 51
3.4.1 Charakterisierung des Riffabschnittes: 51
3.4.2 Jährliche Karbonatproduktion des untersuchten Riffabschnittes: 51

4 DISKUSSION: 56

4.1 WELCHE METHODE FÜR WELCHE FRAGESTELLUNG 56
4.2 KARBONATPRODUKTION 59
4.2.1 Steuerungsfaktoren der Karbonatproduktion 63
4.2.1.1 Das heterotrophe Nahrungsangebot 63

4.2.1.2 Tiefe / Strahlung ... 66
4.2.1.3 Temperatur ... 70
4.2.1.4 Zusammenfassende Bewertung / Gewichtung der Steuerungsfaktoren ... 73
4.2.2 Korrelation zwischen Karbonatproduktion und Sauerstoffproduktion ... 76
4.3 BEDEUTET KORALLENWACHSTUM AUCH RIFFWACHSTUM ? ... 78
4.3.1 Karbonatproduktion ... 79
4.3.2 Abbau / Erosion ... 80
4.3.3 Verlust / Export ... 82
4.3.4 Synökologische Wechselwirkungen ... 83
4.3.5 Potential für vertikales Riffwachstum ... 84

5 ZUSAMMENFASSUNG ... 85

6 ABSTRACT ... 88

7 BIBLIOGRAPHIE ... 89

8 ANHANG: ... 103

8.1 KARBONATPRODUKTION ... 103
8.2 EICHGERADE ZUR BESTIMMUNG DER KORALLENOBERFLÄCHEN ... 105
8.3 EICHGERADE ZUR BESTIMMUNG DES PHOSPHATGEHALTES ... 105

9 DANK ... 106

10 ERKLÄRUNG: ... 107

11 LEBENSLAUF ... 108

1 Einleitung

Seit mehr als einem Jahrhundert waren die Physiologie und die Karbonatproduktion von Steinkorallen immer ein zentrales Thema der Riffforschung. Untersuchungen im späten 19. und frühen 20. Jahrhundert zeigten schon früh, daß nahezu alle riffbildenden (hermatypen) Korallenarten mit endosymbiontischen Algen (Dinoflagellaten) vergesellschaftet sind. Diese Mikroalgen werden seit Freudental (1962) in dem Taxon *Symbiodinium microadriaticum* zusammengefaßt. In Literatur aus den siebziger Jahren sind jedoch auch noch die Bezeichnungen *Gymnodinium microadriaticum* (Taylor, 1971a) und *Zooxanthella microadriatica* (Loeblich & Sherly, 1979) zu finden. Es wurde schon früh vermutet, daß die Zooxanthellen einen maßgeblichen Beitrag zum Metabolismus ihrer Wirtskoralle leisten. Die Fragestellung wurde von Yonge während seiner Teilnahme an der Great Barrier Reef Expedition (1928-1929) aufgegriffen, erstmals ausführlich bearbeitet und zusammengefaßt (Yonge, 1930, 1931, 1940, 1944, 1957, 1958, 1963, 1968, 1973; Yonge & Nicholles 1931; Yonge et al. 1932). Wie Smith et al. (1969), Goreau et al. (1971), Muscatine (1971, 1973, 1974), Taylor (1971, 1973) und Muscatine & Porter (1977) darstellten, geht man heute davon aus, daß etwa die Hälfte des durch die Endosymbionten (Zooxanthellen) fixierten Kohlenstoffes in das Wirtsgewebe gelangt und dort metabolisiert wird.

Die positiven physiologischen Effekte der Zooxanthellen für die Symbiose sind vielfältiger Art:

- Entsorgung von Stoffwechselendprodukten (u.a. Yonge 1931; Goreau 1961)
- Erhöhung der Kalzifizierung (u.a. Kawaguti & Sakumoto 1948; Goreau 1961).
- Autotropher Beitrag zur Ernährung der Wirtskoralle (u.a. Kawaguti & Sakumoto 1948, Franzisket 1969; Porter 1974; Porter et al. 1984)
- Anreicherung und Recycling limitierter Nährstoffe wie Stickstoff und Phosphat für die Zooxanthellen (z.B. Muscatine & Porter 1977).

Die Symbiose erfüllt vermutlich all diese Leistungen gleichzeitig, jedoch bei verschiedenen Arten mit unterschiedlicher Gewichtung der verschiedenen Einzelleistungen (Chalker et al. 1988; Barnes & Chalker 1990; Muscatine 1990; Miller & Veron 1990).

Schnell wurde erkannt, daß zooxanthellate Korallen bei Lichteinstrahlung eine um das Vielfache höhere Karbonatproduktion erreichten als unter Dunkelbedingungen. Dies wurde chemisch bereits 1948 von Kawaguti & Sakumoto gezeigt und später von Goreau (1959) und Vandermeulen et al. (1972) durch Untersuchungen mit Radioisotopen untermauert. Heute, etwa 30 – 40 Jahre nach den ersten Radioisotopen- Untersuchungen bezüglich der mit Licht durch Zooxanthellen verstärkten Karbonatproduktion, ist der genaue Mechanismus des Korallenwachstums noch immer unklar.

Aufgrund des photoautotrophen Energiebeitrages durch die Zooxanthellen zur Energiebilanz der Steinkorallen stand häufig die Frage nach dem Einfluß des Lichtes auf die Karbonatproduktion im Zentrum der Untersuchungen (Chalker & Taylor 1975; Houck et al. 1977; Chalker 1981; Rinkevich & Loya 1984; Chalker et al. 1988; Barnes & Chalker 1990; Falkowski et al. 1990; Spencer-

Davies 1991). Anhand des Faktors Licht wurde vor allem die bathymetrische Ausbreitung der Riffe diskutiert (Baker & Weber 1975, Hutson 1985, Fricke & Schuhmacher 1983).

Der Faktor Wassertemperatur wird meist im Zusammenhang mit der geographischen Verbreitung der Korallenvorkommen zwischen dem 30° Grad nördlicher und südlicher Breite diskutiert. Seit den ersten grundlegenden Arbeiten von Dana (1843), Vaughan (1918, 1919), Davis (1928) und Yonge (1940) sowie einigen weiterführenden Untersuchungen und Zusammenfassungen (Vaughan & Wells 1943; Wells 1954, 1957; Shinn 1966; Stoddart 1969; Rosen 1971, 1984) gelten 18°C als die Minimaltemperatur bei der noch ein effektives Wachstum tropischer bis subtropischer Riffe möglich ist. Wichtig ist hierbei immer, über welche Zeiträume die entsprechende Temperatur herrscht. Kurzzeitig auftretende tiefere Temperaturen können unter Umständen noch toleriert werden (Shinn 1976; Downing 1985; Coles 1988; Coles & Fadlallah 1991). Die Toleranzgrenze einzelner Korallenarten kann auch noch deutlich unter 18°C liegen.

Die temperaturbedingte Mortalität der riffbildenden Korallen ist nicht der einzige Einflußfaktor, der für die Verbreitung von Korallenriffen verantwortlich ist. Beschrieben wurde auch eine temperaturinduzierte erhöhte Konkurrenz durch Makroalgen (Johannes 1983; Crossland 1984; Coles 1988), sowie Änderungen in der Stoffwechselaktivität (reduzierte Kalzifizierung: Clausen 1971; Clausen & Roth 1975; Smith 1981; Crossland 1981, 1984). Darüber hinaus kommen noch Faktoren wie Sedimentation, pH, Salinität und UV-Strahlung eine größere Bedeutung als Kontrollfaktoren der Riffverbreitung zu.

Das heterotrophe Nahrungsangebot, obgleich es zum gemeinsamen Nährstoff-/Energiepool der Symbiose beiträgt, spielte häufig bei Überlegungen zur Karbonatproduktion eine untergeordnete Rolle. Der mögliche Einfluß des den jahreszeitlichen Schwankungen unterliegenden, heterotrophen Nährstoffangebotes auf die Karbonatproduktion im tropischen Korallenriff kann jedoch sehr vielschichtig sein. Die zooxanthellaten Korallenarten sind darauf angewiesen, einen gewissen Anteil ihres Stickstoffbedarfes heterotroph zu sichern. Azooxanthellate Steinkorallen decken ihren gesamten Nährstoffebedarf heterotrophe. Die auch unter Dunkelbedingungen oder unter dem Einfluß von Photosyntheseblockern ablaufende „dunkel“ Karbonatproduktion der zooxanthellaten Korallenarten bedarf einer heterotrophen Energiequelle. Dies zeigt, welche Bedeutung das heterotrophe Nährstoffangebot für die Karbonatproduktion und damit auch für das Riffwachstum hat.

Die oben beschriebenen Einflußfaktoren auf die Karbonatproduktion wurden in der Vergangenheit meist isoliert hinsichtlich ihrer Einzelwirkung auf verschiedene Korallenarten, oft innerhalb eng abgegrenzter Tiefenbereiche (oder sogar ohne Berücksichtigung der Tiefe) betrachtet.

Die vorliegende Arbeit untersucht deshalb die Karbonatproduktion der Korallen im Jahresverlauf, während gleichzeitig die wichtigsten das Wachstum beeinflussenden Faktoren, Licht, Temperatur und heterotrophes Nahrungsangebot erfaßt wurden. Dabei wurden verschiedene Korallenarten unterschiedlicher Wuchsformen untersucht. Gleichzeitig haben die untersuchten Korallenarten einen hohen Anteil an der Riffbedeckung über das gesamte Tiefenspektrum (5-40 m). Hierdurch werden vergleichende Aussagen zur Karbonatproduktion der verschiedenen Arten im nördlichen Golf von Aqaba

möglich. Darüber hinaus erlauben die Untersuchungen auch eine Bilanzierung der Karbonatproduktion als Grundlage für die Erstellung eines Karbonatbudgets für einen Riffabschnitt an der nördlichen Verbreitungsgrenze von Korallenriffen, dem nördlichen Golf von Aqaba (ca. 29°30‘ N).

In der Vergangenheit wurden verschiedene Methoden zu Ermittlung der Kalzifizierungsraten von Steinkorallen eingesetzt:

Langzeitmessungen des linearen Zuwachses (Shinn 1966; Lewis et al. 1968; Barnes 1972; Bak 1973). Wobei der lineare Skelettzuwachs meist an ästigen Korallenarten gemessen wurde.

Röntgen-densitometry (Buddemeier et al. 1974; Doge & Thompson 1974; Baker & Weber 1975; Weber et al. 1975; Hudson et al. 1976, 1989; Highsmith 1979). Bei dieser Methode werden anhand von Röntgenaufnahmen die Skelettzuwächse anhand der „Jahresringe“ (Bänderrung unterschiedlicher optischer Dichten) definiert.

pH – und Alkalinitäts-Techniken (Smith 1973; Smith & Key 1975). Bei dieser Methode wird die Änderung des pH-Wertes gemessen, die im Wasser bei der Bildung von Kalk (Claciumcarbont) zu beobachten ist .

Markierungstechniken durch Radioisotope (Goreau 1959; Goreau & Goreau 1959; Clausen & Roth 1975; Barnes & Crossland 1977; Crossland & Barnes 1977) und mit Alizarin (Barnes 1972; Lambert 1978). Bei diesen Methoden wird durch einen Marker (^{14}C oder Alizarin) der lineare Zuwachs an Karbonat seit dem Markierungsereignis meßbar gemacht.

Die Markierungsmethoden und die direkte Messung der linearen Zuwächse haben einige Nachteile:

- Es können nur vergleichsweise große Meßintervalle erfaßt werden.
- Jede Messung war letal für die gesamte Kolonie oder wenigstens für Kolonieteile. Es war also nicht möglich, das Wachstum einer Kolonie über längere Zeiträume zu verfolgen.
- Die effektive Karbonatproduktion ein und der selben Kolonie läßt sich nur indirekt erfassen. Man kann nur durch mehr oder weniger aufwendige Umrechnungen (je nach Art) zu absoluten Karbonat-produktionswerten kommen.

Die pH-Alkalinitäts-Technik ist technisch sehr aufwendig und zumindest im Freiland relativ ungenau, wodurch sie für in stitu Langzeitmessungen ausscheidet.

Eine weitere, nicht destruktive Methode zur Messung der Karbonatproduktion ist die Schwimmend-gewichtsbestimmung (Franzisket 1964). Sie wurde in der Vergangenheit nur vergleichsweise selten eingesetzt (Maragos 1972; Bak 1973; Jokiel et al. 1978). Durch Spencer Davies (1989) wurde diese Technik wieder aufgegriffen und weiter verfeinert.

Mit der Schwimmendgewichtsmethode ist es möglich, bei vergleichsweise vielen Korallen-Kolonien in situ Messungen der Karbonatproduktion über weite Bereiche der bathymetrischen Ausdehnung eines Riffabschnittes in kurzen Zeitintervallen, 2-4 Wochen, durchzuführen. In der vorliegenden Arbeit nimmt die Methode der Schwimmendgewichtsbestimmung eine zentrale Rolle ein. Mit ihrer Hilfe wurde die Wachstumsdynamik der Steinkorallenpopulation eines definierten Riffabschnittes erfaßt. Dazu wurden

die Wachstumsraten einiger ausgewählter, häufiger Korallenarten über einen Tiefenbereich von 0-40 m im Jahresgang erfaßt. Dieser Versuchsansatz zielte vorrangig nicht darauf ab, detaillierte Informationen über die Physiologie der Karbonatproduktion einzelner Korallenarten zu erhalten. Es stand vielmehr der Gedanke im Vordergrund, für ein bestimmtes Zeitfenster Informationen über die Dynamik der Karbonatproduktion im Riff zu erhalten. Um dies zu ermöglichen, wurden Faktoren erfaßt und untersucht, die das Wachstum wesentlich beeinflussen.

Dieser Versuchsansatz ermöglichte es, verschiedene Aspekte der Steuerung von Karbonatproduktion, die in der Vergangenheit häufig isoliert betrachtet wurden, simultan an den individuellen Korallenkolonien in einem definierten Riffabschnitt zu bearbeiten.

Folgende Fragestellungen standen für die Untersuchungen im Vordergrund:

- Wie hoch ist die Karbonatproduktion verschiedener zooxanthellater Steinkorallenarten im Golf von Aqaba (nördliches Rotes Meer), an der nördlichen Verbreitungsgrenze tropischer – subtropischer Korallenriffe?
- Welche Bedeutung haben die Steuerungsfaktoren Licht, Temperatur und heterotrophes Nahrungsangebot auf die Karbonatproduktion in Abhängigkeit von der Tiefe und der Jahreszeit?
- Besteht eine direkte Beziehung zwischen den Karbonatproduktionsraten und den Sauerstoffproduktionsraten verschiedener Korallenarten?
- Wie groß ist die jährliche Karbonatdeposition der Steinkorallen am Riff?
- Wie wirken sich Faktoren wie Artzusammensetzung und Lebendbedeckung auf das Wachstumspotential (Karbonatproduktion) eines Riffes aus?
- „Wächst“ das Riff in Aqaba?

Die erhobenen Karbonatproduktionsdaten wurden schließlich als Grundlage für eine erste Budgetierung der Karbonatproduktion des untersuchten Riffabschnittes in Aqaba genutzt, um den aktuellen Status des Riffes am nördlichen Rand des Verbreitungsgebietes von Korallenriffen abzuschätzen.

2 Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Die Freilandarbeiten zur vorliegenden Untersuchung wurden in den der jordanischen Küste vorgelagerten Riffen an der Marine Science Station (MSS) bei Aqaba, Jordanien, nördliches Rotes Meer durchgeführt (29°27'N; 35°00'E). Die Station und das ihr direkt vorgelagerte Saumriff liegen ca. 10 km südlich von Aqaba.

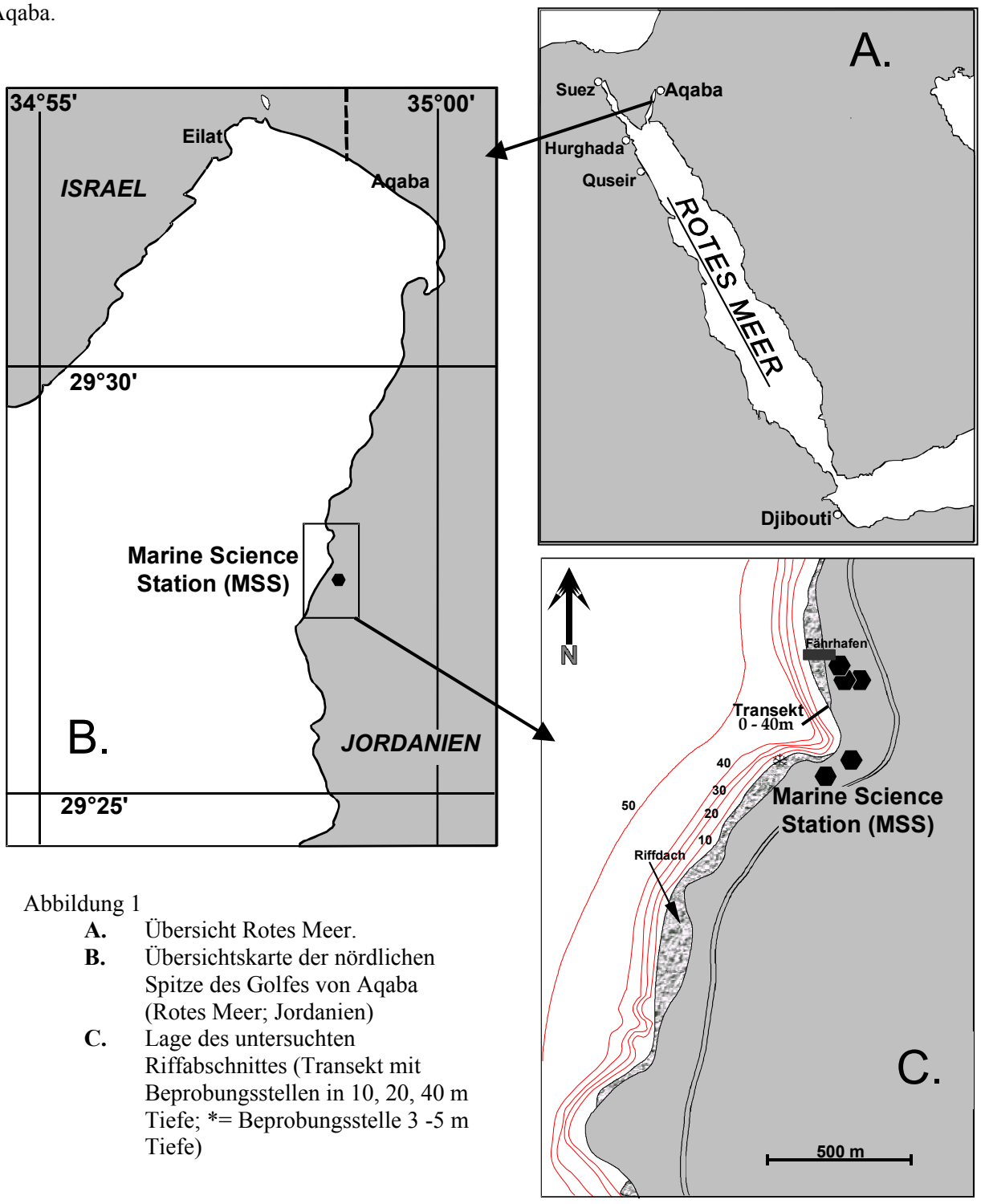


Abbildung 1

A. Übersicht Rotes Meer.

B. Übersichtskarte der nördlichen Spitze des Golfes von Aqaba (Rotes Meer; Jordanien)

C. Lage des untersuchten Riffabschnittes (Transekt mit Beprobungsstellen in 10, 20, 40 m Tiefe; *= Beprobungsstelle 3 -5 m Tiefe)

Alle Daten wurden entlang eines Vertikaltransektes im Bereich eines steilen, südwestlich orientierten Riffhanges erhoben (Gefälle 15 - 60°). Entlang dieses Transektes wurden Probenentnahmestellen in 10, 20 und 40 m Tiefe eingerichtet (Abbildung 2). Eine weitere Probenentnahmestelle befand sich etwa 100 m weiter südlich. Hier wurden die Proben aus einer Tiefe von 3 bis 5 m direkt am Fuß des Riffdaches entnommen.

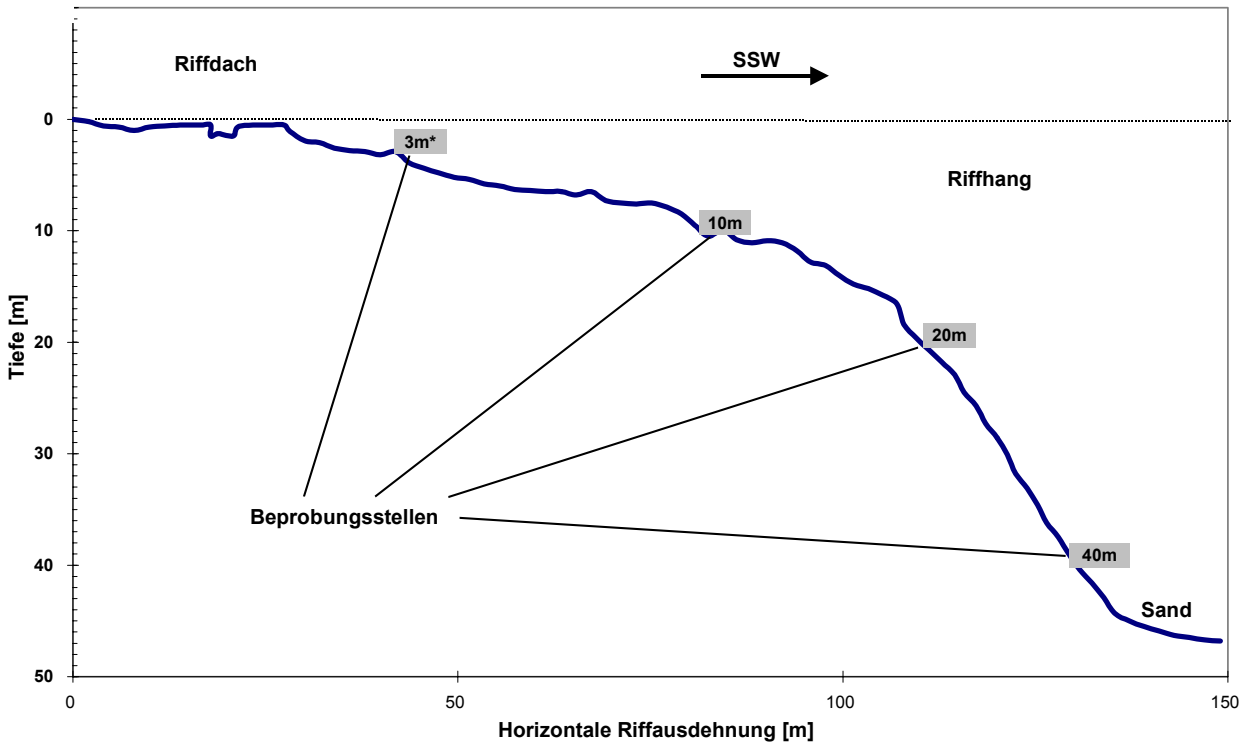


Abbildung 2 Tiefenprofil des untersuchten Riffabschnittes (Tansektes) mit der Lage der einzelnen Probenentnahmestellen.
* Die Probenentnahmestelle in 3m Tiefe liegt nicht direkt im Transekt (siehe Abbildung 2)

2.2 Untersuchungszeiträume

Die Untersuchungen wurden im Rahmen von vier Untersuchungsperioden innerhalb von zwei Jahren durchgeführt. Die Zeitabschnitte der Untersuchungen waren so über die beiden Jahre verteilt, daß Datensätze für alle vier Jahreszeiten vorliegen. Die Untersuchungszeiträume erstreckten sich von:

März - Juni 1992 (**Frühjahr** = April bis Juni);

Oktober - Dezember 1992 (**Herbst** = Oktober bis Dezember);

Juli - September 1993 (**Sommer** = Juli bis September);

Januar - April 1994 (**Winter** = Januar bis März)

Die Ergebnisse dieser vier Untersuchungsperioden wurden in einem „gemittelten Jahr“ zusammenfassend ausgewertet. Das bedeutet, daß die Ergebnisse nicht in ihrer chronologischen Abfolge dargestellt werden, sondern in die Reihenfolge der aufeinander folgenden Jahreszeiten (Winter, Frühjahr, Sommer, Herbst) umgestellt wurden. Zeitübergreifend werden bei den Messungen der Karbonatproduktion (Schwimmend-

gewichtsbestimmung) und den Langzeitmessungen der Photonenflußdichte und Temperaturen noch Ergebnisse aus den Zeiträumen zwischen den Untersuchungsperioden berücksichtigt. Darauf wird in den einzelnen Abschnitten gesondert hingewiesen.

2.3 Das Artenspektrum und die Abundanz von Steinkorallen

Um Aussagen über die Artenzusammensetzung der Steinkorallengemeinschaft und den prozentualen Anteil der einzelnen Arten an der Lebendbedeckung des Riffes machen zu können, wurden in den untersuchten Tiefenstufen Quertransekte gelegt. Jedes der Transekte hatte eine Länge von 8 m. Oberhalb und unterhalb der Transektleine wurden jeweils 8 m² der Riffes senkrecht zur Riffoberfläche fotografiert. Die Fotos, die zusammen 16 m² der Riffoberfläche abdecken, bildeten die Grundlage für die dann folgende quantitative Auswertung der Korallengemeinschaft und Riffbedeckung.

Anhand der Fotos ließ sich zunächst die Artzugehörigkeit der einzelnen Kolonien und deren prozentualer Anteil an der Riffbedeckung ermitteln. Es wurden die Flächenbedeckung der Korallen nur bei den Korallenarten auf Artniveau bestimmt, die auch in den weiterführenden Untersuchungen eingesetzt wurden (Tabelle 1). Die Flächendeckung der einzelnen Kolonien wurde mit Hilfe des Bildanalysesystems LUCIA (Nikon) bestimmt. Das Analysesystem mußte bei jedem Foto mittels eines gleichzeitig fotografierten Maßstabes auf die jeweilige Vergrößerung geeicht werden. Perspektivische Verzerrungen (Filmebene nicht parallel mit fotografierter Fläche) der Fotos ließen sich ebenfalls durch das Programm kompensieren. Nach der Eichung war es möglich, jede beliebig geformte Fläche zu vermessen. Der systematische Fehler wurde mehrfach (n = 19) mit standardisierten Flächen überprüft und lag in 80 % der Fälle unter 1 % und sonst unter 3 %.

2.4 Untersuchte Korallenarten

Für die Auswahl der zur Untersuchung der Karbonatproduktion eingesetzten Korallenarten wurden folgende Kriterien zu Grunde gelegt:

- **Abundanz** im Riff: Die häufigsten Arten in Aqaba sind nach Loya und Slobodkin (1971); Mergner et al. (1992) *Acropora variabilis*, *Acropora squarrosa* und *Stylophora pistillata*.
- Es sollten möglichst verschiedene **Wuchsformen** vertreten sein:
  - Die beiden *Acropora*-Arten (*A. variabilis*, *A. squarrosa*) und *Stylophora pistillata* wurden als typische Beispiele für „ästige“, buschig wachsende Kolonien ausgewählt.
  - *Porites*-Arten (in reduzierter Anzahl auch *Platygyra*- und *Favia*-Arten) wurden als Vertreter der massigen Wuchsform gewählt.
  - *Mycedium elephantotus* wurde als typische foliose Art in die Versuchsreihe aufgenommen.

  Inkrustierende Arten wurden aufgrund technischer Probleme nicht berücksichtigt.
- Die Arten sollten sich hinsichtlich ihrer **Tiefenverbreitung** unterscheiden: *Mycedium elephantotus* als eher stenobathe Art, die ihren Verbreitungsschwerpunkt zwischen 20 und 30 m Tiefe hat, im

Gegensatz zu den eurybathen Arten *Acropora variabilis*, *Acropora squarrosa* und *Stylophora pistillata*.

- Die Arten sollten in situ gut **identifizierbar / bestimmbar** sein, wobei die Kolonien der Gattung *Porites* dieses Kriterium nicht erfüllten.
- Die **Vergleichbarkeit** der Wachstumsdaten: Es wurden Arten untersucht, für die bereits andere Autoren Daten publiziert haben (Drew 1973; Gattuso 1985; Spencer Davies 1989; Klein et al. 1992; Heiß 1994). Eine bedeutende Rolle spielen in der Literatur Untersuchungen an *Porites*-Arten und an *Stylophora pistillata*.

Tabelle 1 Artenliste der Steinkorallen, deren saisonale Karbonatproduktion in Abhängigkeit von der Tiefe gemessen wurde. Unter den Tiefenangaben ist die Anzahl der untersuchten Kolonien aufgelistet.

Gattung	**Art**	**Abk.**	**Wuchsform**	**3-5 m**	**10 m**	**20 m**	**40 m**	**Summe**
Acropora	*variabilis*	A. v.	ästig	3	4	3	3	13
Acropora	*squarrosa*	A. s.	ästig	3	3	3	3	12
Stylophora	*pistillata*	S. p.	ästig	4	3	3	3	13
Porites	*lutea*	Po. l.	massiv	-	3	3	3	9
Porites	*solida*	Po. s.	massiv	3	-	-	-	10
Mycedium	*elephantotus*	M. e.	folios	-	4	3	3	6
Favites	*peresi*	Ft. p.	massiv	-	2	2	2	2
Favia	*sp.*	F. f.	massiv	1	-	-	-	4
Favia	*stelligera*	F. s.	massiv	-	1	1	-	3
Platygyra	*lamellina*	P. l.	massiv	1	1	2	-	1
Goniastrea	*retiformis*	G. r	massiv	1	1	1	-	1
Pavona	*cactus*	Pa. c.	massiv	-	1	-	-	1
Pavona	*decussata*	Pa. d.	massiv	-	1	-	-	1
Montipora	*meandrina*	Mo.	massiv	-	-	-	-1	1
Echinopora	*lamellosa*	E. l.	folios	-	-	-	1	1
	Summe	**Σ**		**16**	24	21	19	76

Die in situ Stoffwechselmessungen (O_2-Produktion bzw. Respiration) wurde an häufig vorkommenden Arten vorgenommen, für die auch Karbonatproduktionsdaten ermittelt wurden. Auch hier wurden Arten in den Versuchen eingesetzt, für die bereits Daten anderer Autoren vorliegen (Falkowski et al. 1981; Rinkevich & Loya 1984). Tabelle 2 faßt die Wassertiefen, in denen die Stoffwechselmessungen durchgeführt wurden, sowie die Anzahlen und Arten der untersuchten Kolonien zusammen.

Tabelle 2 Artenliste der Korallen, mit denen in situ Stoffwechselmessungen (O_2-Produktion bzw. Respiration) durchgeführt wurden, sowie die Anzahl der untersuchten Kolonien in den verschiedenen Tiefen.

Gattung	Art	Abk.	3-5 m	10 m	20 m
Acropora	*variabilis*	A. v.	7	7	5
Acropora	*squarrosa*	A. s.	7	7	5
Stylophora	*pistillata*	S. p.	7	7	5
Porites	*lutea*	Po. L.	3	6	5
Porites	*solida*	Po. S.	5	-	-
Mycedium	*elephantotus*	M. e.	-	7	7

2.5 Bestimmung der Karbonatproduktion

Für die Bestimmung der Karbonatproduktion standen drei Standardmethoden zur Verfügung. Die Methoden konnten hinsichtlich ihre Praktikabilität, Genauigkeit und Aussagekraft bei verschiedenen Fragestellungen vergleichend betrachtet werden (siehe Diskussion), da sie teilweise gleichzeitig an den selben Arten getestet wurden.

2.5.1 Bestimmung der Karbonatproduktion mittels Schwimmendgewichtsbestimmung

Die Karbonatdeposition wurde überwiegend mit der Schwimmendgewichtsbestimmung nach Jokiel et al. (1978) und Spencer Davies (1989) gemessen. Dabei wurden die Netto-Karbonat-produktionsraten intakter Kolonien als Massenzuwachs für jeweils 3 - 4 wöchige Intervalle gravimetrisch erfaßt.

Drei bis vier Wochen vor den ersten Messungen wurden die Kolonien der verschiedenen Arten in den vier Tiefenstufen gesammelt (siehe Tabelle 1). Die Kolonien (100 – 700 g Schwimmendgewicht) ließen sich mittels rostfreier Stahlschrauben (V4A) und Schnellbinderzement auf Halterungen (PVC-Sockel) montieren. Dadurch war es möglich, die Korallen mit einem Minimum an Berührungsstress zu handhaben und nach jeder Wägung in ihren ursprünglichen Positionen und Ausrichtungen wieder am ursprünglichen Standort im Riff zu fixieren. Bei der Handhabung der Kolonien wurde darauf geachtet, daß sie weder unmittelbarer Sonnenbestrahlung noch der Luft ausgesetzt wurden.

Die Wägung erfolgte in einem mit Meerwasser gefüllten Aquarium. Die Wägevorrichtung (Abbildung 3) war an einer über dem Aquarium installierten Oberschalenwaage (SARTORIUS) befestigt. Diese Versuchsanordnung ermöglichte es, die Schwimmendgewichte der Kolonien mit einer Genauigkeit von 0,01 g zu bestimmen. Parallel zu den Wägungen wurde die Wassertemperatur gemessen.

Über die Dichte und Temperatur des Wassers, sowie die artspezifische Dichte des Korallenkalks läßt sich das absolute Gewicht der Kolonien in Luft nach Formel 1 errechnen (Spencer Davies 1989).

Formel 1 $$G_{In\,Luft} = \frac{G_{In\,Wasser}}{\left(1 - \frac{D_{Wasser}}{D_{Koralle}}\right)}$$

G = Gewicht in Luft bzw. Wasser
D = physikalische Dichte (Dichtebestimmung siehe unten) des Wassers bzw. der Koralle.

Die Dichte des Meerwassers wurde bestimmt, indem ein Referenzobjekt (Glasstopfen, D = 2,5, Handbook of Chemistry and Physics 1974-1975) mit bekanntem Gewicht in der Luft und bekannter Dichte, im Wasser gewogen wurde. Die Dichte des Wassers (Wägemedium) ergibt sich nach Formel 2. Bei Temperaturänderungen des Wägemediums von $\triangle T > 0{,}1°C$ mußte die Dichte des Mediums jeweils neu bestimmt werden.

Formel 2 $$D_{Wasser} = D_{\mathrm{Re}\,ferenzobjekt}\left(1 - \frac{G_{in\,Wasser}}{G_{in\,Luft}}\right)$$

G = Gewicht in Luft bzw. Wasser
D = physikalische Dichte (Dichtebestimmung siehe unten) des Wassers bzw. der Koralle.

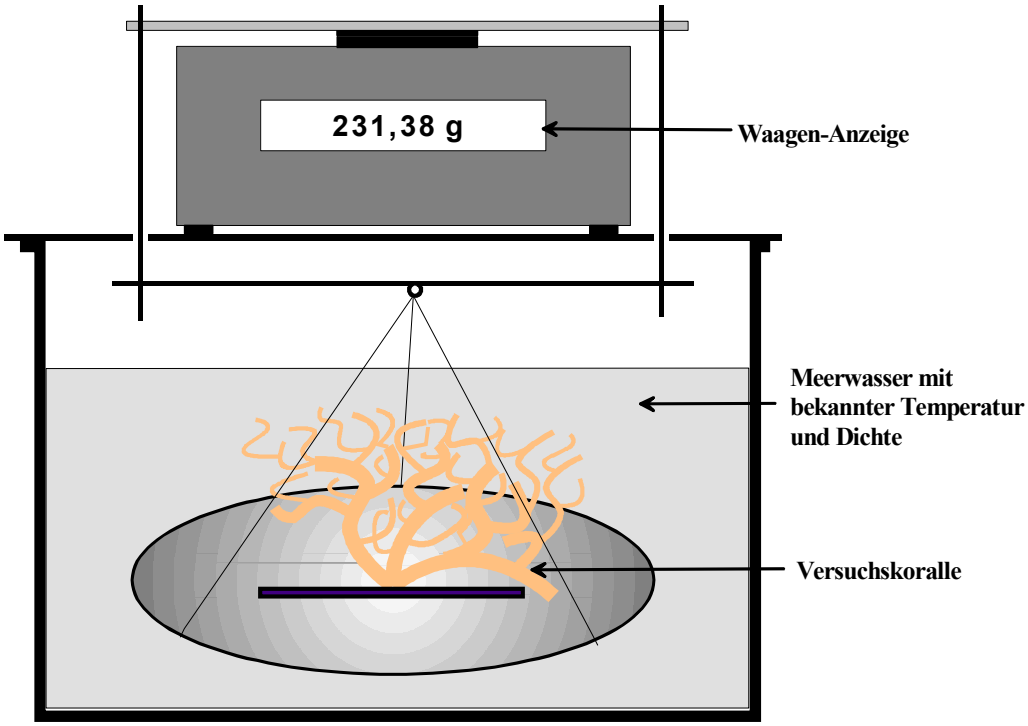


Abbildung 3 Versuchsaufbau zur Bestimmung des Schwimmendgewichtes von Korallenkolonien.

2.5.2 Bestimmung der Karbonatproduktion mittels Alizarinmarkierung

Mit der Methode nach Lambert (1978) können primär Aussagen über den linearen Karbonatzuwachs von Korallen getroffen werden. Hierzu wurden die Kolonien der verschiedenen Arten über 12 bis 36 Stunden in Meerwasser-Alizarin-Lösung mit einer Konzentration von 5 - 15 mg/l inkubiert. Die Inkubation

erfolgte in situ. Die Korallenkolonien wurden in transparente Plastiktüten dicht eingeschlossen, in die dann die Alizarinlösung injiziert wurde. Die Färbung durch Alizarin ist für biogen aufgebautes Kalziumkarbonat spezifisch. Während der Inkubation entsteht im Korallenskelett eine rötliche Alizarinbande (Abbildung 4).

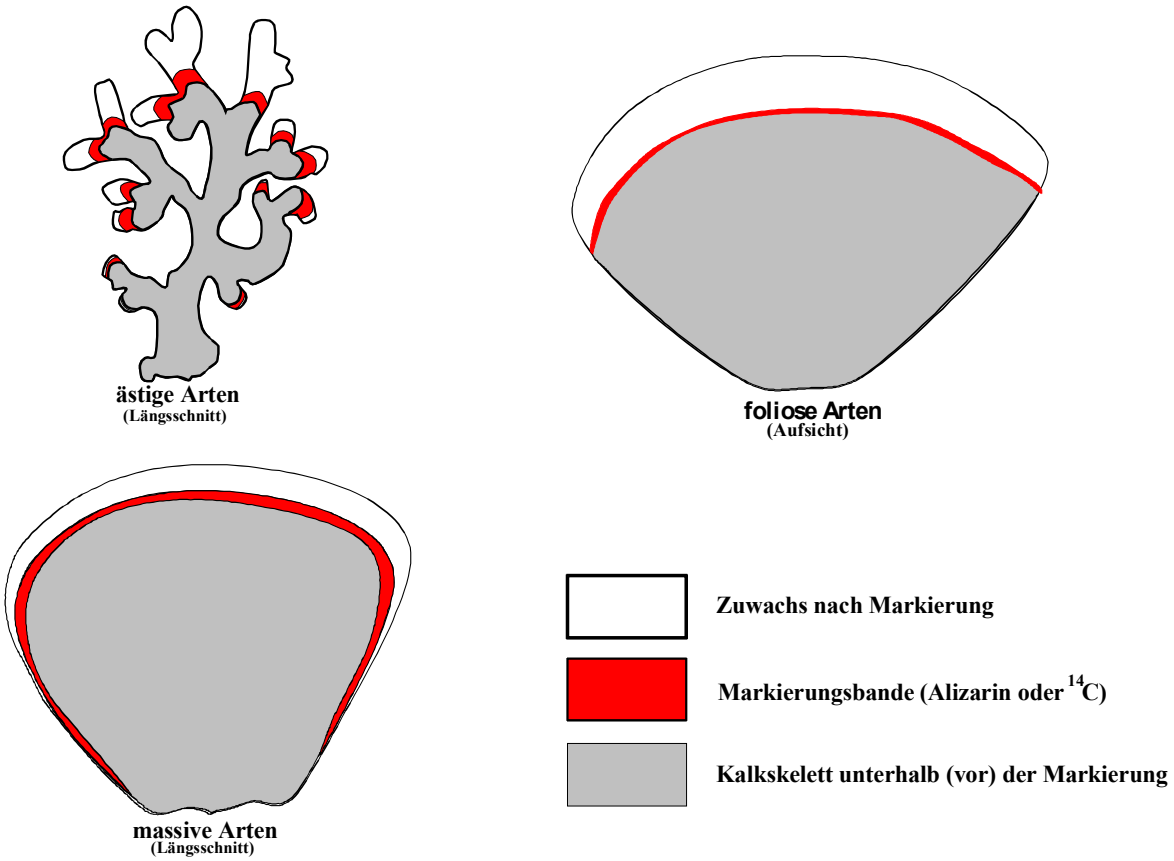


Abbildung 4 Schematische Darstellung der Markierungsbande und Zuwachszonen im Korallenskelett (Längsschnitt u. Aufsicht bei foliosen Korallen) bei den typischen Wuchsformen (ästig, folios u. massiv) der Kolonien.

Nachfolgend ist es dann möglich, die Menge des nach der Färbung abgelagerten Kalkes zu ermitteln, indem man den linearen Karbonatzuwachs ab der Markierung mißt. Über die Korallenoberfläche und die Dichte des Skelettes kann auf die Karbonatproduktion der Kolonie hochgerechnet werden. Die Berechnung des Massenzuwachses pro Skelettoberfläche erfolgte in Abhängigkeit vom Korallentyp (ästig, massiv, gefächert / folios) nach den folgenden Formeln:

Formel 3 für ästige Arten

$$Massenzuwachs / Fläche = \frac{\pi\ r^2\ h\ D_K}{(\pi\ d\ h) + (\pi\ r^2)}$$

Formel 4 für massive Arten

$$Massenzuwachs / Fläche = h\ D_K$$

Formel 5 für foliose Arten

$$Massenzuwachs / Fläche = h\ b\ D_K$$

D_K = physikalische Dichte des Korallenskelettes (g/cm³)
h = Ausdehnung in Wachstumsrichtung (Höhe) des nach der Einfärbung gebildeten Karbonats (cm)
π = 3,145 (Pi)
d = basaler Durchmesser des Astes (cm) im Bereich der Alizarinmarkierung
r = d/2 (Radius)
b = Dicke des gebildeten foliosen Skelettes

2.5.3 Bestimmung der Karbonatproduktion mittels ^{14}C-Markierung

Die Kolonien wurden in situ mit transparenten Plastiktüten (Volumen 5-10 Liter) umhüllt. Anstelle von Alizarin wurde jedoch ^{14}C-Natriumhydrogenkarbonat mit einer Endkonzentration von etwa 37 G Bq (Giga-Becquerel) in 5 Liter injiziert. Der ^{14}C-Einbau in das Korallenskelett läßt sich später an einem Planschliff, der auf einen Röntgenfilm gelegt wurde, autoradiographisch darstellen (Abbildung 5). Der Karbonatzuwachs seit der Markierung kann dann anhand des Autoradiogrammes vermessen werden. Auch hier erfolgt die Umrechnung auf den Massenzuwachs nach den Formeln 3 - 5.

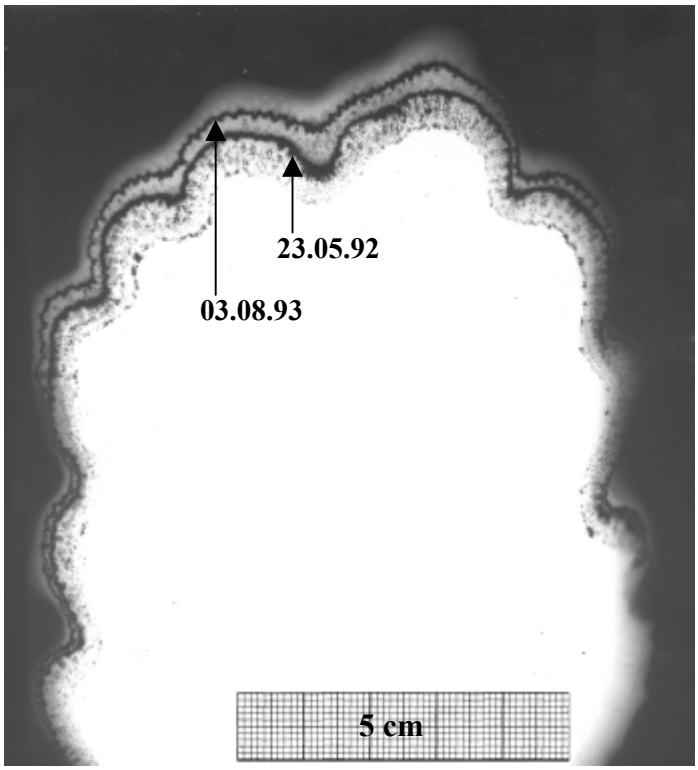


Abbildung 5 Autoradiogramm einer massiven Koralle *Porites* spec. (20 m Tiefe) mit zwei Markierungsbändern. Längenzuwachs in 15 Monaten 3-5 mm

2.6 Dichtebestimmung der Korallenskelette

Zur Bestimmung der Massenzuwächse muß die Dichte des Korallenskelettes bekannt sein. Es muß zwischen zwei Dichten unterschiedenen werden:

Die „**physikalische Dichte des Skeletts“** d.h., die Dichte des präzipitierten Materials (ca. 95 % Aragonit, geringe Mengen Calcit und org. Bestandteile) ist unabhängig davon, in welcher Skelettstruktur das Kalziumkarbonat im Skelett abgelagert wird.

Im Gegensatz dazu steht die „**optische Dichte des Skeletts**“, welche neben der physikalischen Dichte des Karbonates auch durch die Porosität des gewachsenen Skelettkörpers definiert wird. Sie ist also ein Maß dafür, mit wieviel Karbonat ein bestimmtes Volumen umschlossen wird.
Daraus kann resultieren, daß eine Korallenart bei gleicher physikalischen Dichte des präzipitierten Materials eine wesentlich niedrigere optische Dichte des Skelettkörpers aufweist als eine andere Art, wenn das Skelett eine hohe Porosität zeigt.
Zur Bestimmung der optischen und physikalischen Dichte sind demnach zwei verschiedene Methoden erforderlich.

2.6.1 Bestimmung der physikalischen Dichte von Korallenskeletten

Zur Bestimmung der physikalischen Dichte wurden von jeder Korallenart Skelettproben (n = 7-9) entnommen und deren Schwimmendgewicht in H_2O_{deion} (mit bekannter Temperatur) bestimmt. Nach gründlicher Trocknung im Trockenschrank bei 60°C für ca. 16 Stunden wurde das Trockengewicht der Skelettproben ermittelt. Aus der Gewichtsdifferenz und der bekannten Dichte des Wassers (bei bekannter Temperatur) errechnet sich die physikalische Dichte des präzipitierten Materials nach folgender Formel (Spencer Davies 1989):

Formel 6
$$D_{Koralle} = \frac{D_{Wasser}}{\left(1 - \frac{G_{in\ Wasser}}{G_{in\ Luft}}\right)}$$

G = Gewicht in Luft bzw. Wasser
D = physikalische Dichte des Wassers bzw. der Koralle.

Die Dichte des Wassers wurde, wie bereits oben bei der Schwimmendgewichtsbestimmung beschrieben, nach Formel 2 bestimmt.

2.6.2 Bestimmung der optischen Dichte von Korallenskeletten

Bei der Bestimmung der optischen Dichte wurde zuerst das Trockengewicht der Skelettproben (n=7-9) ermittelt. Danach wurden die Porenräume der Proben mit einer dünnflüssigen Latexfarbe (Capoplex) versiegelt. Im Anschluß daran konnte das Volumen der Proben durch Verdrängung von Wasser bestimmt werden. Hierzu wurden die Proben in ein randvoll gefülltes Becherglas getaucht. Die überlaufende Wassermenge wurde mit einer Genauigkeit von 0,05 ml gemessen, wobei das verdrängte Wasservolumen proportional zum Volumen der Korallenprobe war. Damit ist die optische Dichte aus den beiden Parametern Volumen und Gewicht nach folgender Formel (Spencer Davies, 1989) zu bestimmen:

Formel 7
$$_{(optische)}D_{Koralle} = \frac{G_{in\ Luft}}{V}$$

G = Gewicht in Luft
D = optische Dichte der Koralle.
V = Volumen der Koralle.

2.7 Bestimmung der Kolonieoberflächen

Zur Ermittlung einer standardisierbaren Bezugsgröße für die Daten der Wachstums- und Produktionsmessungen wurde nach Abschluß der Untersuchungen die absolute Skelettoberfläche sämtlicher Kolonien ermittelt.

Um das Gewebe vom Kalkskelett zu entfernen, wurden die Kolonien zunächst zwei Stunden lang in Süßwasser (35-40°C) inkubiert. Nach einer Expositionszeit von etwa drei Tagen in seichtem Uferwasser, mit Sediment bedeckt, ließ sich das Gewebe leicht vom Skelett abspülen. Um die Skelette von letzten Geweberesten zu befreien, wurden sie für zwei Tage in einer 3%-igen Natriumhypochloridlösung gebleicht. Nach erneuter Wässerung (zur Entfernung des Natriumhypochlorids) und Trocknung für 3-7 Tage bei direkter Sonneneinstrahlung waren die Skelette für die Oberflächenbestimmung vorbereitet.

Es handelt sich um eine Methode von Weiser (1951) und Harrod et al. (1962), modifiziert nach Hoegh-Guldberg (1988). Sie beruht auf dem Prinzip, daß die Flüssigkeitsmenge, die einen Körper (mit standardisierter Oberfläche) benetzt, proportional zur Größe der Oberfläche des Körpers ist. Zunächst mußte eine Eichung mit Körpern verschiedener Formen mit bekannter Oberfläche durchgeführt werden. Dazu wurden Säulen, Würfel und Zylinder mit verschiedenen Oberflächen aus Gips gegossen. Die Oberfläche der Eichkörper wurde mit einer Latexfarbe (Capoplex) versiegelt, um die Haftfähigkeit der Oberfläche zu standardisieren. Die so vorbehandelten Körper wurden in eine Methylenblaulösung bekannter Konzentration getaucht. Nachdem der Farbüberschuß abgetropft war, wurde die restliche an der Oberfläche haftende Farblösung mit Wasser abgespült. Die Menge des benötigten Spülwassers sowie der Extinktion (660nm) der entstandenen Spüllösung ist der Oberfläche des Eichkörpers proportional. Anhand der so gewonnenen Eichgerade ist es möglich, die Kolonieoberflächen zu bestimmen (siehe Anhang Seite 105, Abbildung 31).

Für die untersuchten Korallen mußte die Methode jedoch etwas modifiziert werden.

Da die Skelette sehr porös waren, wurden vor der Oberflächenversiegelung mit Latexfarbe, die Poren zusätzlich mit einer handelsüblichen Dispersionsfarbe verschlossen. Die so entstandene Schicht betrug 0,4-0,6 mm und hatte keinen Einfluß auf die Oberflächenbestimmung.

Die Ergebnisse der Oberflächenbestimmung durch Färben wurden bei den massiven und foliosen Arten (*Mycedium, Porites, Goniastrea, Favia, Favites, Platygyra*) zusätzlich noch durch zwei weitere Methode kontrolliert.

Die Kolonien wurden dabei mit Aluminiumfolie umwickelt, welche danach flächig ausgebreitet und vermessen werden konnte. Bei *Mycedium elephantotus* konnte darüber hinaus die Oberfläche des Skelettes aus Fotos ermittelt werden (siehe unten).

2.8 Bestimmung der Riffdeckungsfläche

Neben der Oberfläche des Korallenskelettes jeder Kolonie mußte auch deren Riffdeckungsfläche ermittelt werden, d.h. die Fläche, die die senkrechte Projektion der Kolonie im Riff einnimmt. Dazu mußten die Kolonien von oben (senkrecht zu ihrer Wachstumsrichtung) zusammen mit einem Maßstab fotografiert

werden. Die Kolonien konnten dann anhand der Fotos mit dem Bildanalysesystem (LUCIA) (siehe 2.3 oben) vermessen werden.

2.9 Heterotrophes partikuläres Nahrungsangebot

Das partikuläre Nahrungsangebot der Korallen setzt sich aus den Komponenten Sediment und Seston (= Tripton und Plankton) zusammen. Von beiden Komponenten steht potentiell der organische Anteil einschließlich des mikrobiellen Bewuchses der anorganischen Partikel potentiell für die Ernährung der Korallen zu Verfügung.

2.9.1 Seston

Die Probenentnahmen erfolgten in Abständen von sieben Tagen (anfänglich alle 3 - 4 Tage) aus den verschiedenen Tiefenbereichen (siehe Abbildung 2) in unmittelbarer Nähe des Transektes einen Meter oberhalb des Riffes. Es wurden jeweils 40 – 60 Liter Wasserproben mittels eines Wasserschöpfers (Typ Nansen-Petterson, mit 10 l Volumen) entnommen. Das darin enthaltene Seston wurde direkt nach der Probenentnahme über vorgewogene Glasfaserfilter (Machery u. Nagel, 4 µm Porenweite, 40 mm Durchmesser) abfiltriert, wobei das Probenvolumen auf drei Filter aufgeteilt wurde.

Ein Filter war für die Chlorophyllbestimmung vorgesehen und wurde sofort tiefgefroren. Die beiden anderen Filter mußten für die Kohlenstoff-, Stickstoff- und Phosphatbestimmung vorbereitet werden (Bestimmung der organischen Komponenten siehe unten). Dazu wurden sie vor dem Einfrieren 12 Stunden bei 60°C getrocknet. Die Sestonmenge auf den Filtern wurde gravimetrisch mit einer Sartorius Waage (±0.1 mg) bestimmt.

2.9.2 Sediment

Die zur Messung des Sedimentangebotes an den verschiedenen Probenentnahmestellen eingesetzten Sedimentfallen bestanden aus jeweils neun Einzelbehältern, von denen jeder eine Öffnungsoberfläche von 49.1 cm^2 hatte. Nach siebentägiger Expositionsdauer (anfänglich 3 - 4 Tage) wurden die Sedimentfallen von ihren Expositionsplattformen genommen und durch leere Fallen ersetzt. Der Inhalt der neun Sedimentationsbehälter wurde über vier (in Ausnahmen fünf) Glasfaserfilter (Machery u. Nagel, 4 µm Porenweite, 90 mm Durchmesser) abfiltriert. Einer der Filter wurde sofort zur Chlorophyllbestimmung tiefgefroren (-25.°C). Die anderen Filter wurden für 12 Stunden bei 60.°C getrocknet, dann gewogen und schließlich ebenfalls bis zur Bestimmung des Kohlenstoff-, Stickstoff- und Phosphatgehaltes bei -25.°C gelagert.

2.9.3 Bestimmung der Komponenten im Sediment und Seston

Als grundlegende Bausteine der organische Komponenten von Sediment und Seston wurde der Kohlenstoff, Stickstoff und Phosphorgehalt bestimmt. Zusätzlich wurde der Chlorophyllgehalt des Sestons gemessen, um Angaben über den Anteil an Phytoplankton machen zu können.

Veraschung (≈ Biomasse)

Nach dem Trocknen und Wiegen wurde ein Filter der Sediment- bzw. Sestonprobe 4 Stunden lang bei 450.°C verascht. Nachdem die Probe ausgekühlt war, wurde sie rückgewogen. Die thermische Oxydation mit Luftsauerstoff führt zu einer Gewichtsreduktion der Proben aufgrund des Verlustes an CO_2. Der Gewichtsverlust entspricht der in der Probe enthaltenen Kohlenstoffmenge.

C-N-Analysator

Der C-N-Analysator (EAGER 200) wurde mit 5 bis 20 mg homogen pulverisiertem Filtermaterial (Sediment- u. Sestonproben) beschickt. Durch die Verbrennung bei 1040°C lassen sich die C- und N-Anteile der Proben aufschließen und mit Hilfe des angeschlossenen URAS (Infrarotabsorptions-spektroskop) erfassen. Die Berechnungseinheit ermittelte die prozentualen Kohlenstoff- und Stickstoff-anteile in der eingewogenen Substanzmenge.

Phosphorgehalt

Der Phosphorgehalt wurde photometrisch als Phosphomolybdatkomplex nach Umsatz mit Vanadium-Molybdat (MERCK nach DIN 38405-D11-1, Nachweisgrenze 0,1 mg/l) bestimmt.

Vor der eigentlichen Komplexierungsreaktion muß der Phosphor aus seinen verschiedenen anorganischen und organischen Verbindungen gelöst und zu Phosphat oxidiert werden. Als Phosphat kann er dann mit der Methode von Koroleff (1968) quantitativ bestimmt werden. Zur vollständigen Oxidation wurden die eingewogenen Proben in einer verschließbaren Glasflasche mit phosphatfreiem Wasser und einer $K_2S_2O_8$-Lösung (5 %ig) und Schwefelsäure (4,6 %ig) versetzt, um dann eine Stunde bei 120.°C im Autoklave unter Druck (ca. 200kPa) erhitzt zu werden. Die Lösung wurde anschließend mit Vanadiummolybdat-Reagenz versetzt und der Phosphatgehalt nach ca. 30 min photometrisch bei 405nm bestimmt. Die Phosphatkonzentration ließ sich dann mit einer, vorher mit di-Natriumhydrogenphosphat nach gleicher Methode (ohne Oxydation) erstellten, Eichgerade entnehmen (siehe Anhang Seite 105, Abbildung32).

Chlorophyllgehalt

Die Glasfaserfilter wurden pulverisiert und in 2-3 ml DMSO (Dimethylsulfoxyd) extrahiert (Hiiscox &. Israelstam, 1979). Nach 24 Stunden konnte der Chlorophyllgehalt der Lösungen photometrisch nach den Formeln von Jeffrey & Humphrey (1975) berechnet werden.

2.10 In situ Stoffwechseluntersuchungen (O_2-Produktion u. Respiration)

Die Messungen der Sauerstoffproduktion in den Tiefenstufen von 3, 10 und 20 m fanden jeweils über 24 Stunden statt. In den Tiefenstufen 3 m und 10 m wurden jeweils sieben Kolonien der Arten *Acropora variabilis*, *Acropora squarrosa*, *Stylophora pistillata*, *Porites solida, Porites lutea* und *Mycedium elephantotus* (letztere allerdings nicht in 3m Tiefe) gemessen. In 20 m Tiefe erfolgten die Messungen aus technischen Gründen (die Anströmpumpen versagten bei den Druckverhältnissen zu

schnell) mit nur 5 Kolonien der gleichen Arten (s.o.). Die in den Versuchen eingesetzten Kolonien (siehe Tabelle 2, Seite 9) wurden in den Tiefen gesammelt, in denen auch die Stoffwechselmessungen durchgeführt wurden.

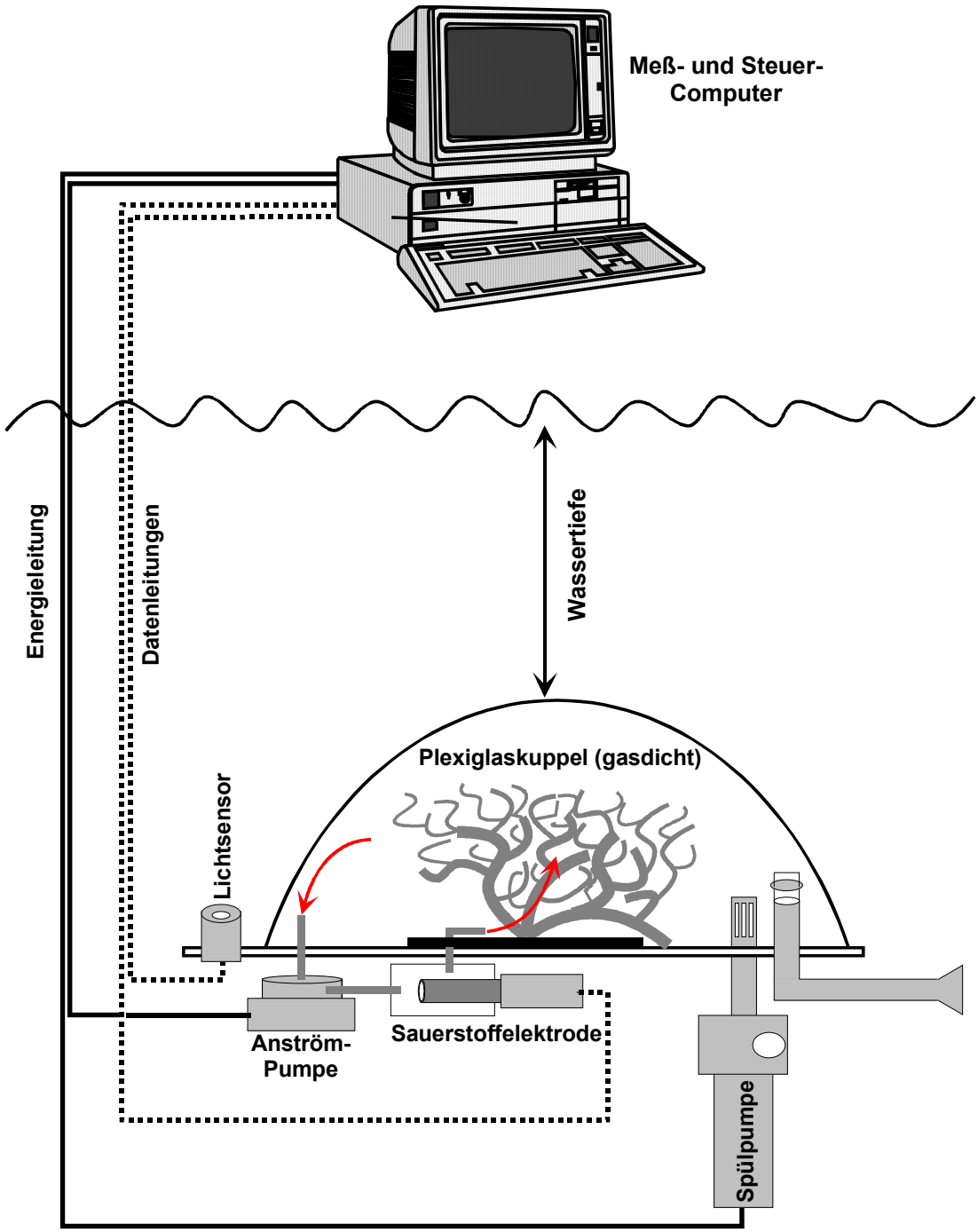


Abbildung 6 Versuchsaufbau zur in situ Stoffwechselmessung (O_2-Produktion und Respiration) kompletter Korallenkolonien.

Der Versuchsaufbau erfolgte in Anlehnung an die von Svoboda & Pormann (1978, 1980) entwickelte Methodik. Die Messungen fanden in einer gasdichten im Riff installierten Plexiglaskuppel statt. Diese Respirationskammer war über Schläuche mit zwei Pumpen verbunden (Abbildung 6, Seite 17).
Eine der Pumpen spülte kontinuierlich die Sauerstoffelektrode (WTW OXI-192) an. Die zweite Pumpe ermöglichte es, in Intervallen das Wasser in der Plexiglaskuppel auszutauschen. Ein Steuerprogramm regelte bei Bedarf (d.h. bei Anstieg oder Abfall der Sauerstoffkonzentration innerhalb der Respirationskammer um mehr als 10%) den automatischen Betrieb der Spülpumpe, welche das Wasservolumen der Plexiglaskuppel innerhalb von 3 Minuten komplett ersetzte. Hierdurch war es möglich, in situ Messungen über längere Zeiträume unter annähernd natürlichen Bedingungen durchzuführen.
Neben der Kuppel war ein Lichtsensor (LI-COR UWQ 2626), zur kontinuierlichen Messung der Photonenflußdichte (Meßgerät LI-COR LI-185B) installiert. Ein Meßcomputer erfaßte in einem Intervall von fünf Sekunden die Photonenflußdichte, die Sauerstoffkonzentration und Wassertemperatur in der Plexiglaskuppel.
Jedem Meßzyklus zwischen zwei Spülintervallen läßt sich eine mittlere Photonenflußdichte sowie eine zeitliche Änderung der O_2-Konzentration in der Plexiglaskuppel zuordnen. So ergeben sich O_2-Produktions / Respirationsraten bei unterschiedlichen Lichtintensitäten über den Tagesverlauf. Diese Daten konnten als P/I-Kurven (Produktion / Photonenflußdichte) für jeden Versuchsansatz dargestellt werden. An Hand dieser Kurve ließen sich folgende Kenngrößen der Photosynthese berechnen:

- **I_C-Kompensationspunkt** oder Kompensationslichtintensität (Photonenflußdichte, bei der sich Produktion und Respiration kompensieren).
- **I_K-Sättigungspunkt** oder Sättigungslichtintensität (Photonenflußdichte, ab der eine Erhöhung der Photonenflußdichte keine weitere Steigerung der Produktion hervorruft).
- **α-Slope** Steigung des linearen Abschnittes der P/I-Kurve. Dieser Wert ist ein Maß für die Effektivität der Photosynthese.

2.10.1 Bezugsgrößen der Produktionsmessungen

Als Bezugsgrößen der Sauerstoffproduktion wurde die Oberfläche sowie die Zooxanthellenzahl und der Chlorophyllgehalt der Korallenkolonien ermittelt.

Oberfläche

Die Oberfläche der Korallen aus den Produktionsversuchen wurde, wie die der Wachstumsversuche, bestimmt (siehe 2.7 oben).

Zooxanthellenzahl

Zur Ermittlung der Zooxanthellenzahl der Korallenkolonien wurde das Gewebe vom Skelett entfernt. Mittels eines starken Strahles (ca. 5 bar) eines Luft-Salzwasser-Gemisches konnte das Gewebe vom Skelett “abgeblasen“ werden. Bis zur weiteren Aufarbeitung der Proben wurden sie bei -20.°C gelagert.

Die Zooxanthellendichte wurde mit Hilfe eines Culter-counters (Casy 1) aus einem Aliquot des Gewebehomogenates bestimmt.

Chlorophyllgehalt

Aus einem Aliquot (1-3ml) des Rohhomogenates wurden die Zooxanthellen abzentrifugiert und in 1ml DMSO resuspendiert. Nach 24 stündiger Extraktion wurde die Extinktion der Lösung bei 630 und 663 nm gemessen. Der Chlorophyllgehalt der Proben wurden mit Hilfe der Formeln von Jeffrey & Humphrey (1975) errechnet.

2.11 Photonenflussdichte und Wassertemperatur

Die **Photonenflußdichte** wurde über zwei Jahre mit Unterbrechungen in einer Tiefe von 10 m mittels eines flachen Lichtsensors (LI-COR UWQ 2626) gemessen, und die Daten kontinuierlich in einem Computer gespeichert.

Die **Wassertemperatur** wurde ebenfalls über einen Zeitraum von zwei Jahre mit Unterbrechungen in einer Tiefe von 10 m gemessen. Die Messungen erfolgten durch einen in der Sauerstoffelektrode (WTW OXI-192) integrierten Temperatursensor mit einer Genauigkeit von ±0.1°C. Auch diese Daten speicherte der Computer kontinuierlich.

3 Ergebnisse:

1. Zunächst werden die untersuchten Einflußgrößen auf die Karbonatproduktion dargestellt.
2. Im Anschluß daran werden die untersuchten Einflußfaktoren und die gemessenen Karbonatproduktionsraten korreliert.
3. Nach der Vorstellung der Ergebnisse für die Karbonatproduktion und die einzelnen untersuchten Einflußgrößen werden die Daten im letzten Abschnitt zur Abschätzung des potentiellen Riffwachstums zusammengefaßt.

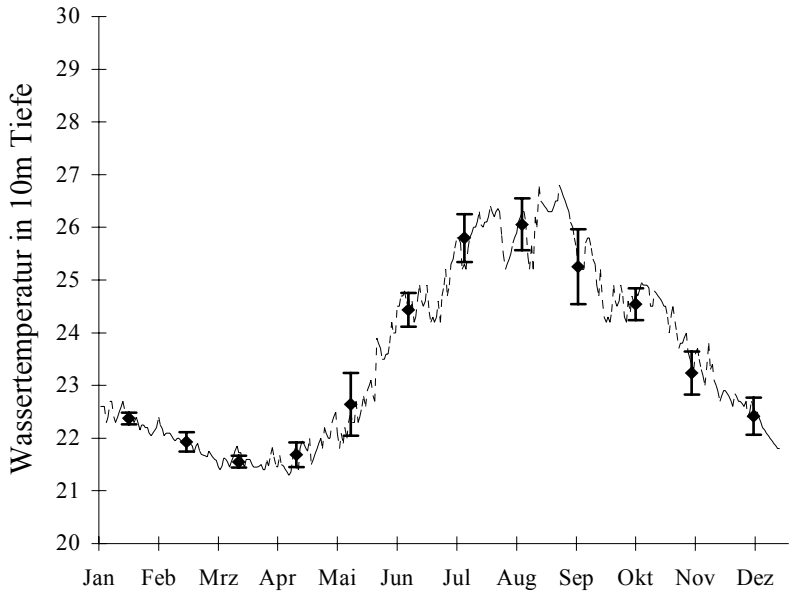
3.1 Untersuchte Einflußgrößen auf die Karbonatproduktion

Als mögliche die Karbonatproduktion beeinflussende Faktoren sind sowohl abiotische als auch biotische Faktoren (heterotrophes Nahrungsangebot) untersucht worden.

Als abiotische Faktoren wurden die Wassertemperatur und die Strahlungsverhältnisse (Photonenflußdichte) untersucht. Unberücksichtigt blieben Strömung, Druck, mineralisches Nährstoffangebot, Substrateigenschaften und Substratneigung.

3.1.1 Temperatur

In Abbildung 7 ist die Temperatur in 10 m Wassertiefe als kombinierter Jahresgang (vier Jahreszeiten aus drei Jahren) dargestellt. Das Wasser erreichte maximale Temperaturwerte im Spätsommer (August) und kühlt sich nur langsam zum Winter hin ab. Im Frühjahr stieg die Temperatur wieder stetig an. Der Temperaturverlauf zeigte im Jahresgang eine Amplitude von 6.°C (21-27.°C). Der maximale und minimale monatliche Mittelwert unterschieden sich um 4,5°C.



	MW	sd.(±)
Jan,1994	22,38°C	0,11°C
Feb.1994	21,93°C	0,19°C
Mrz.1994	21,55°C	0,11°C
Apr.1992	21,69°C	0,24°C
Mai.1992	22,64°C	0,59°C
Jun.1992	24,44°C	0,32°C
Jul.1993	25,80°C	0,45°C
Aug.1993	26,06°C	0,49°C
Sep.1993	25,25°C	0,71°C
Okt.1992	24,54°C	0,30°C
Nov.1992	23,24°C	0,41°C
Dez.1992	22,42°C	0,35°C
MW	23,49°C	0,36°C

Abbildung 7 Kombinierter Jahresgang (vier Jahreszeiten aus drei Jahren) der Temperatur im Golf von Aqaba in 10 m Wassertiefe. Es sind sowohl die Einzeldaten (48 pro Tag) als auch monatliche Mittelwerte (n=1400) dargestellt.

3.1.2 Intensität und Dauer der täglichen Strahlung / Photonenflußdichte im Jahresgang

In Abbildung 8 ist die Photonenflußdichte gegen die Zeit (4:00-20:00) aufgetragen. Neben dem detaillierten Meßprotokoll vom 08.07.1993 (alle 3 min eine Messung) ist jeweils für Sommer (Juni) und Winter (Dezember) eine Mittelwertskurve dargestellt.

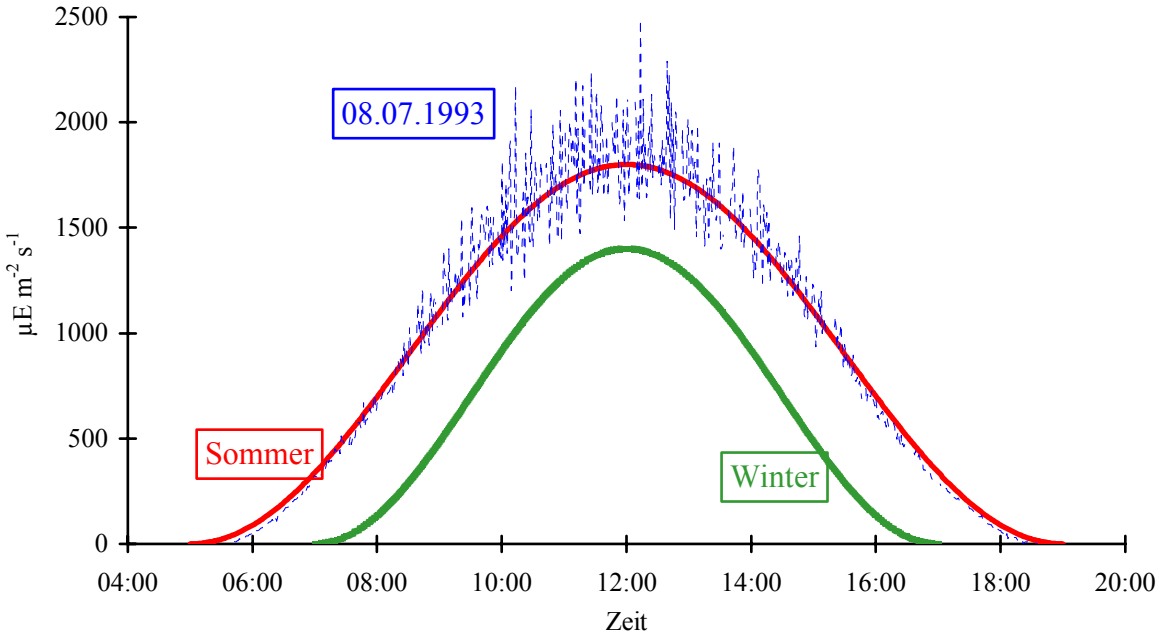


Abbildung 8 Der Tagesgang (14 Std.) der Photonenflußdichte vom 08.07.1993 (····), sowie Mittelwertskurven der Tagesgänge der Photonenflußdichte im Sommer (Juni --- ; n=15) und Winter (Dezember ---; n=15).

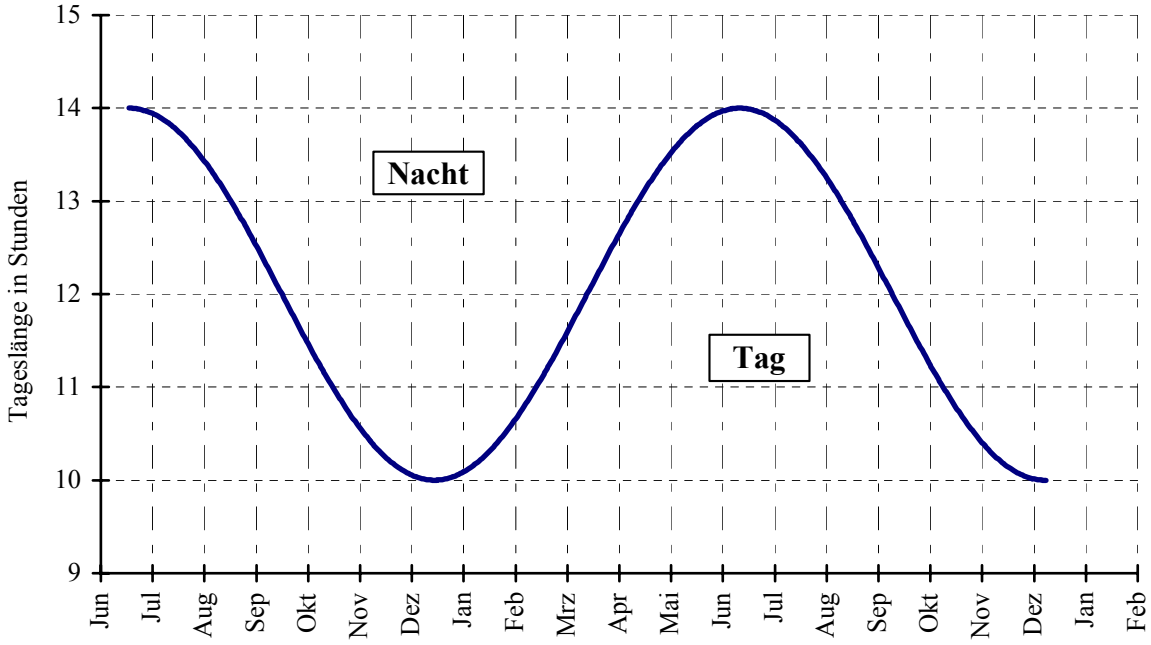


Abbildung 9 Veränderung der Tageslänge in Abhängigkeit von der Jahreszeit bei 30.5° nördlicher Breite (Dierke Atlas, 1984).

Die täglich eingestrahlte Lichtmenge hängt von der Lichtintensität (Photonenflußdichte) und der Tageslänge ab. Abbildung 9 zeigt die sich täglich verändernde Einstrahlungsdauer im Jahresverlauf. In Tabelle 3 ist zusammengefaßt, wie sich die Photonenflußdichte und Tageslänge auf die tägliche Gesamtphotoneneinstrahlung auswirken. Im Winter stehen somit für die Photosynthese ca. 45% weniger Photonen als im Sommer zur Verfügung.

Tabelle 3 Die maximale Photonenflußdichte, Tageslänge und die daraus resultierende tägliche Photoneneinstrahlung, sowie die prozentuale Veränderung der einzelnen Faktoren im Sommer (Juni) und Winter (Dezember)

	mittlere maximale Photonenflußdichte µE m^{-2} s^{-1}	**Tageslänge zur Sonnenwende in Stunden** (Dierke)	**mittlere Tageseinstrahlung in E m^{-2} Tag^{-1}**
Sommer (Juni)	1800 - 2000	14	**45,4**
Winter (Dezember)	1200 - 1400	10	**25,2**
prozentuale Reduktion	ca. 22%	ca. 29%	**ca. 45%**

Neben den oben dargestellten Faktoren spielt für die Lichtversorgung der Korallen auch noch die Wassertiefe und Exposition am individuellen Standort eine Rolle. In Abbildung 10 ist der Verlauf der Photonenflußdichte in Abhängigkeit von der Tiefe und Jahreszeit (Frühjahr 1992; Sommer 1993) dargestellt. Es ist deutlich zu erkennen, daß die Einstrahlung nahezu exponentiell mit der Tiefe abnimmt. Sie erreicht in 40 m Tiefe dann nur noch etwa 3% (30-50 µE m^{-2} s^{-1}) der Oberflächeneinstrahlung.

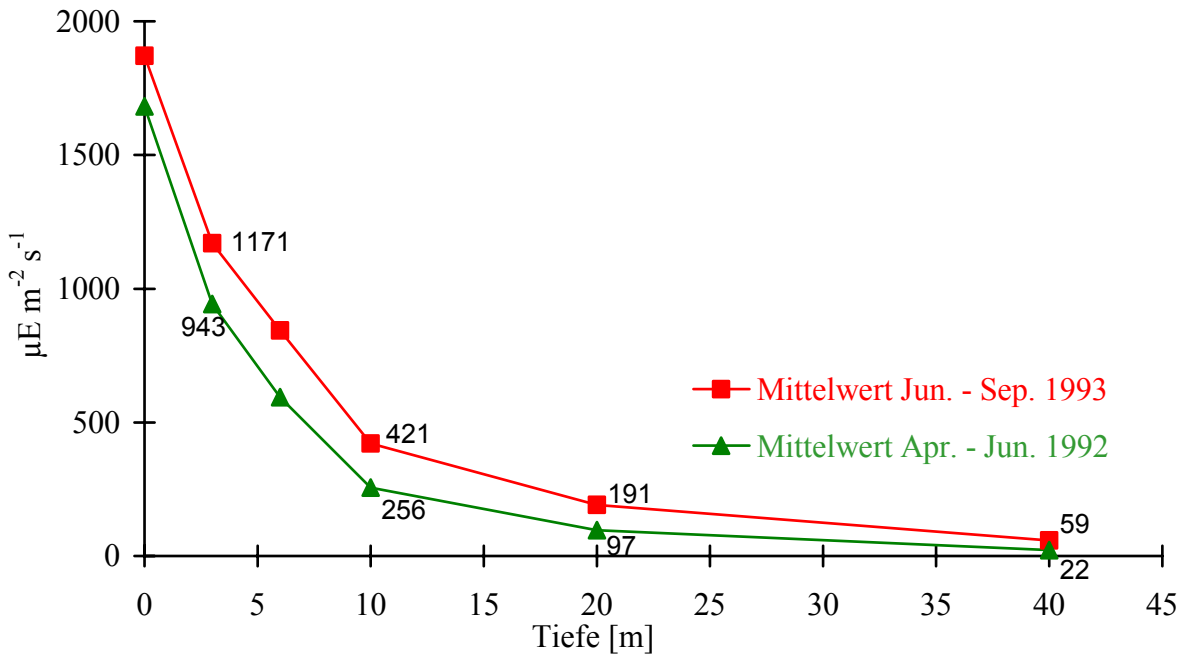


Abbildung 10 Photonenflußdichten (µE m^{-2} s^{-1}) in Abhängigkeit von der Wassertiefe. Mittelwertkurven vom Frühjahr 1992 (--▲--; n=12) und Sommer 1993 (--■--; n=10)

3.1.3 Das Heterotrophe partikuläre Nahrungsangebot

Für sessile Suspensionsfresser spielt die energetische Versorgung an ihrem Standort eine herausragende Rolle. Als partikuläre heterotrope Energiequelle wurde das Angebot an Seston und Sediment in der Wassersäule erfaßt. Dabei wurde nicht nur die Menge an Sediment und Seston ermittelt, sondern auch die Anteile an Kohlenstoff, Stickstoff, und Phosphor analysiert.

Das Seston und sein C-, N- und P-Gehalt

Das Seston setzt sich aus einer mineralischen und einer organischen Komponente zusammen, die in der Untersuchung nicht differenziert wurden. Mit dem Begriff „Seston“ wird deshalb im folgenden immer die Summe aller partikulären (>0,4µm, Porenweite der Glasfaserfilter) organischen und mineralischen Komponenten in der Wassersäule bezeichnet.

Abbildung 11 a zeigt den Sestongehalt (mg l^{-1}) im Jahresgang (monatliche Mittelwerte, n = 3-7). Die Abbildung 11 b-d zeigen im Jahresgang die Teilkomponenten (C = Kohlenstoff, N = Stickstoff, P = Phosphor), aus denen sich hauptsächlich die Biomasse des Sestons zusammensetzt.

Abbildung 11 a läßt erkennen, daß das Sestonaufkommen im Jahresverlauf keine eindeutigen Trends aufweist. Erst bei der Betrachtung der Konzentrationen des partikulär gebundenen Kohlenstoffs, Stickstoffs und Phosphors zeichnet sich eine Erhöhung der Biomasse in der Wassersäule über die Monaten April bis Juni ab.

Die saisonale Erhöhung der organischen Sestonkomponenten spiegelt sich auch in den Chlorophylldaten der Abbildung 12 b-c wieder. Hier wird der Chlorophyllgehalt bezogen auf die Sestonmenge dargestellt. Es zeigt sich hier eine Erhöhung des Chlorophyllgehaltes im April. Jedoch schon in den Monaten Mai und Juni nimmt die Chlorophyllkonzentration wieder ab.

In Tabelle 4 sind für die vier Tiefenstufen Jahresmittelwerte des Sestongehaltes, die Konzentrationen an C, N und P sowie die mittleren Chlorophyllgehalte des Sestons, im Meerwasser dargestellt.

Tabelle 4. Jahresmittelwerte der Konzentration des Sestons und seiner elementaren Bausteine Kohlenstoff (C), Stickstoff (N) und Phosphor (P). Sowie der prozentuale Anteil der Komponenten am gesamten Sestonaufkommen in Abhängigkeit von der Tiefe (n> 40).

	3 - 5 Meter		10 Meter		20 Meter		40 Meter	
	µg l^{-1}	%	µg l^{-1}	%	µg l^{-1}	%	µg l^{-1}	%
Seston	520	100%	541	100%	504	100%	511	100%
Kohlenstoff (C)	69,7	16,8%	69,5	16,7%	65,1	15,4%	58,4	14,0%
Stickstoff (N)	8,0	2,1%	8,9	2,2%	8,4	2,0%	7,4	1,8%
Phosphor (P)	0,043	0,01%	0,042	0,01%	0,033	0,01%	0,033	0,01%
Chlorophyll ges.	0,395	0,08%	0,395	0,07%	0,413	0,08%	0,369	0,07%

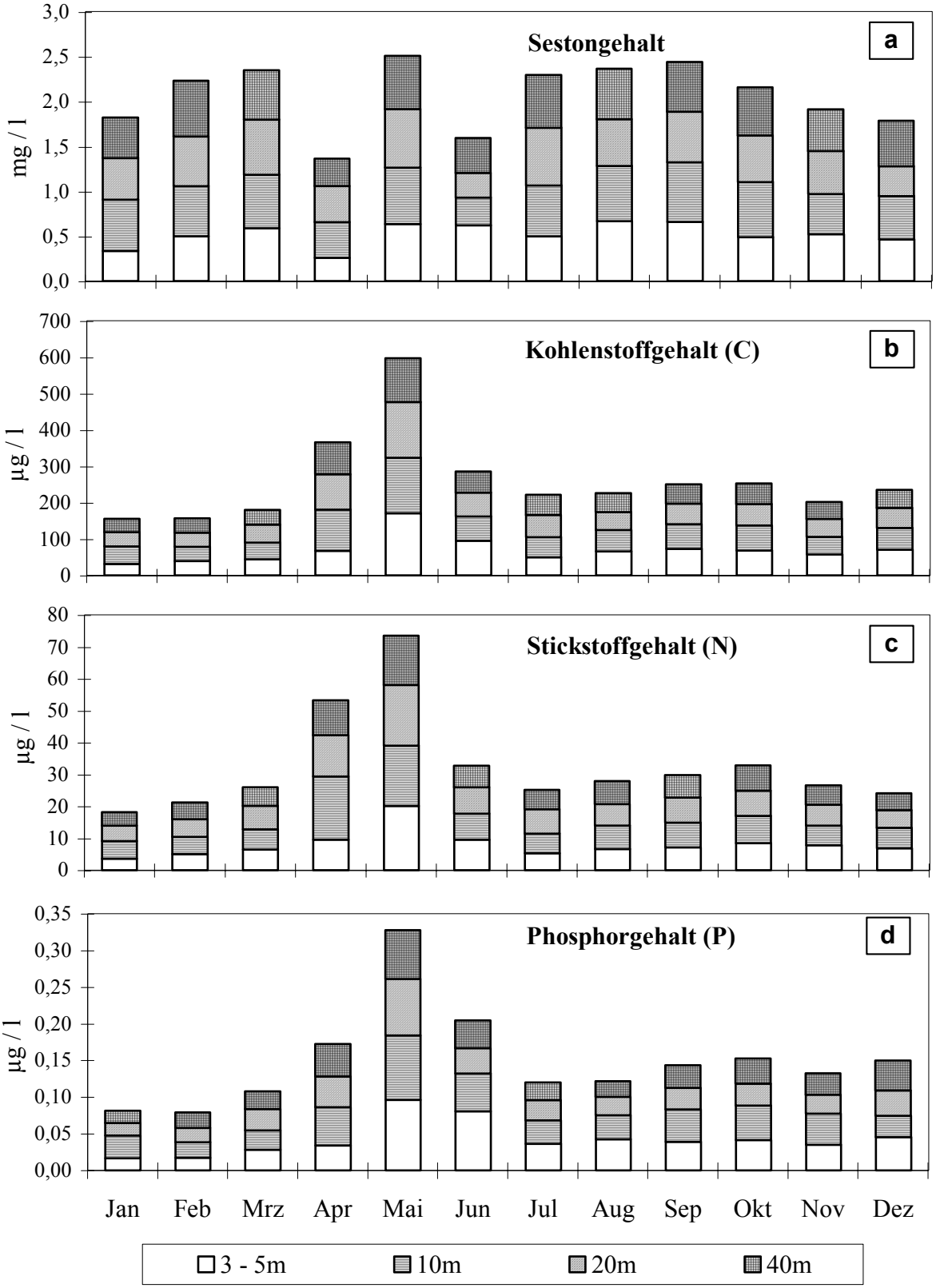


Abbildung 11 a-d Gesamtsestongehalt und Konzentrationen an C, N und P. a = Seston total (mg / l); b = Kohlenstoff (µg / l); c = Stickstoff (µg / l), d = Phosphor (µg / l). Alle Daten in Abhängigkeit von Tiefe und Jahreszeit. Es handelt sich bei jeder Tiefenstufe um einen Mittelwert von n=3-7 aus dem jeweiligen Monat.

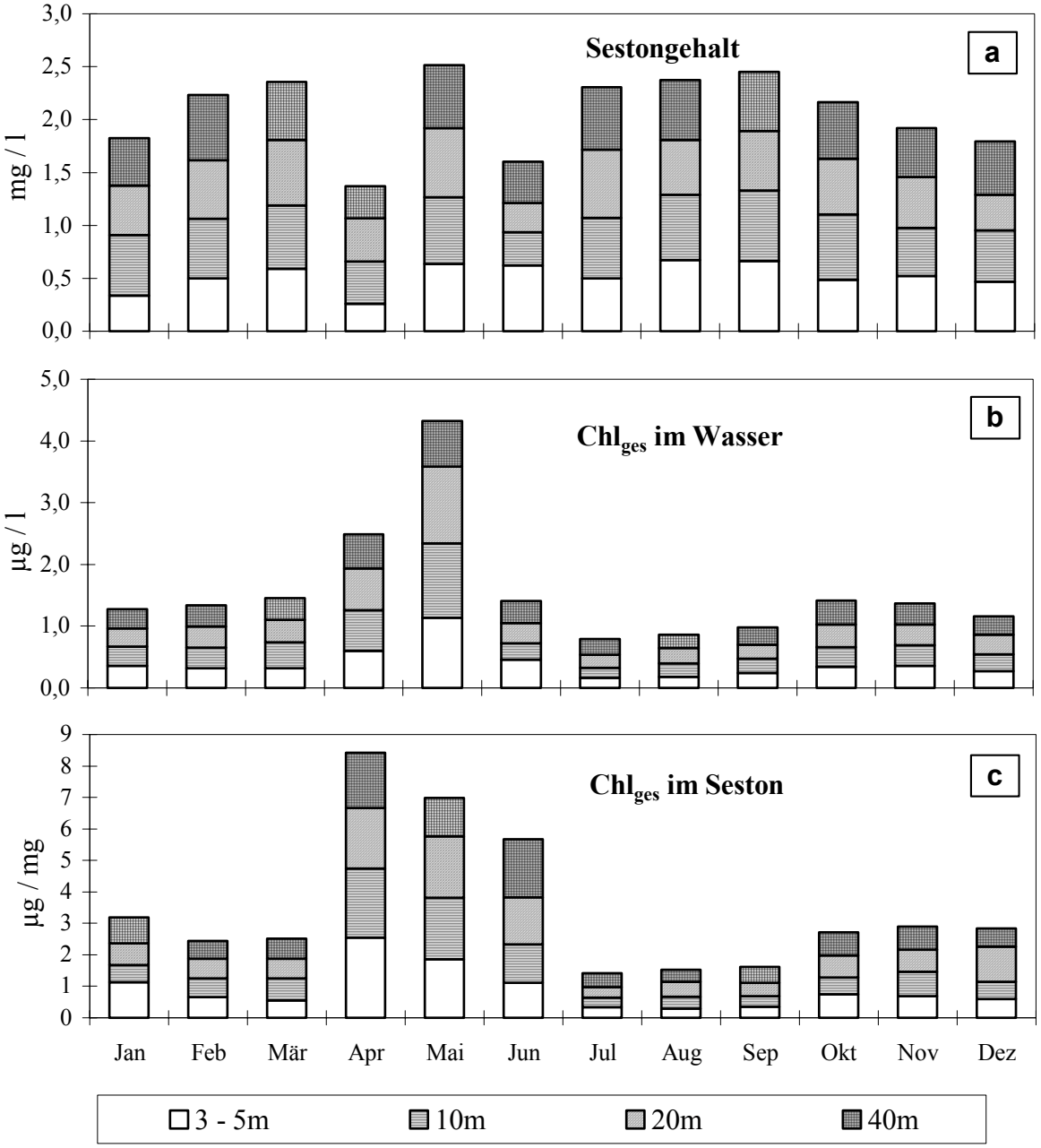


Abbildung 12 a = Sestonskonzentration im Meerwasser (mg / l);
b = Chlorophyllkonzentration im Meerwasser (µg / l);
c = Chlorophyllgehalt des Seston (µg / mg).
Alle Daten in Abhängigkeit von der Tiefe und Jahreszeit. Es handelt sich bei jeder Tiefenstufe um einen Mittelwert von n=3-7 aus dem jeweiligen Monat.

Das Sediment und sein C-, N- und P-Gehalt

Das Sediment besteht, wie das Seston, aus einer mineralischen und einer organischen Komponente, zwischen denen nicht differenziert wurde. Mit dem Begriff „Sediment“ wird deshalb im folgenden immer die Summe der aus der Wassersäule sedimentierten partikulären (>0,4µm), organischen und mineralischen Komponenten bezeichnet.

Die Abbildung 13 a-d zeigen die saisonalen Sedimentationsraten (org. + min.) sowie die elementaren Komponenten (C, N, P) des Sestons in Abhängigkeit von der Tiefe und Jahreszeit, als monatliche Mittelwerte. Die Sedimentation (Abbildung 13 a) ist im Jahresverlauf relativ unregelmäßig. Dies spiegelt sich auch bei den Daten zum Kohlenstoff und Phosphorgehalt (Abbildung 13 b+d) des Sediments wider. Beim Kohlenstoff und Phosphorgehalt (Abbildung 13 b+d) ist ein ansteigender Trend zum Spätsommer hin zu beobachten. Der Stickstoffgehalt (Abbildung 13 c) zeigt ein Maximum bereits im Mai.

Betrachtet man den prozentualen Anteil vom Kohlenstoff, Stickstoff und Phosphor am Gesamtsediment (Abbildung 14 a-d), so ergibt sich ein etwas anderes Bild: der Phosphorgehalt (Abbildung 14 c) steigt zum Herbst hin an. Der prozentuale Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt des Gesamtsediments steigt zum April hin stark an und nimmt über den Sommer hin wieder ab.

Die Tabelle 5 zeigt, daß die Sedimentationsraten im Gegensatz zum Sestonaufkommen eine deutliche Tiefenabhängigkeit aufweisen. Die Sedimentationsraten des Gesamtsediments nehmen mit der Tiefe von 3 auf 40 m deutlich um ca. 80% ab. Gleichzeitig reduzierten sich die Gehalte an Kohlenstoff, Stickstoff und Phosphor mit der Tiefe von 3 auf 40 m um 60-80%. Die tiefenabhängige Abnahme an C, N und P ist jedoch im Vergleich zur Abnahme des Gesamtsediments (org. + min.) wesentlich geringer. Dies wird deutlich, wenn man den prozentualen Anteil von Kohlenstoff, Stickstoff und Phosphat am Sediment (Tabelle 5) betrachtet, der mit der Tiefe zunimmt. Er erreicht, mit Ausnahme von Phosphor bei 20 m ein Maximum. Die Werte für 40 m liegen wieder leicht unter den 20 m-Werten. Der Phosphorgehalt hat ein Maximum bei 40 m.

Tabelle 5 Dargestellt sind die Sedimentationsraten (µg cm^{-2} d^{-1}) vom:

- Gesamtsediment
- Kohlenstoffes im Sediment (* = Veraschung; ** = analytisch)
- Stickstoff im Sediment
- Phosphor im Sediment

Alle Daten sind sowohl als Absolutwerte als auch als prozentuale Anteile am Gesamtsediment, in Abhängigkeit von der Tiefe und Jahreszeit dargestellt (n > 40).

	3 - 5 Meter		10 Meter		20 Meter		40 Meter	
	µg cm^{-2} d^{-1}	%	µg cm^{-2} d^{-1}	%	µg cm^{-2} d^{-1}	%	µg cm^{-2} d^{-1}	%
Gesamtsediment	2200	100%	638	100%	386	100%	437	100%
Kohlenstoff* (C)	185	8,4%	80	12,5%	63	16,2%	63	14,5%
Kohlenstoff** (C)	201	9,6%	54	8,9%	42	10,9%	45	10,6%
Stickstoff (N)	4,48	0,24%	2,12	0,36%	1,80	0,49%	1,86	0,44%
Phosphor (P)	15,24	0,74%	5,59	0,91%	4,38	1,16%	4,96	1,18%

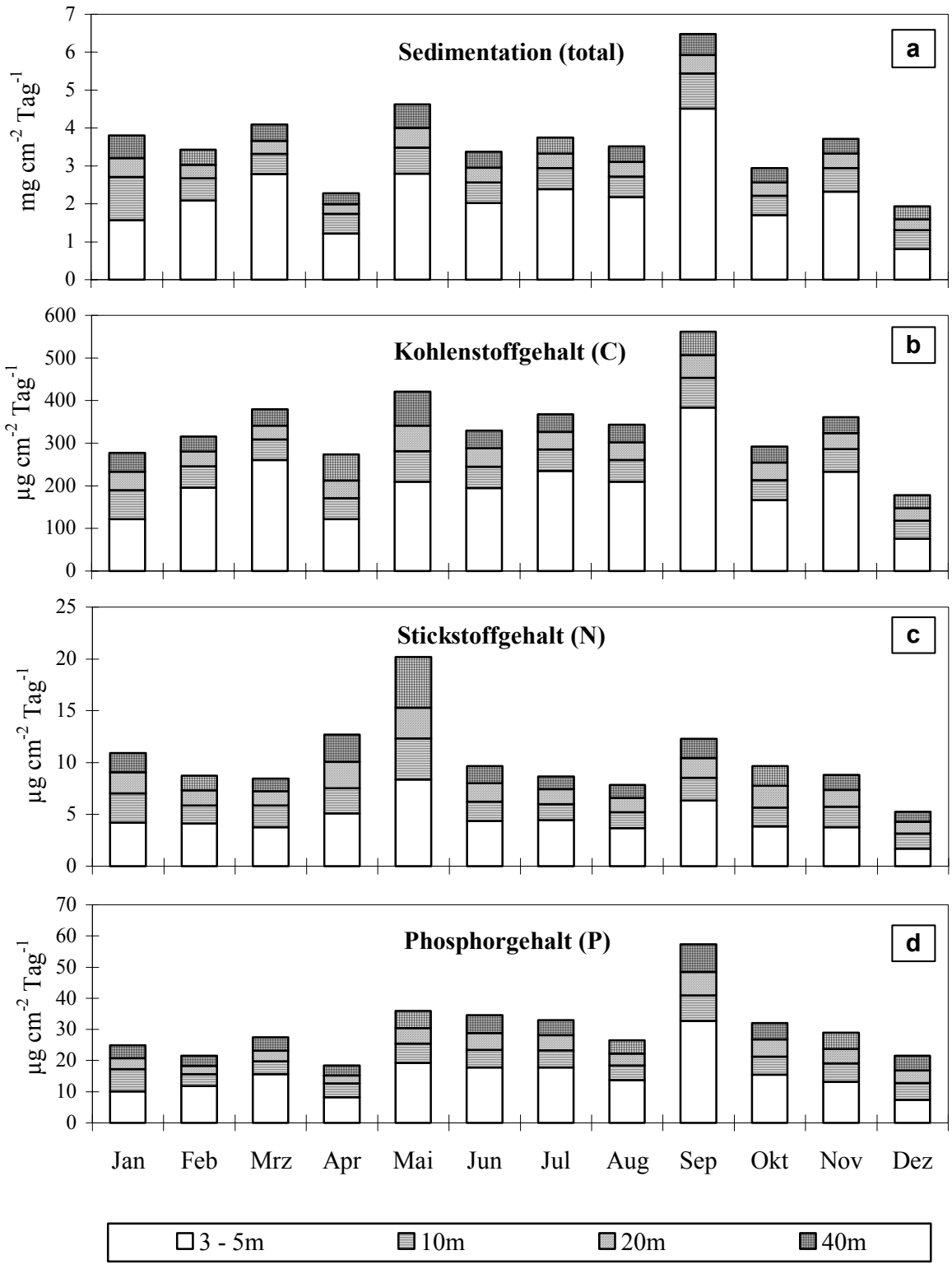


Abbildung 13 Sedimentationsraten in Abhängigkeit von der Tiefe und Jahreszeit im Golf von Aqaba.
a = Gesamtsedimentes (organisch u. mineralisch) sowie der elementaren Komponenten
b = Kohlenstoffgehalt (C)
c = Stickstoffgehalt (N)
d = Phosphorgehalt (P) (mg / cm² / Tag)
Es handelt sich bei jeder Tiefe um einen Mittelwert von n=3-7 aus dem jeweiligen Monat.

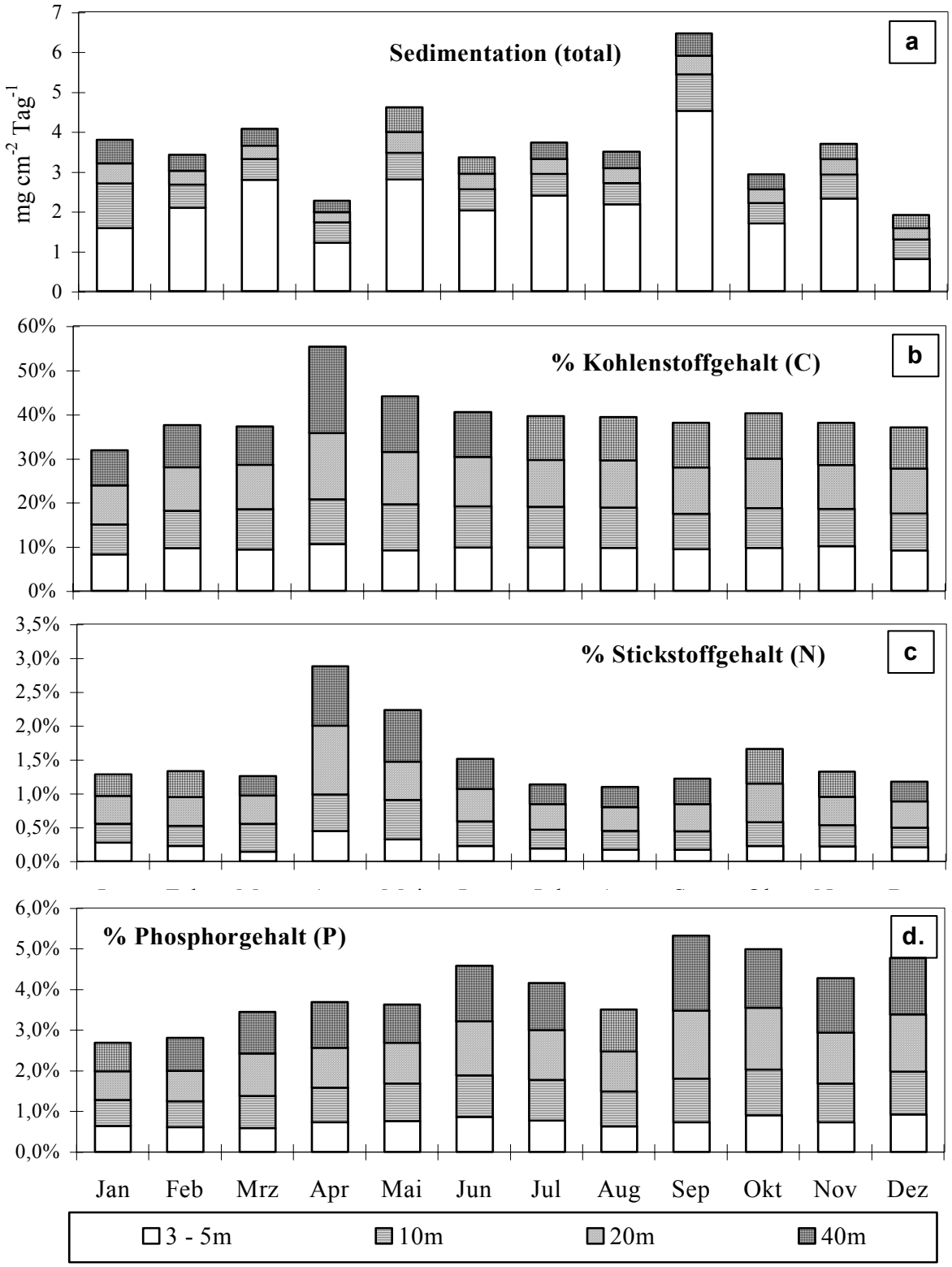


Abbildung 14 Sedimentationsraten in Abhängigkeit von der Tiefe und Jahreszeit im Golf von Aqaba.
a = Gesamtsediment (organisch u. mineralisch) (mg/cm²/d)
b = prozentualer Anteil des Kohlenstoffgehalt (C) am Gesamtsediment
c = prozentualer Anteil Stickstoffgehalt (N) am Gesamtsediment
d = prozentualer Anteil Phosphorgehalt (P) am Gesamtsediment
Es handelt sich bei jeder Tiefe um einen Mittelwert von n = 3-7 aus dem jeweiligen Monat.

3.1.4 Riffbedeckung

Die Riffbedeckung wirkt sich nicht unmittelbar auf die Karbonatproduktion der Korallen aus. Angaben zur Bedeckung des Riffes mit lebenden Korallenkolonien und deren Karbonatproduktion sind die Voraussetzung für die Berechnung des Riffwachstums. Der Anteil der mit Karbonatproduzenten bedeckten Fläche steht in direktem Verhältnis zur Karbonatproduktion des jeweiligen Riffabschnittes.
Der Lebensraum Riff wird neben der Lebendbedeckung noch durch die Flächenanteile charakterisiert, die von Sand oder nicht belebten Hartsubstraten / Korallen (z.B. abgestorbene Korallenkolonien) besetzt sind. In Tabelle 6 sind die Daten zur Riffbedeckung zusammengefaßt. Es wird dabei zwischen Sand, totem Hartsubstrat und Lebendbedeckung unterschieden. Die Flächen mit Lebendbedeckung sind jene Flächen, die von Anthozoen, Hydrozoen, Schwämmen, Tunikaten und niedrig wachsender epilitischer Vegetation besiedelt sind und somit einer Neubesiedlung durch Steinkorallen nicht zugänglich sind. Kalkalgen sind nicht erfaßt worden, da sie auf den Fotos nicht von totem Hartsubstrat unterschieden werden konnten. Beobachtungen am Riff lassen vermuten, daß nur im Flachwasserbereich bis 5 m Tiefe maßgebliche Mengen an Kalziumkarbonat von Kalkalgen gebildet werden, da die Anteile der mit Kalkalgen besetzten Flächen mit zunehmender Tiefe (zwischen 0 u. 40 m Tiefe) sinken (direkte Beobachtung am Riff).

Tabelle 6 Tiefenabhängige Bedeckung des untersuchten Riffabschnittes im Golf von Aqaba. Es wird hierbei unterschieden zwischen dem prozentualen Anteil an der Riffbedeckung (A.), an der Lebendbedeckung (B.) und an der Korallenbedeckung (C.).

Tiefe in Meter	**3 - 5 m**	**10 m**	**20 m**	**40 m**
A.	**Anteil an der Riffbedeckung [%]**			
Sand	19%	9%	1%	1%
totes Hartsubstrat	60%	50%	45%	53%
Lebendbeckung gesamt	21%	42%	54%	46%
B.	**Anteil an der Lebendbeckung [%]**			
Stylophora pistillata	5,6%	9,3%	3,8%	1,4%
Acropora squarrosa	2,1%	10,5%	6,1%	2,2%
Acropora variabilis	27,8%	8,9%	1,6%	
Mycedium elephantotus		2,5%	36,4%	25,2%
Porites solida o. lutea	3,2%	5,1%	5,1%	4,0%
Goniastrea, Platygyra, Favia, Favites	1,8%	4,3%	2,7%	2,9%
C.	**Anteil an der Bedeckung mit Korallen [%]**			
Anteil der untersuchten Steinkorallenarten	40,5%	40,7%	55,7%	36,0%
Anteil sonstiger Steinkorallenarten	55,3%	31,5%	22,5%	60,8%
Anteil von Weichkorallen	4,2%	27,8%	21,8%	3,2%

Die Anteile der Lebendbedeckung des Riffabschnittes nehmen mit der Tiefe zu und erreichen in 20 m Tiefe das Maximum mit 54%. In 40 m ist der Anteil der Lebendbedeckung mit 45% wieder geringer. Der Anteil sandbedeckter Flächen ist in 3-5 m Tiefe mit nahezu 20% am höchsten (Teil A.).

Im Teil B. der Tabelle sind die Flächendeckungsanteile der in den Versuchen eingesetzten Korallenarten bezogen auf die Lebendbedeckung des Riffabschnittes dargestellt. Es zeigt sich, daß die verschiedenen Arten unterschiedliche Abundanzen über den Tiefenbereich aufweisen.

Teil C der Tabelle 6 zeigt, daß die untersuchten Korallenarten zusammen ca. 43% der Bedeckung mit Steinkorallen im Riffes ausmachen. Sie repräsentieren jedoch nur ca. 10% aller vorkommenden Arten. Die Weichkorallen bedecken im Bereich von 20 - 40 m Tiefe zwischen 21% und 27% der mit Organismen besiedelten Oberfläche.

3.1.5 In situ Stoffwechseluntersuchungen

Um die Produktions- bzw. Respirationsraten verschiedener Korallenarten miteinander vergleichen zu können, sind unabhängige Bezugsgrößen erforderlich, die im Folgenden dargestellt werden.

Bezugsgrößen der Stoffwechselmessungen

Im folgenden werden die Daten der Sauerstoffproduktionsmessungen auf die drei Größen Kolonieoberfläche, Zooxanthellenzahl und Chlorophyll a Gehalt bezogen. In Tabelle 7 sind diese Parameter in Abhängigkeit von Tiefe für die jeweiligen Arten vergleichend dargestellt.

Tabelle 7 Chlorophyllgehalt der Zooxanthellen (Zoox.) [µg 1 Mio.$^{-1}$ Zoox.$^{-1}$], Chlorophyllgehalt pro Kolonieoberfläche [µg cm^{-2}] und Zooxanthellenzahl pro Korallenoberfläche [1 Mio. Zoox. cm^{-2}] der verschiedenen Korallenarten in Abhängigkeit von der Wassertiefe (3 - 5, 10 u. 20 m).

		Chlorophyll a / 1 Mio. Zooxan.		Chlorophyll a / Kolonieoberfläche		Zooxanthellen / Kolonieoberfläche		
Arten	**Tiefe**	**µg / 1Mio.**	**SD (±)**	**µg / cm²**	**SD (±)**	**Zoox. / cm²**	**SD (±)**	**n**
Stylophora pistillata	3-5m	2,204	0,053	0,811	0,075	368.330	36.778	7
	10m	2,419	0,156	1,112	0,098	460.188	35.019	7
	20m	2,710	0,157	1,459	0,026	539.503	40.938	4
Acropora squarrosa	3-5m	3,029	0,080	1,890	0,131	625.225	58.019	7
	10m	2,987	0,028	1,993	0,197	667.607	68.009	7
	20m	2,740	0,013	2,032	0,192	741.436	66.552	4
Acropora variabilis	3-5m	1,686	0,171	1,610	0,145	958.710	86.176	7
	10m	1,696	0,055	1,645	0,071	615.563	29.223	7
	20m	2,869	0,021	2,182	0,166	760.797	63.376	4
Mycedium elephantotus	10m	1,969	0,243	1,709	0,175	870.638	32.278	7
	20m	1,548	0,231	1,823	0,171	1.177.549	34.201	7
Porites solida	3-5m	8,104	0,157	4,019	0,269	496.260	37.532	5
Porites lutea	3-5m	0,942	0,039	0,636	0,018	675.803	47.402	3
	10m	2,473	0,089	1,447	0,062	585.794	30.332	6
	20m	3,048	0,333	1,766	0,219	579.035	8.673	5

Betrachtet man die Zooxanthellenzahl pro Kolonieoberflächen, so zeigt sich, daß mit Ausnahme von *Acropora variabilis* und *Porites lutea* die Zooxanthellenzahl bis auf 20 m Tiefe zunimmt. In allen Fällen erhöht sich der Chlorophyllgehalt pro Kolonieoberfläche von 3 auf 20 m Tiefe. Bei *Mycedium*

elephantotus und *Acropora squarrosa* sinkt der Chlorophyllanteil pro 1 Mio. Zooxanthellen mit zunehmender Tiefe. Während im Gegensatz dazu der Chlorophyllanteil pro 1 Mio. Zooxanthellen bei *Acropora variabilis* und *Porites lutea* mit zunehmender Tiefe steigt.

In situ O_2-Produktions- Respirationsmessungen

Abbildung 15 zeigt ein typisches Meßprotokoll einer 24 stündigen O_2-Produktionsmessung im Riff. Es ist auf der Abszisse die Zeit von 0°°-24°° Uhr aufgetragen. Die blaue Linie stellt die einwirkende Lichtintensität (Skalierung auf der linken Ordinate) zum entsprechenden Zeitpunkt dar. Während die rote unterbrochene Linie die zeitliche Änderung der Sauerstoffkonzentration (Skalierung auf der rechten Ordinate) in der Respirationskammer (Volumen 7.35 Liter) wiedergibt. Die Unterbrechungen der roten Sauerstoffkonzentrations- Linie entsprechen den Spülintervallen, während der das Meerwasser in der Respirationskammer komplett ausgetauscht wird.

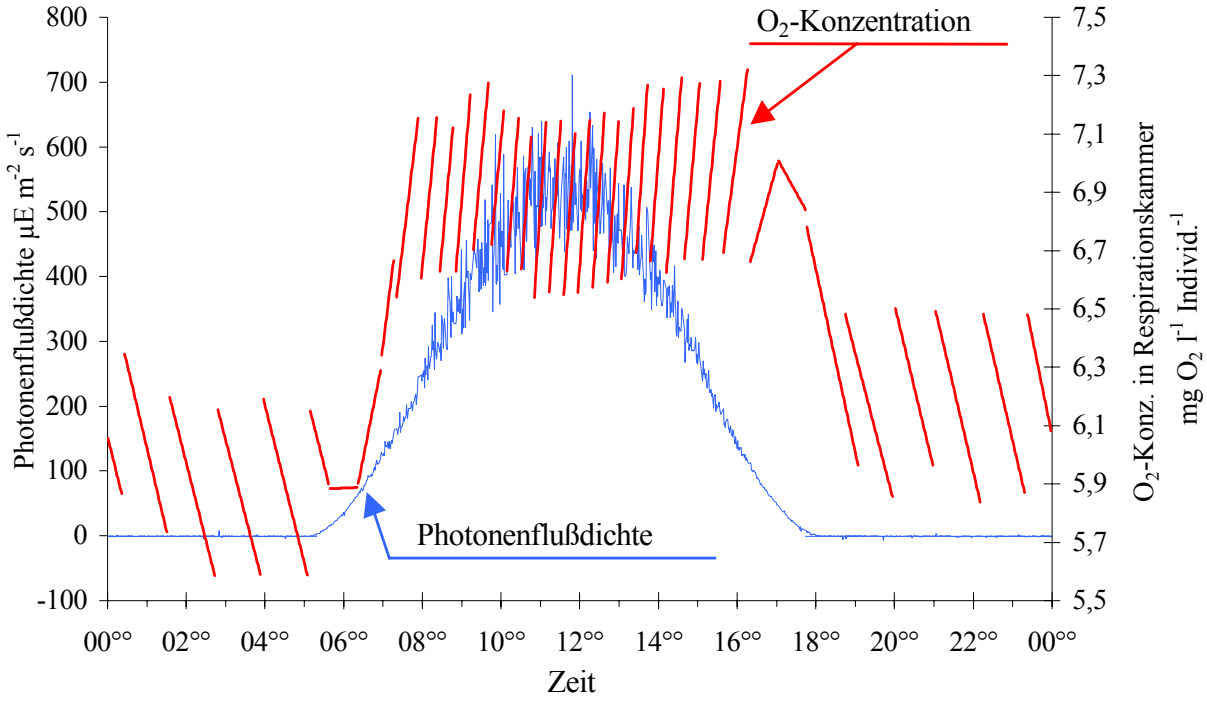


Abbildung 15 Typisches Meßprotokoll einer 24 stündigen in situ Stoffwechselmessung mit *Mycedium elephantotus* in 10 m Tiefe bei ca. 25.°C Wassertemperatur am 15.09.93. Es sind zum einen die Sauerstoffkonzentrationen (rote Striche -----, $mgO_2\ l^{-1}$) in der Inkubationskammer und zum anderen die Lichtintensitäten (blauer Strich -----, $\mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$) gegen die Zeit aufgetragen.

Die mittlere Lichtintensität und Sauerstoffproduktionsraten der verschiedenen Abschnitte der 24-stündigen Messung sind graphisch in P/I-Kurven dargestellt (**P**roduktion gegen **I**ntensität, Abbildung 16). Die Kurvenverläufe vom Vormittag und Nachmittag unterscheiden sich signifikant voneinander. Die vormittägliche Produktion ist ca. 5 – 10 % effektiver als die nachmittägliche.

In Tabelle 8 und Tabelle 9 sind die Mittelwerte der oben genannten Parameter dargestellt. Es handelt sich hierbei um Mittelwerte (n=3-7), in die sowohl die Nachmittags- als auch die Vormittagsmessungen

eingegangen sind. Die Faktoren P_{max}, α-Slope und Respiration (Tabelle 9) sind von den jeweiligen Bezugsgrößen wie Gesamtkolonie (A), Kolonieoberfläche (B), Zooxanthellenzahl (C) und Chlorophyllgehalt (D) abhängig und werden deshalb für die jeweilige Bezugsgröße einzeln aufgelistet. I_C und I_K (Tabelle 8) sind unabhängig von einer Bezugsgröße der Produktion.

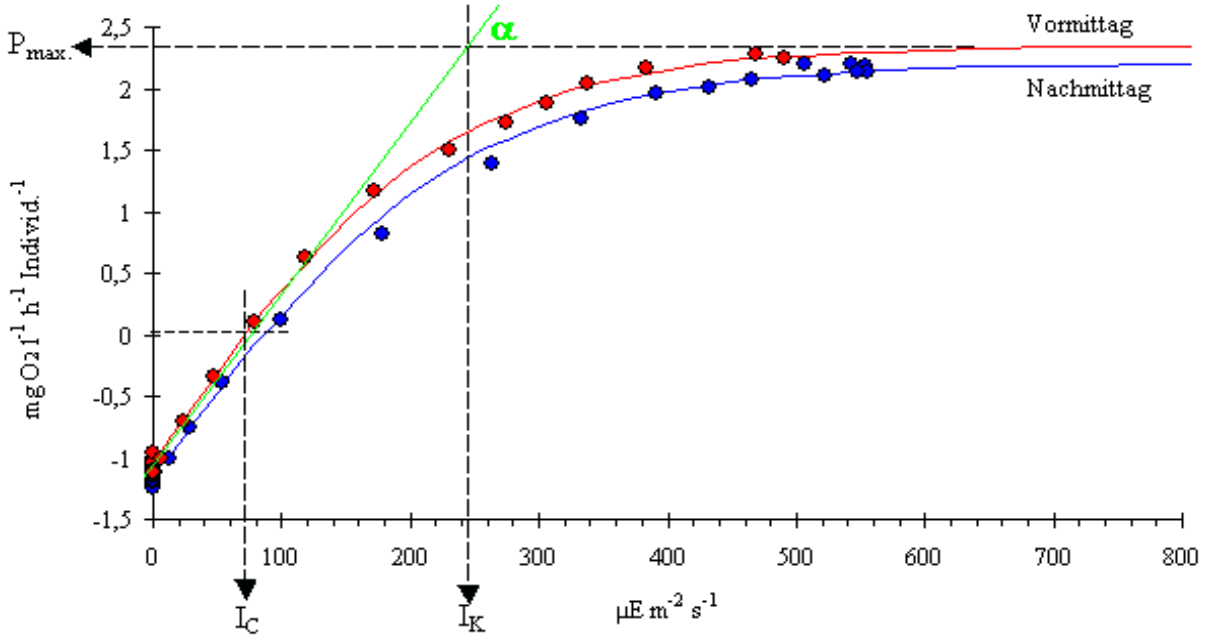


Abbildung 16 Die Abhängigkeit der **Sauerstoffproduktion** / Respiration ($mgO_2\ l^{-1}\ h^{-1}$) von der Photonenflußdichte ($\mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$) (P/I-Kurve). In situ Messung einer *Mycedium elephantotus* Kolonie in 10 m Tiefe bei ca. 25.°C Wassertemperatur am 15.09.93
P_{max} = Maximale Produktion, die auch durch eine weitere Erhöhung der Photonenflußdichte nicht weiter zu steigern ist.
α-Slope = Steigung des linearen Bereiches der P/I-Kurve, welche die Effektivität der Photosynthese widerspiegelt.
I_C = Die Photonenflußdichte, bei der die Produktion gerade die Respiration des Systems (Symbiont und Wirt) kompensiert
I_K = Die Photonenflußdichte, bei der die Verlängerung des linearen Anfangsanstieges (α-Slope) die Verlängerung des Sättigungsbereiches (P_{max}) schneidet.

Es zeigt sich in Tabelle 8, daß sowohl I_K als auch I_C bei allen Arten mit zunehmender Tiefe sinken.

Die **photosynthetische Effektivität** (α-Slope, Tabelle 9) nimmt bei den Gesamtkolonien (A) bei allen Arten mit Ausnahme von *Stylophora pistillata* mit der Tiefe (2–20 m) zu. Bei allen anderen Bezugsgrößen (Kolonieoberfläche B, Zooxanthellenzahl C und Chlorophyllgehalt D) nimmt die photosynthetische Effektivität (α-Slope) von 2 auf 10 m Tiefe zu. Im weiteren Verlauf von 10 auf 20 m Tiefe bleibt die Steigung jedoch gleich oder nimmt wieder leicht ab. Dies gilt für alle untersuchten Korallenarten mit Ausnahme von *Mycedium elephantotus*. Diese zeigt eine Zunahme der Steigung von 10 nach 20 m unabhängig von der jeweiligen Bezugsgröße (B, C, D). Die Werte von *Mycedium elephantotus* liegen für die Bezugsgrößen Kolonieoberfläche (B), Zooxanthellenzahl (C) und Chlorophyllgehalt (D) in

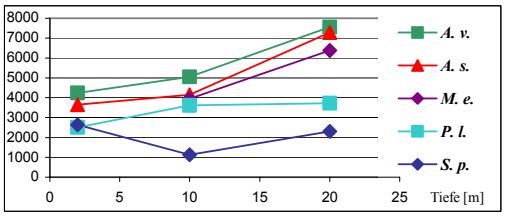
10 m Tiefe etwa im Bereich der anderen Arten, in 20 m Tiefe liegt die photosynthetische Effektivität (α-Slope) von *M. elephantotus* jedoch deutlich über den anderen Arten.

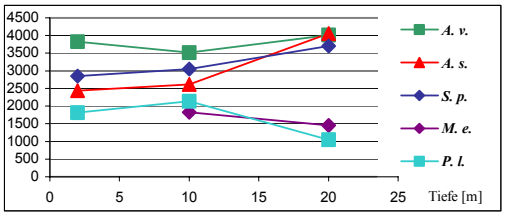
Tabelle 8 Vergleichende Darstellung der photokinetischen Parameter der untersuchten zooxanthellaten Steinkorallenarten in Abhängigkeit von der Tiefe. I_K= Photonenflußdichte bei P_{max} und I_C= Photonenflußdichte bei der die Gesamtrespiration gerade kompensiert wird (Kompensationspunkt).

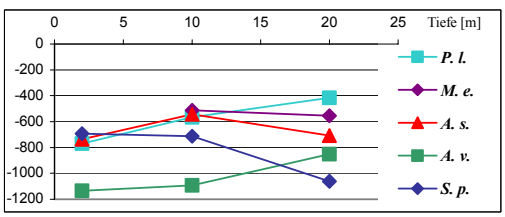
	Tiefe in Metern	**2 m**		**10 m**		**20 m**	
		[µE m^{-2} s^{-1}]		**[µE m^{-2} s^{-1}]**		**[µE m^{-2} s^{-1}]**	
	Arten	**Mw**	SD (±)	**Mw**	SD (±)	**Mw**	SD (±)
I_K	*Stylophora pistillata*	304	(±29)	209	(±27)	124	(±17)
	Acropora variabilis	268	(±34)	191	(±26)	145	(±23)
	Acropora squarrosa	182	(±32)	180	(±28)	155	(±11)
	Porites lutea / solida	202	(±26)	177	(±21)	78	(±18)
	Mycedium elephantotus	--		129	(±13)	63	(±4)
I_C	*Stylophora pistillata*	68	(±11)	44	(±11)	35	(±3)
	Acropora variabilis	76	(±11)	59	(±16)	27	(±3)
	Acropora squarrosa	50	(±19)	36	(±10)	25	(±8)
	Porites lutea / solida	81	(±21)	47	(±14)	28	(±4)
	Mycedium elephantotus	--		29	(±7)	20	(±2)

Tabelle 9 Vergleichende Darstellung der photokinetischen Parameter α-Slope (Photosynthetische Effektivität), P_{max} und Respiration in Abhängigkeit von der untersuchten zooxanthellaten Steinkorallenart, Tiefe und den Bezugsgrößen Gesamtkolonie (A.), Kolonieoberfläche (B.), Zooxanthellenzahl (C.) und Chlorophyll a Gehalt (D.) (n = 3-7).

A.	**Pro Kolonie**						
	2 Meter		**10 Meter**		**20 Meter**		**graphische Darstellung**
	Mw	**SD (±)**	**Mw**	**SD (±)**	**Mw**	**SD (±)**	
α - Slope	**mg 0_2 $Individ^{-1}$ (µE m^2 $s)^{-1}$**						
S. pistillata (S. p.)	**2645**	(±757)	**1127**	(±272)	**2296**	(±815)	
A. variabilis (A. v.)	**4244**	(±1984)	**5048**	(±1866)	**7561**	(±1076)	
A. squarrosa (A. s.)	**3641**	(±695)	**4147**	(±1211)	**7289**	(±546)	
P. lutea / solida (P. l.)	**2506**	(±551)	**3610**	(±1525)	**3723**	(±225)	
M. elephantotus (M.e.)			**3946**	(±1345)	**6377**	(±350)	
P_{max}	**µg 0_2 h^{-1} $Individ^{-1}$**						
S. pistillata (S. p.)	**2847**	(±719)	**3050**	(±829)	**3700**	(±1501)	
A. variabilis (A. v.)	**3821**	(±1223)	**3513**	(±1465)	**4011**	(±1142)	
A. squarrosa (A. s.)	**2432**	(±951)	**2611**	(±513)	**4057**	(±321)	
P. lutea / solida (P. l.)	**1814**	(±530)	**2141**	(±598)	**1051**	(±270)	
M. elephantotus (M.e.)			**1824**	(±618)	**1454**	(±105)	
Respiration	**µg 0_2 h^{-1} $Individ^{-1}$**						
S. pistillata (S. p.)	**-694**	(±195)	**-714**	(±251)	**-1061**	(±450)	
A. variabilis (A. v.)	**-1135**	(±407)	**-1092**	(±294)	**-853**	(±131)	
A. squarrosa (A. s.)	**-736**	(±263)	**-544**	(±225)	**-707**	(±223)	
P. lutea / solida (P. l.)	**-769**	(±408)	**-566**	(±181)	**-417**	(±15)	
M. elephantotus (M.e.)			**-512**	(±169)	**-553**	(±5)	

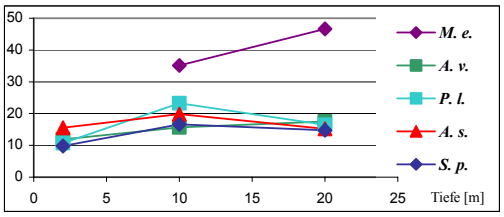


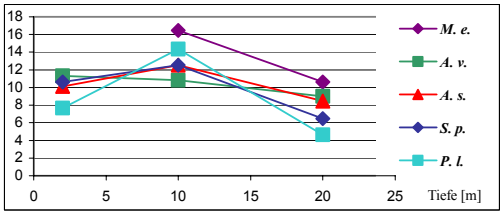


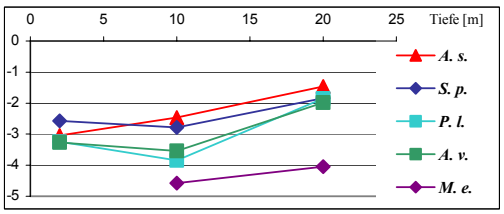


B.

Pro Kolonieoberfläche	2 Meter		10 Meter		20 Meter		graphische Darstellung
	Mw	SD (±)	Mw	SD (±)	Mw	SD (±)	
α - Slope	mg 0_2 cm^{-2} (µE m^2 $s)^{-1}$						
S. pistillata (S. p.)	**9,80**	1,28	**16,56**	4,37	**14,73**	2,31	
A. variabilis (A. v.)	**11,88**	3,50	**15,64**	1,77	**17,55**	2,95	
A. squarrosa (A. s.)	**15,54**	3,05	**19,76**	5,68	**15,21**	1,15	
P. lutea / solida (P. l.)	**10,74**	1,82	**23,22**	5,85	**16,51**	1,00	
M. elephantotus (M.e.)			**35,18**	6,27	**46,62**	2,56	
P_{max}	µg 0_2 h^{-1} cm^{-2}						
S. pistillata (S. p.)	**10,63**	(±0,68)	**12,52**	(±3,92)	**6,45**	(±0,04)	
A. variabilis (A. v.)	**11,34**	(±3,85)	**10,83**	(±2,20)	**9,00**	(±0,04)	
A. squarrosa (A. s.)	**10,12**	(±3,44)	**12,54**	(±3,28)	**8,45**	(±0,08)	
P. lutea / solida (P. l.)	**7,68**	(±1,38)	**14,35**	(±3,74)	**4,66**	(±1,20)	
M. elephantotus (M.e.)			**16,48**	(±3,78)	**10,63**	(±0,77)	
Respiration	µg 0_2 h^{-1} cm^{-2}						
S. pistillata (S. p.)	**-2,57**	(±0,17)	**-2,78**	(±0,51)	**-1,84**	(±0,08)	
A. variabilis (A. v.)	**-3,27**	(±0,80)	**-3,54**	(±0,92)	**-1,98**	(±0,39)	
A. squarrosa (A. s.)	**-3,04**	(±0,74)	**-2,47**	(±0,61)	**-1,46**	(±0,41)	
P. lutea / solida (P. l.)	**-3,25**	(±1,66)	**-3,85**	(±1,53)	**-1,85**	(±0,06)	
M. elephantotus (M.e.)			**-4,57**	(±1,09)	**-4,05**	(±0,03)	

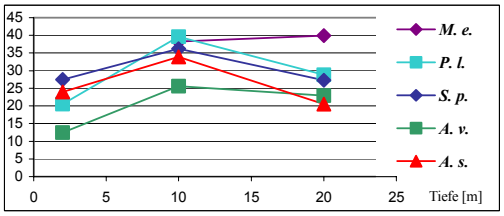


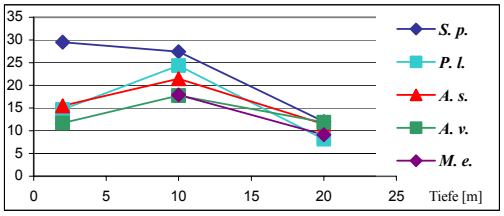


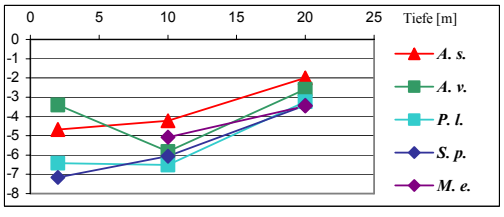


C.

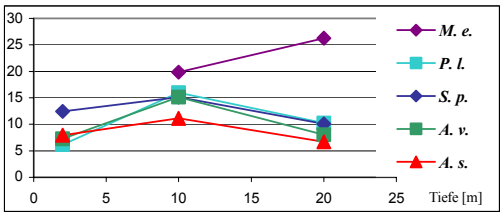
Pro 1 Milionen Zoox.	2 Meter		10 Meter		20 Meter		graphische Darstellung
	Mw	SD (±)	Mw	SD (±)	Mw	SD (±)	
α - Slope	µg 0_2 1 Mio. $Zoox.^{-1}$ (µE m^2 $s)^{-1}$						
S. pistillata (S. p.)	**27,43**	(±5,66)	**36,14**	(±10,89)	**27,29**	(±3,70)	
A. variabilis (A. v.)	**12,45**	(±3,74)	**25,65**	(±2,73)	**22,96**	(±2,42)	
A. squarrosa (A. s.)	**23,90**	(±4,11)	**33,91**	(±9,45)	**20,56**	(±1,56)	
P. lutea / solida (P. l.)	**20,51**	(±5,57)	**39,63**	(±9,54)	**28,82**	(±1,74)	
M. elephantotus (M.e.)			**38,30**	(±7,16)	**39,93**	(±2,19)	
P_{max}	µg 0_2 h^{-1} 1Mio. $Zooxanthellen^{-1}$						
S. pistillata (S. p.)	**29,6**	(±3,40)	**27,4**	(±9,65)	**12,0**	(±0,81)	
A. variabilis (A. v.)	**11,7**	(±3,34)	**17,7**	(±3,29)	**11,9**	(±0,76)	
A. squarrosa (A. s.)	**15,5**	(±4,89)	**21,5**	(±5,13)	**11,4**	(±0,93)	
P. lutea / solida (P. l.)	**14,7**	(±4,46)	**24,4**	(±5,40)	**8,1**	(±2,09)	
M. elephantotus (M.e.)			**17,9**	(±4,18)	**9,1**	(±0,66)	
Respiration	µg 0_2 h^{-1} 1Mio. $Zooxanthellen^{-1}$						
S. pistillata (S. p.)	**-7,16**	(±0,96)	**-6,06**	(±1,29)	**-3,42**	(±0,32)	
A. variabilis (A. v.)	**-3,40**	(±0,73)	**-5,82**	(±1,62)	**-2,59**	(±0,36)	
A. squarrosa (A. s.)	**-4,67**	(±1,07)	**-4,22**	(±1,00)	**-2,00**	(±0,63)	
P. lutea / solida (P. l.)	**-6,43**	(±4,14)	**-6,52**	(±2,30)	**-3,23**	(±0,11)	
M. elephantotus (M.e.)			**-5,07**	(±1,56)	**-3,47**	(±0,03)	

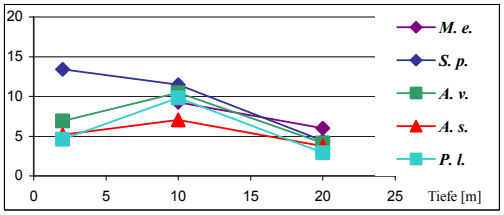


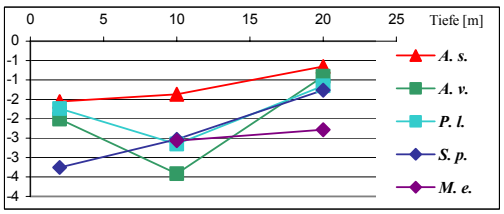




D.	Pro mg Chlorophyll a						graphische Darstellung
	2 Meter		10 Meter		20 Meter		
	Mw	SD (±)	Mw	SD (±)	Mw	SD (±)	
α - Slope	µg 0_2 mg Chl. a^{-1} (µE m^2 $s)^{-1}$						
S. pistillata (S. p.)	12,47	(±2,61)	15,12	(±5,08)	10,09	(±1,51)	
A. variabilis (A. v.)	7,27	(±1,76)	15,11	(±1,87)	8,01	(±0,89)	
A. squarrosa (A. s.)	7,98	(±1,41)	11,10	(±3,31)	6,74	(±0,52)	
P. lutea / solida (P. l.)	6,19	(±5,46)	15,94	(±3,79)	10,25	(±0,62)	
M. elephantotus (M.e.)			19,86	(±3,19)	26,29	(±1,44)	
P_{max}	µg 0_2 h^{-1} µg Chlorophyll a^{-1}						
S. pistillata (S. p.)	13,4	(±1,59)	11,5	(±4,46)	4,4	(±0,09)	
A. variabilis (A. v.)	6,9	(±1,96)	10,4	(±2,11)	4,1	(±0,24)	
A. squarrosa (A. s.)	5,2	(±1,66)	7,0	(±1,83)	3,7	(±0,31)	
P. lutea / solida (P. l.)	4,6	(±4,35)	9,8	(±2,34)	2,9	(±0,74)	
M. elephantotus (M.e.)			9,3	(±1,91)	6,0	(±0,43)	
Respiration	µg 0_2 h^{-1} µg Chlorophyll a^{-1}						
S. pistillata (S. p.)	-3,25	(±0,41)	-2,53	(±0,60)	-1,26	(±0,07)	
A. variabilis (A. v.)	-2,01	(±0,38)	-3,41	(±0,90)	-0,90	(±0,13)	
A. squarrosa (A. s.)	-1,56	(±0,36)	-1,37	(±0,30)	-0,65	(±0,21)	
P. lutea / solida (P. l.)	-1,73	(±1,40)	-2,65	(±1,03)	-1,15	(±0,04)	
M. elephantotus (M.e.)			-2,57	(±0,53)	-2,28	(±0,02)	







Bei den Daten zur **maximalen O_2-Produktion** (P_{max}), bezogen auf die Oberfläche (B), die Zooxanthellenzahl (C) und den Chlorophyllgehalt (D) ergeben sich für alle Arten die höchsten Werte in 10 m Tiefe. Eine Ausnahme bildet hier *Stylophora pistillata*, die in 2 m Tiefe die höchsten P_{max}-Werte erreicht. Auch hier stellt *M. elephantotus* einen Ausnahme dar. Ihr P_{max} liegt unabhängig von der Bezugsgröße (B, C, D) in 10 m Tiefe im Bereich der anderen Korallenarten. In 20 m Tiefe ist die maximale Produktion von *M. elephantotus* jedoch deutlich höher als die der anderen Arten.

In 10 m Tiefe wurden mit Ausnahme von *Stylophora pistillata* und *Acropora squarrosa* die höchsten **Respirationsraten** gemessen unabhängig von der Bezugsgröße (B, C, D). Die Respirationsraten steigen von 2 nach 10 m Tiefe leicht an, um dann auf 20 m Tiefe deutlich zu sinken. Bei *Stylophora pistillata* und *Acropora squarrosa*, nimmt die Respiration über den gesamten Tiefenbereich kontinuierlich ab.

Aus den oben beschriebenen Parametern P_{max}, I (bestimmte Photonenflußdichte) und dem I_K wurden nach folgender Funktion:

Formel 8 $$P = P_{max} \tanh \frac{I}{I_K}$$

(Chalker & Taylor 1978; Chalker 1980) eine idealisierte Produktionskurve (P/I-Kurve) berechnet (Abbildung 17).

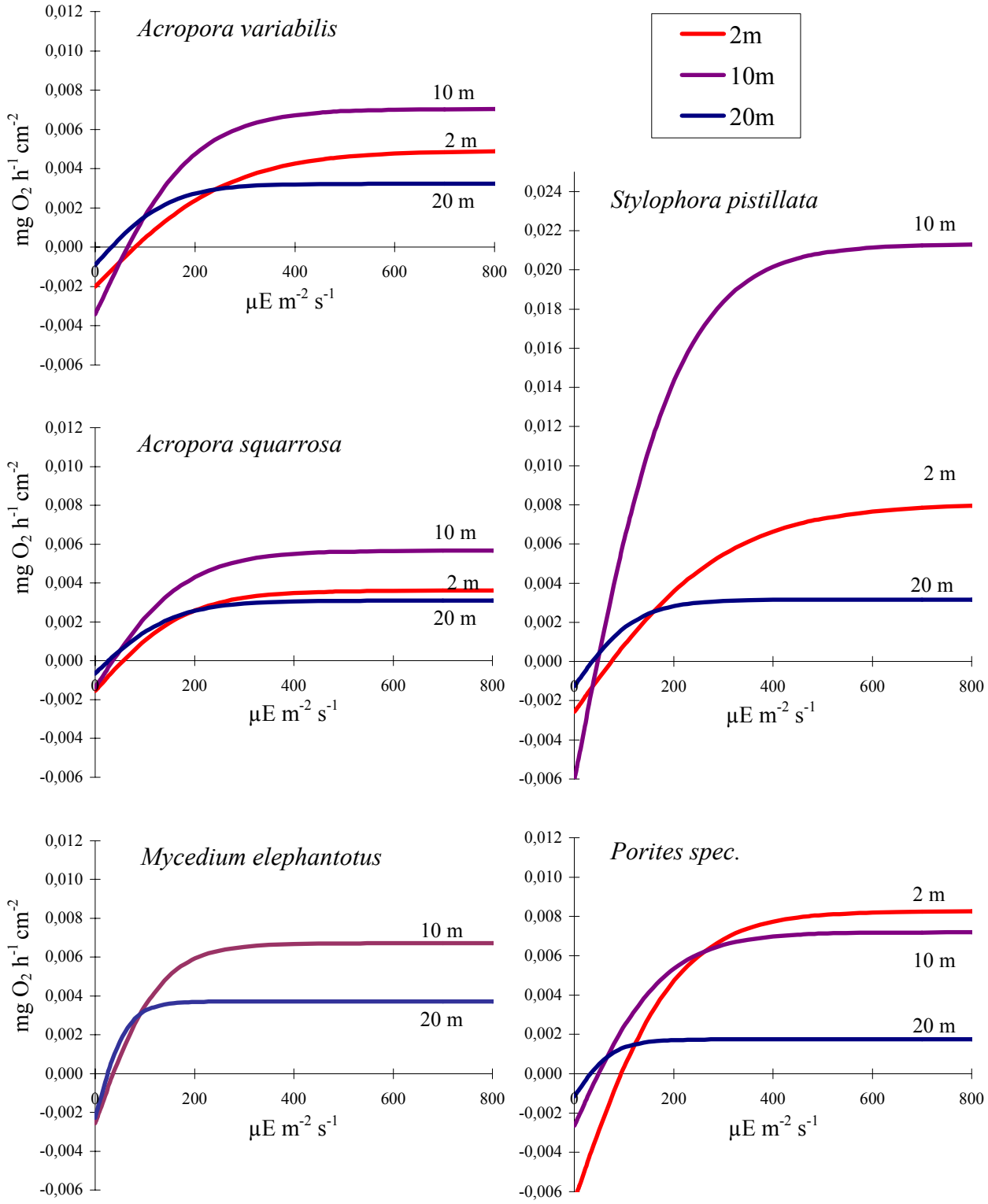


Abbildung 17 Einfluß der Photonenflußdichte und Herkunftstiefe auf die in situ O_2-Produktion / Respiration einiger Steinkorallenarten aus dem Golf von Aqaba. Mittelwerte (n = 5-7) der entsprechenden Tiefenstufe. (Kalkulierte Produktionskurve nach Chalker 1980)

In Abbildung 17 sind solche kalkulierten / idealisierten P/I-Kurven für die verschiedenen Korallenarten bezogen auf die Kolonieoberfläche in Abhängigkeit von der Tiefe dargestellt. Es wird deutlich, daß mit Ausnahme von *Porites spec.* von allen anderen Arten in 10 m Tiefe die höchsten Produktionsraten erreicht werden. Die Kurven der beiden Acropora Arten (*Acropora variabilis* und *A. squarrosa*) sind kaum zu unterscheiden. Ihre Produktionsraten nehmen von 2-5 m nach 10 m leicht zu, um dann in 20 m Tiefe wieder unter den Ausgangswert von 3 - 5 m zu sinken. Es zeigt sich auch, daß die Steilheit (α-Slope) der Kurven von 3 - 5 m nach 10 m deutlich zunimmt. Mit Ausnahme von *M. elephantotus* nimmt bei den restlichen Arten dieser Effekt auf 20 m Tiefe wieder ab.
Setzt man als Bezugsgröße der Produktionsdaten die Zooxanthellenzahl oder Chlorophyllmenge ein, zeigt sich, daß sich die Kurven in Form und Höhe nur unwesentlich ändern. Die relative Position der Produktionskurven der verschiedenen Arten zueinander ändert sich. So zeigt z.B. *S. pistillata* in 3 - 5 m und 10 m Tiefe die höchsten Produktionsraten bezogen auf die Zooxanthellenzahl. Bezogen auf die Chlorophyllmenge zeigt *Porites lutea* in 10 m Tiefe die höchsten Produktionswerte.

3.2 Korallenwachstum / Karbonatproduktion

Für die Kalkulation von Massenzuwächsen ist die Dichte des produzierten Materials von zentraler Bedeutung. Deshalb werden im ersten Abschnitt die Ergebnisse der Dichtebestimmung der Skelette der einzelnen Arten dargestellt. Im zweiten Abschnitt werden die Ergebnisse der Oberflächenbestimmung zu den Daten der Karbonatproduktion in Beziehung gesetzt. Zuletzt werden die mit den verschiedenen Methoden ermittelten Daten zur Karbonatproduktion dargestellt.

3.2.1 Dichte

Zur Berechnung von Wachstumsraten anhand linearer Zuwachsraten ist die Dichte der entscheidende Faktor. Man muß dabei zwischen der physikalischen Dichte und der optischen Dichte unterscheiden. Die **physikalische Dichte** gibt Auskunft darüber, wieviel ein Kubikzentimeter des abgeschiedenen Materials wiegt. Der theoretische Wert für Aragonit, aus dem Korallenskelette vorwiegend aufgebaut sind, liegt bei 2,94-2,95 g/cm³ (Handbook of Chemistry and Physics 1974-1975 (B-193)). Für Calcit, das in geringeren Mengen ebenfalls Bestandteil der Korallenskelette ist, liegt die Dichte bei 2,71-2,94 g/cm³. Bei den untersuchten Korallenarten liegen die Werte mit 2,5 - 2,8g/cm³ (Tabelle 10) im Mittel etwas unter den theoretischen Werten.

Tabelle 10 Die physikalische und optische Dichte von Skeletten (n = 5-7) der verschiedenen Korallenarten und der Anteil an Porenvolumen (d.h. Wasser (Luft) gefüllt) sowie massiven Volumen

Art	Physikalische Dichte		Optische Dichte		Massiever Anteil	Poren Anteil
Stylophora pistillata	2,592	± 0,202	1,778	± 0,096	69%	31%
Acropora variabilis	2,812	± 0,007	1,616	± 0,092	57%	43%
Acropora squarrosa	2,814	± 0,003	1,609	± 0,082	57%	43%
Acropora eurystoma	2,812	± 0,004	-	-	-	-
Acropora hyacinthus	2,811	± 0,006	-	-	-	-
Acropora hemprichi	2,817	± 0,003	-	-	-	-
Mycedium elephantotus	2,812	± 0,027	1,539	± 0,123	55%	45%
Goniastrea retiformis	2,781	± 0,097	1,481	± 0,158	53%	47%
Porites lutea	2,810	± 0,006	1,326	± 0,202	47%	53%
Porites solida	2,815	± 0,010	1,326	± 0,192	47%	53%
Favites peresi	2,615	± 0,068	1,313	± 0,192	50%	50%
Favia steligra	2,218	± 0,028	-	-	-	-
Platygyra lamellina	2,549	± 0,160	1,183	± 0,233	46%	54%
Platygyra daedalea	2,570	± 0,126	-	-	-	-
Pocillopora damicornis	2,387	± 0,069	-	-	-	-
Echinopora gemmacea	2,763	± 0,005	-	-	-	-
Montipora meandrina	2,819	± 0,013	-	-	-	-
Pavona decussata	2,753	± 0,023	-	-	-	-
Pavona varians	2,806	± 0,002	-	-	-	-

Die **optische Dichte** gibt Auskunft darüber, wie dicht das abgeschiedene Material in der Skelettstruktur gepackt ist. Sie ist also ein Maß für die Porosität des Skelettes, da hier das Gesamtvolumen (inklusive der umschlossenen Poren) in die Berechnung mit eingeht. In Tabelle 10 sind die Meßdaten zur physikalischen und optischen Dichte der verschiedenen Korallenarten zusammengefaßt.

3.2.2 Korallenoberflächen / Riffbedeckungsflächen

Die Ermittlung der Kolonieoberflächen sowie der Projektionsfläche der Kolonien im Riff (Abschnitt 2.7 und 2.8 Material & Methoden) dient koloniespezifische vornehmlich dazu, Bezugsgrößen für Karbonat- und Sauerstoffproduktion zu erhalten. In Tabelle 11 sind die Verhältnisse der Kolonieoberflächen (KF) zu den Projektionsflächen (PF) in Abhängigkeit von der Tiefe für die verschiedenen untersuchten Arten dargestellt. Mit zunehmender Tiefe wird die Kolonieoberfläche im Verhältnis zur Riffprojektionsfläche kleiner. Dies gilt für alle Arten mit Ausnahme von *Mycedium elephantotus,* bei der sich das Verhältnis kaum verändert. Bei den ästigen Arten wie *Stylophora pistillata* und *Acropora squarrosa* liegt das Flächenverhältnis in 3 - 5 m Tiefe mit 3,2 - 3,7 deutlich höher als bei *Porites* spec. mit 2,7. Dieser Effekt reduziert sich jedoch mit zunehmender Tiefe. In 40 m Tiefe liegen die Verhältnisse bei allen Arten mit 1,4 - 1,9 auf etwa dem gleichen Niveau.

Tabelle 11 Verhältnisse der Kolonie- Projektionsflächen der Kolonien im Riff zur Gesamtoberfläche der einzelnen Kolonien (n = 7-9).

	Projektionsfläche : Kolonieoberfläche 1 : X							
Arten	**3-5 m**		**10 m**		**20 m**		**40 m**	
Acropora variabilis	1 : 3,20	± 0,16	1 : 2,34	± 0,19	1 : 2,05	± 0,02	1 : 1,96	± 0,11
Acropora squarrosa	1 : 3,20	± 0,12	1 : 2,55	± 0,09	1 : 2,01	± 0,13	1 : 1,43	± 0,10
Stylophora pistillata	1 : 3,75	± 0,24	1 : 3,24	± 0,17	1 : 2,88	± 0,21	1 : 1,76	± 0,09
Porites lutea	-		1 : 2,44		1 : 2,24	± 0,11	1 : 1,96	
Porites solida	1 : 2,71	± 0,30	-		-		-	
Mycedium elephantotus	-		1 : 1,88	± 0,19	1 : 1,85	± 0,17	1 : 1,82	± 0,10
Favites peresi	-		1 : 2,29	± 0,18	1 : 2,26	± 0,04	1 : 1,46	± 0,05
Favia stelligra	-		1 : 1,78	± 0,17	1 : 1,56	± 0,09	-	
Goniastrea retiformis	1 : 2,81	± 0,24	1 : 2,53	± 0,24	1 : 2,01	± 0,18	-	
Platygyra lamellina	1 : 3,62	± 0,31	1 : 3,06	± 0,31	1 : 2,06	± 0,24	-	
Mittelwerte	**1 : 3,22**	**± 0,23**	**1 : 2,46**	**± 0,19**	**1 : 2,10**	**± 0,13**	**1 : 1,73**	**± 0,09**

3.2.3 Alizarin- und ^{14}C-Markierungen

Die Ergebnisse der Alizarinfärbungen und der ^{14}C-Markierungen lassen zunächst nur Aussagen über lineares Wachstum zu. Erst im Zusammenhang mit den Daten der Dichtebestimmung und der Vermessung der Kolonien insbesondere der Oberflächen kann der Massenzuwachs der einzelnen Kolonien hochgerechnet werden.

Tabelle 12 Lineare Zuwachsraten (in mm y^{-1}) verschiedener Korallenarten im Golf von Aqaba in Abhängigkeit von der Tiefe und Markierungsmethoden (n = 5-7).

Tiefe	**3 - 5 m**		**10 m**		**20m**		**40 m**	
	mm y^{-1}		**mm y^{-1}**		**mm y^{-1}**		**mm y^{-1}**	
Methode	**Alizarin**	**^{14}C**	**Alizarin**	**^{14}C**	**Alizarin**	**^{14}C**	**Alizarin**	**^{14}C**
Stylophora pistillata	17,01 ± 1,12	15,06 ± 0,90	12,66 ± 0,34	13,80 ± 0,73	9,45 ± 0,95	8,37 ± 1,34	7,44 ± 0,66	6,81 ± 0,28
Acropora variabilis	16,09 ± 1,19	14,40 ± 1,03	13,49 ± 1,11	12,11 ± 0,42	9,43 ± 0,71	8,86 ± 0,92	7,71 ± 0,31	6,57 ± 0,38
Acropora squarrosa	15,24 ± 1,33	13,92 ± 0,91	11,74 ± 0,92	11,27 ± 0,51	9,75 ± 0,48	10,06 ± 0,41	4,09 ± 0,21	3,55 ± 0,11
Mycedium elephantotus			23,92 ± 1,20	22,29 ± 0,98	27,65 ± 1,44	23,61 ± 1,34	20,12 ± 1,97	16,87 ± 1,24
Porites solida	13,09 ± 0,97	14,10 ± 0,64						
Porites lutea	7,23 ± 0,33	7,07 ± 0,41	4,22 ± 0,21	4,61 ± 0,19	3,61 ± 0,21	3,81 ± 0,18	1,81 ± 0,21	1,99 ± 0,24
Goniastrea retiformis			4,18 ± 0,09		3,49 ± 0,17		0,72 ± 0,19	
Platygyra lamellina	10,06 ± 0,24							
Favia favites			5,48 ± 0,47		5,37 ± 0,38		1,12 ± 0,17	

Das jährliche Wachstum der verschiedenen Korallenarten ist in Abhängigkeit von der Tiefe und der eingesetzten Markierungsmethode in Tabelle 12 dargestellt.

Die linearen Zuwachsraten nehmen bei allen Arten mit der Wassertiefe ab. Die Wachstumsraten der Messungen mit Alizarin sind höher als jene mit ^{14}C-Markierungen. *Mycedium elephantotus* zeigt die größten linearen Zuwachsraten. Sie liegen in 20 und 40 m Tiefe noch deutlich über den Zuwachsraten der anderen Korallen in 3 - 5 m Tiefe. Die Zuwachsraten der ästigen Korallenarten (*Stylophora pistillata*, *Acropora variabilis* und *A. squarrosa*) sind deutlich höher als jene der massiven Arten (*Porites solida* und *P. lutea* sowie *Goniastrea retiformis*, *Platygyra lamellina* und *Favia favites*).

Das Wachstum ist innerhalb einer massiven oder ästigen Korallenkolonie heterogen. Wie in Abbildung 20 und Tabelle 13 (S. 41) gezeigt werden kann, sinkt der lineare Zuwachs je weiter basal die Äste (bzw. untersuchten Skelettabschnitte) innerhalb der Kolonie liegen.

Neben dem linearen Wachstum ändern sich mit der Tiefe auch die Morphologie der Kolonien. Dies gilt besonders für die ästigen Arten. Mit zunehmender Tiefe werden die Kolonien flacher, es sinken die Durchmesser (Tabelle 14) der gebildeten Äste während gleichzeitig die Verzweigungshäufigkeit der Äste steigt. Zusätzlich wird bei *Stylophora pistillata* der Astquerschnitt oval, wobei die flache Seite dem Licht zugewandt ist.

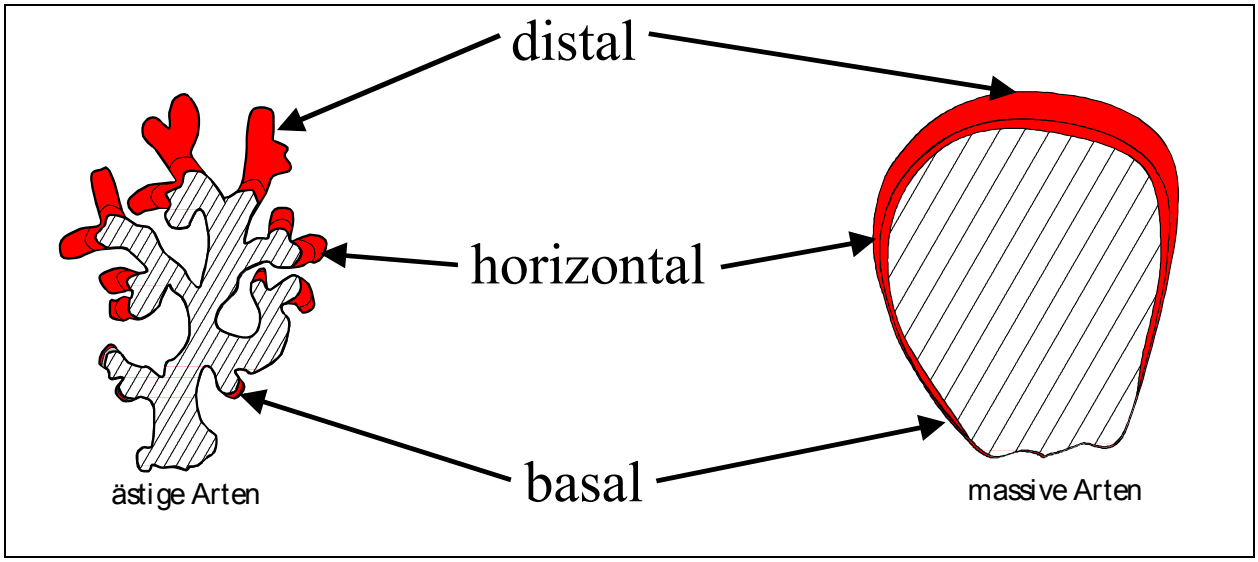


Abbildung 18 Lokalisation der verschiedenen untersuchten Zuwachsbereiche innerhalb der Korallenkolonie und die Abhängigkeit der lineare Zuwachsraten von den untersuchten Bereichen.

Tabelle 13 Abhängigkeit des Längenwachstums verschiedener Korallenarten von der relativen Lage (distal, horizontal, basal, siehe Abbildung 18) der vermessenen Skelettabschnitte innerhalb einzelner Kolonien (n = 5 Kolonien á 10 - 20 Äste)

			Linearer Zuwachs der Äste [mm Jahr $^{-1}$]					
			distal		**horizontal**		**basal**	
Art	**Typ**	**Tiefe**	**absolut**	**relativ**	**absolut**	**relativ**	**absolut**	**relativ**
Stylophora pistillata	*ästig*	*10m*	23,0 mm ± 1,78	100%	17,6 mm ± 1,84	76%	12,7 mm ± 0,98	55%
Acropora squarrosa	*ästig*	*10m*	23,4 mm ± 1,84	100%	19,8 mm ± 1,22	85%	14,2 mm ± 0,74	60%
Porites lutea	*massiv*	*10m*	7,7 mm ± 0,88	100%	3,8 mm ± 0,34	49%	2,1 mm ± 0,11	27%
Goniastrea retiformis	*massiv*	*10m*	10,7 mm ± 0,97	100%	6,4 mm ± 0,51	60%	3,7 mm ± 0,27	34%

Tabelle 14 Basaler Durchmesser der Äste verschiedener Korallenarten in Abhängigkeit von der Tiefe (n = 5 Kolonien a 10 - 20 Äste/ 100% = Durchmesser in 3 - 5 mTiefe)

	Durchmesser [mm] der Äste in den Tiefen:							
	3 - 5 m		**10 m**		**20 m**		**40 m**	
Art	**absolut**	**relativ**	**absolut**	**relativ**	**absolut**	**relativ**	**absolut**	**relativ**
Stylophora pistillata	5,96 mm ± 0,92	100%	7,57 mm ± 1,37	127%	5,34 mm ± 0,87	90%	4,14 mm ± 0,77	69%
Acropora variabilis	8,77 mm ± 0,99	100%	7,02 mm ± 1,03	80%	5,63 mm ± 0,87	64%	4,95 mm ± 0,80	56%
Acropora squarrosa	4,62 mm ± 0,63	100%	4,22 mm ± 0,70	91%	4,12 mm ± 0,50	89%	3,47 mm ± 0,44	75%

3.2.4 Gravimetrische Bestimmung der Karbonatproduktion

Die gravimetrische Ermittlung der Karbonatproduktion ermöglicht es, das Wachstum der Kolonien in situ über längere Zeitintervalle zu verfolgen (Abschnitt 2.5). Damit sind die Wachstumsraten über den Jahresverlauf hin zu verfolgen.

In Abbildung 19 sind, im Gegensatz zu Tabelle 15 A/B, die Karbonatproduktionsraten einiger Arten sowohl in Abhängigkeit von der Wachstumstiefe als auch von der Jahreszeit zusammengestellt. In Abbildung 19 A ist die Fläche der senkrechten Projektion der Korallenkolonie im Riff die Bezugsgröße, während in Abbildung 19 B es die Kolonieoberfläche (d.h. die mit lebendem Gewebe bedeckte Fläche der Kolonie) ist. In beiden Fällen zeigt sich, daß bei allen Arten im Sommer (Juli, August, September) die höchsten Karbonatproduktionsraten erreicht werden. Die Karbonatproduktionsraten vom Frühjahr (März, April, Mai) und Herbst (Oktober, November, Dezember) liegen unter denen des Sommers. Der Winter (Januar, Februar, März) zeigt die niedrigsten Karbonatproduktionsraten bei allen Korallenarten.

Betrachtet man die Karbonatproduktionsdaten der Tabelle 15 A und B in Abhängigkeit von der Tiefe, so wird deutlich, daß bei allen Arten die Karbonatproduktion mit der Tiefe abnimmt. Nur bei *Stylophora*

pistillata ist die Karbonatproduktion in 10 m Tiefe höher als in 2 m Tiefe, wenn man die Korallenoberfläche als Bezugsgröße heranzieht.

Tabelle 15 Karbonatproduktionsraten (gravimetrische Bestimmung) verschiedener Korallenarten in Abhängigkeit von der Jahreszeit (Frühjahr = April bis Juni; Sommer = Juli bis September; Herbst = Oktober bis Dezember; Winter = Januar bis März; gemittelt über alle erfaßten Tiefenstufen) (n = 4 - 5 x 4) sowie in Abhängigkeit von der Tiefe (gemittelt über alle Jahreszeiten).
Teil A bezogen auf die Projektionsfläche der Kolonien im Riff.

Teil A:	**Karbonatproduktion pro Projektionsfläche der Kolonien im Riff**							
	Jahreszeit [g^{-1} $Monat^{-1}$ $100cm^{-2}$]				**Tiefe [g^{-1} $Monat^{-1}$ $100cm^{-2}$]**			
	Frühjahr	Sommer	Herbst	Winter	3 - 5m	10m	20m	40m
Acropora variabilis	4,70	8,81	5,63	6,21	12,05	6,85	3,81	2,19
Acropora squarrosa	4,32	6,30	4,04	3,14	11,45	5,61	5,13	1,49
Stylophora pistillata	9,16	11,04	8,04	6,01	12,70	11,26	5,57	3,06
Mycedium elephantotus	3,64	4,54	3,60	3,60	-	3,94	3,78	3,69
Porites solida (2m)	8,21	8,25	9,50	5,44	7,95	-	-	-
Porites lutea (10-40m)	8,08	10,13	8,95	7,58	-	10,59	9,07	3,35
Favites peresi	7,24	7,47	5,61	5,85	-	11,98	5,21	2,43
Goniastrea retiformis	8,56	11,49	9,61	9,70	9,14	7,28	5,71	-
Platygyra lamellina	10,28	13,09	10,09	9,89	17,01	12,20	7,32	-
Teil B:	**Karbonatproduktion pro Korallenoberfläche**							
Acropora variabilis	1,71	2,41	2,32	1,41	3,68	3,24	1,91	1,13
Acropora squarrosa	1,48	2,91	2,18	1,94	3,65	2,21	2,59	0,98
Stylophora pistillata	3,24	3,85	4,26	3,22	3,54	3,77	1,93	1,80
Mycedium elephantotus	3,20	3,55	3,11	2,49	-	3,49	2,98	2,07
Porites solida (2m)	4,80	4,26	6,21	2,91	4,60	-	-	-
Porites lutea (10-40m)	2,62	3,16	3,12	2,70	-	4,08	3,83	1,69
Favites peresi	3,82	6,04	5,08	3,18	-	5,25	2,20	1,75
Goniastrea retiformis	4,01	4,22	4,14	3,70	5,59	4,93	2,90	-
Platygyra lamellina	4,42	5,84	5,65	3,79	4,70	3,99	3,59	-

In Abbildung 19 ist, im Gegensatz zu Tabelle 15, detailliert der jahreszeitliche Verlauf (Monatsmittelwerte über alle Arten) der Wachstumsraten in Abhängigkeit von der Tiefe dargestellt. Auch hier wird deutlich, daß die höchsten Wachstumsraten in den Sommermonaten Juli bis September erreicht wurden. In diesem Zeitraum liegen sie ca. 20% höher als während der anderen Jahreszeiten. Deutlich ist auch das Wachstumsminimum im Februar zu erkennen. Die Saisonalität kommt in allen Tiefenbereichen, wenn auch in größeren Tiefen nur in abgeschwächter Form, zum Tragen.

Abbildung 20 zeigt, daß die Lage des saisonalen Maximums der Karbonatproduktion zwischen den einzelnen Arten in 10 m Tiefe differiert. *Porites lutea* zeigt das Maximum im September, *Acropora variabilis* im Juli bis August, während alle anderen Arten das höchste Wachstum im August aufweisen. Ähnliche Unterschiede sind auch während des Frühjahrs von März bis April zu beobachten. Während dieses Zeitraumes stagniert das Wachstum bei einigen Arten. Bei *Acropora variabilis* und *Mycedium elephantotus* kommt es sogar zu einem zwischenzeitlichen Rückgang der Wachstumsraten in diesem Zeitraum.

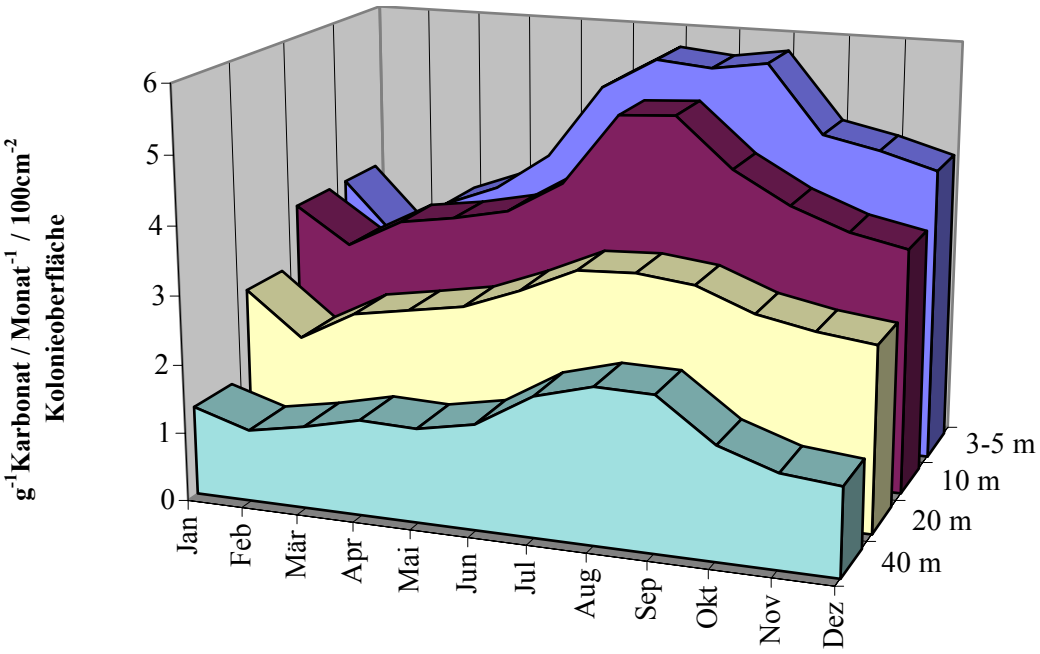


Abbildung 19 Saisonalität und Tiefenabhängigkeit der Karbonatproduktion zooxanthellater Steinkorallen im Golf von Aqaba. Werte aller untersuchten Kolonien der untersuchten Arten innerhalb jeder Tiefenzone gemittelt (n = 15-20).

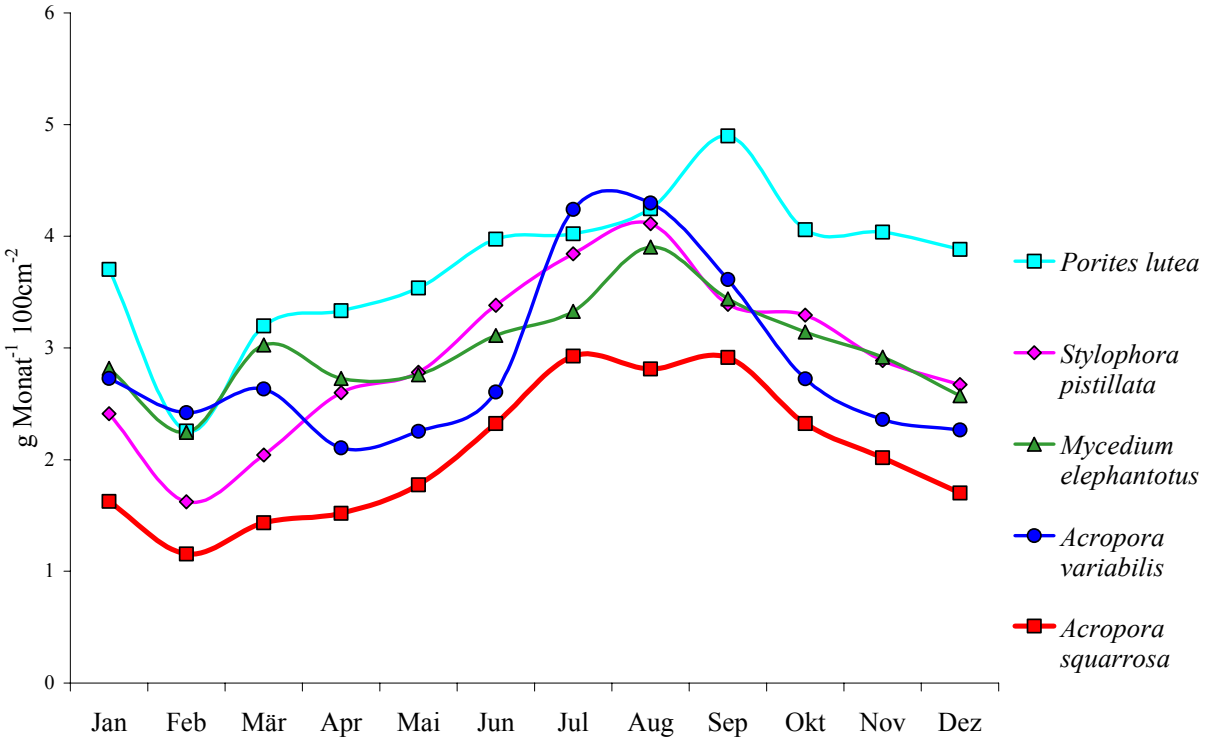


Abbildung 20 Karbonatproduktionsraten einiger zooxanthellater Steinkorallenarten im Golf von Aqaba in 10 m Tiefe in Abhängigkeit von der Jahreszeit bezogen auf die gesamte Korallenoberfläche (n = 4-5)

3.2.5 Quantifizierung der Karbonatproduktion

In Tabelle 16 sind die Ergebnisse der beiden Methoden (gravimetrische u. linear durch Markierung) zur Bestimmung der Karbonatproduktion vergleichend dargestellt. Es wird hier jeweils zwischen den verschiedenen Tiefenstufen und den verschiedenen Arten unterschieden. Die linearen Zuwächse sind nach den Formel 3, 4und (Abschnitt 2.5.2) auf Massenzuwächse umgerechnet worden.

Die Ergebnisse aus den direkten gravimetrischen Messungen und der Berechnungen aus den Messungen der linearen Zuwächse unterscheiden sich deutlich.

Tabelle 16 Vergleich der Untersuchungsmethoden zur Berechnung der Karbonatproduktionsraten in Abhängigkeit von der Tiefe. Werte der gravimetrischen Messungen werden mit transformierten linearen Zuwachsraten verglichen.. Das Verhältnis der Karbonatproduktion pro Kolonieoberfläche zur Karbonatproduktion pro effektiv Karbonat produzierender Fläche.

Art		Tiefe	Karbonatproduktion: Färbung – Linearer Zuwachs	Karbonatproduktion: Grav. – pro Kolonie-oberfläche	Karbonatproduktion: Färbung – pro Produktions-fläche	Faktor	Verhältnis Kolonieoberfläche / Produktionsfläche	Unterschied zwischen den beiden Methoden
		m	mm Jahr^{-1}	g cm^{-2} Jahr^{-1}	g cm^{-2} Jahr^{-1}			%
Porites solida	*Massive Arten*	2	13,6	0,642	0,871	1,356	1 : 1,4	36%
Porites lutea		2	7,2	0,552	0,690	1,249	1 : 1,2	25%
		10	4,4	0,489	0,642	1,311	1 : 1,3	31%
		20	3,7	0,460	0,520	1,130	1 : 1,1	13%
		40	1,9	0,203	0,234	1,152	1 : 1,2	15%
Patygyra lamellina		2	10,1	0,565	0,740	1,312	1 : 1,3	31%
		10		0,479				
		20		0,431				
Goniastrea retiformis		2		0,670				
		10	4,2	0,591	0,641	1,084	1 : 1,1	8%
		20	3,5	0,349	0,431	1,238	1 : 1,2	24%
		40	0,7		0,107			
Favites peresi		10	5,5	0,631	0,729	1,157	1 : 1,2	16%
		20	5,4	0,264	0,331	1,256	1 : 1,3	26%
		40	1,1	0,210	0,259	8,789	1 : 1,2	24%
Acropora squarrosa	*ästige Arten*	2	14,2	0,438	1,226	2,799	1 : 2,8	180%
		10	12,7	0,265	0,946	3,563	1 : 3,6	256%
		20	9,9	0,311	0,817	2,625	1 : 2,6	163%
		40	3,8	0,118	0,473	4,003	1 : 4,0	300%
Stylophora pistillata		2	17,0	0,425	1,515	3,562	1 : 3,6	256%
		10	13,9	0,452	1,329	2,940	1 : 2,9	194%
		20	11,6	0,232	0,942	4,064	1 : 4,1	306%
		40	7,9	0,216	0,654	3,032	1 : 3,0	203%
Acropora variabilis		2	15,7	0,441	1,616	3,662	1 : 3,7	266%
		10	12,8	0,388	1,135	2,921	1 : 2,9	192%
		20	10,5	0,230	0,766	3,336	1 : 3,3	234%
		40	7,1	0,136	0,623	4,579	1 : 4,6	358%
Mycedium elephantotus	*folios*	10	14,1	0,419	3,681	8,789	1 : 8,8	779%
		20	15,6	0,358	4,256	11,885	1 : 11,9	1088%
		40	10,4	0,248	3,786	15,266	1 : 15,3	1427%
Mittelwerte		**massiv**	**5,10**	**0,47**	**0,52**	**1,91**	**1 : 1,2**	**23%**
		ästig	**11,42**	**0,30**	**1,00**	**3,42**	**1 : 3,4**	**242%**
		folios	**13,35**	**0,34**	**3,91**	**11,98**	**1 : 12,0**	**1098%**

Bei den massiven (sphärischen) Arten (*Porites solida* und *lutea, Platygyra lamellina, Goniastrea retiformis, Favites peresi*) sind die linearen Zuwächse bezogen auf die produzierende Fläche (Gewebeoberfläche) etwa 1,2 bis 1,4 mal höher als die der gravimetrischen Messung bezogen auf die

Kolonieoberfläche. Bei den ästigen und foliosen Korallenarten (*Acropora squarrosa* und *variabilis, Stylophora pistillata, Mycedium elephantotus*) sind die linearen Zuwachsraten jedoch deutlich größer als die der gravimetrischen Messung. Innerhalb der zweiten Gruppe kann man zwei Wuchsformen der Kolonien unterscheiden. Zum einen die ästigen Arten (*Acropora squarrosa* und *variabilis, Stylophora pistillata*), bei denen die Karbonatproduktionsraten der linearen Messungen um etwa 2.8 bis 4,6 mal höher liegt als die gravimetrisch bestimmten Zuwachsraten. Zum anderen *Mycedium elephantotus* als Vertreter der foliosen Wuchsform. Bei dieser Art sind die Karbonatproduktionsraten, ermittelt durch den linearen Zuwachs, sogar 8,8 bis 15,3 mal höher als die durch gravimetrische Messungen ermittelten Werte. Es lassen sich die drei Korallentypen (massiv, ästig und folios) also auch deutlich an dem Verhältnis von Kolonieoberfläche zu effektiv Karbonat produzierenden Fläche unterscheiden.

3.3 Korrelation der Karbonatproduktion mit den untersuchten Umweltfaktoren

Im Folgenden wird dargestellt, in wie weit die oben beschriebenen Wachstumsraten mit den untersuchten Umweltfaktoren korreliert werden können. Es soll hierbei die Frage im Vordergrund stehen, in wie weit sich daraus Hinweise auf Kontrollfunktionen für das Korallenwachstum ableiten lassen. Dieses Kapitel unterteilt sich in die Teilbereiche jahreszeitliche Korrelation (Abschnitt 3.3.1) und tiefenabhängige Korrelation (Abschnitt 3.3.2), da sich in beiden Fällen die Gewichtung der Faktoren (Licht, Temperatur u. heterotrophes Nahrungsangebot) unterscheiden.

3.3.1 Korrelation zwischen saisonaler Karbonatproduktion und Umweltfaktoren

In Tabelle 17 sind die Wachstumsraten (3-40 m u. Summe 3-40 m) als monatliche Mittelwerte dargestellt. Diesen Werten sind die entsprechenden Werte des verfügbaren Photonenangebotes (E m^{-2} Tag^{-1}), der mittleren Wassertemperatur in 10 m, sowie das heterotrophe Nahrungsangebots (Kohlenstoff im Seston sowie Stickstoff in Sediment und Seston [µg l^{-1}]) zugeordnet. In Abbildung 21 sind vier verschiedene lineare Regressionen der Wachstumsraten (monatliche Summe 3-40 m) gegen das Photonenangebot (A), die Wassertemperatur (B) und die Kohlenstoff- bzw. Stickstoffkonzentration (C und D) im Seston dargestellt. Wenn man an Stelle der Summe der Karbonatproduktion aller Arten in allen Tiefenstufen die Einzelwerte der verschiedenen Arten aus den jeweiligen Tiefen in die Regressionen einsetzt, erhält man vergleichbare Ergebnisse, da die Karbonatproduktionsraten aller Arten und Tiefenstufen im Jahresverlauf annähernd die gleiche Entwicklung (Abbildung 19 und Abbildung 20) zeigen. Die dargestellten Graphen zeigen nur im Fall der Verknüpfung von Wachstum und Temperatur eine signifikante Korrelation. In allen anderen Fällen (Photonenangebot, heterotrophes Nahrungsangebot) konnte keine signifikante Korrelation zu den Wachstumsraten gezeigt werden.

Tabelle 17 Monatliche Karbonatproduktionsraten (Mittelwerte aller Arten, 3-40 m und Summe 3-40 m), tägliches Photonenangebot, Wassertemperatur (10 m), heterotrophe Nährstoffquellen (Kohlenstoff u. Stickstoff im Seston, Stickstoff im Sediment)

	Wachstum der Korallen (Mittelwerte über alle Arten) pro Kolonieoberfläche					**Tägliches Photonen-angebot**	**Wasser-Temperatur in 10m Tiefe**	**Kohlenstoff im Seston**	**Stickstoff im Seston**	**Stickstoff im Sediment**
Monat	**g^{-1} $Monat^{-1}$ $100cm^{-2}$**					**E m^{-2} Tag^{-1}**	**°C**	**µg l^{-1}**	**µg l^{-1}**	**µg cm^{-2} Tag^{-1}**
Jan	3,45	3,44	2,56	1,30	10,75	26,397	22,23	39,360	4,577	2,729
Feb	2,62	2,90	1,93	1,05	8,50	29,722	21,93	39,617	5,323	2,182
Mrz	3,23	3,34	2,37	1,20	10,13	34,620	21,55	45,286	6,517	2,115
Apr	3,55	3,46	2,51	1,39	10,91	39,861	21,69	91,959	13,351	3,176
Mai	4,12	3,64	2,65	1,37	11,78	43,851	22,64	149,846	18,407	5,046
Jun	5,23	4,13	2,97	1,53	13,86	45,217	24,44	71,766	8,196	2,416
Jul	5,71	5,20	3,34	2,02	16,27	44,114	25,80	55,792	6,327	2,165
Aug	5,64	5,25	3,38	2,25	16,52	40,327	26,06	57,106	7,036	1,959
Sep	5,76	4,54	3,29	2,24	15,82	35,136	25,25	63,072	7,471	3,076
Okt	4,76	4,08	2,96	1,63	13,44	30,143	24,54	63,678	8,242	2,414
Nov	4,58	3,77	2,80	1,35	12,50	25,305	23,24	50,986	6,680	2,203
Dez	4,35	3,60	2,70	1,28	11,92	26,628	22,42	59,430	6,048	1,319
	3m	**10m**	**20m**	**40m**	**Sum**	**0 m**	**10 m**	**Mittelwerte über alle Tiefen**		
	Mittelwerte der jeweiligen Monate									

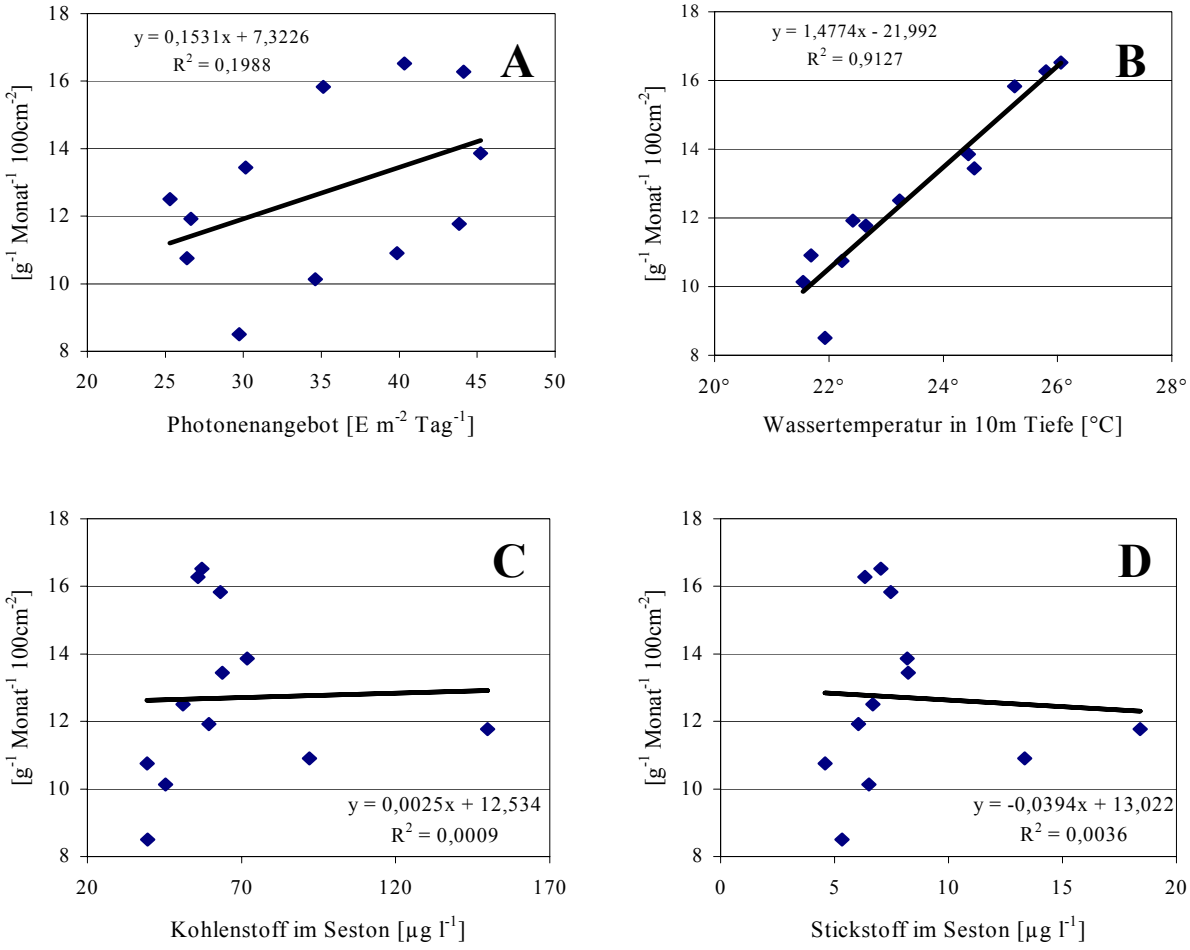


Abbildung 21 Plot der Wachstumsraten (Monatsmittel über alle Arten, Summe aller Tiefen 3-40 m) gegen: **A** das Photonenangebot (Monatsmittel; [E m^{-2} Tag^{-1}]), **B** die Wassertemperatur (Monatsmittel) in 10 m Tiefe sowie **C** den Kohlenstoff und **D** den Stickstoffgehalt des Seston (Monatsmittel über alle Tiefen 3-40 m; [µg l^{-1}]).

In Tabelle 18 sind die Funktionsparameter sowie die Korrelationskoeffizienten der Korrelationen von Wachstumsraten mit den verschiedenen Faktoren dargestellt. Dabei wurde nun auch die Karbonatproduktion in jeder Tiefenstufe gegen die Temperatur in 10 m Tiefe korreliert. Es sind hierbei die Ergebnisse zweier verschiedener Korrelationsmethoden dargestellt. Die Spearman-Rangkorrelation ermöglicht die parameterfreie Korrelation der Faktoren. Es zeigt sich bei beiden Korrelationen, daß die Wachstumsraten in 10 m Tiefe mit der Temperaturkurve in 10 m Tiefe bei hoher Signifikanz ($p < ,001$) korrelieren.

Direkte eigene Langzeitmessungen der jahreszeitlichen Temperaturentwicklung in den Tiefenstufen 3m, 20 m, und 40 m stehen nicht zur Verfügung. Aus diesem Grund können die Wachstumsraten der jeweiligen Tiefenstufen nicht mit Temperaturdaten der entsprechenden Tiefe korreliert werden. Wie schon in (Abbildung 19) gezeigt wurde, verlaufen die Karbonatproduktionsraten der verschiedenen Tiefenstufen im Jahresgang sehr synchron. Daraus ergibt sich, anhand der Werte in Tabelle 17, daß auch für die Karbonatproduktion in den Tiefenstufen 3m, 20 m, und 40 m eine ausgeprägte Korrelation mit der jahreszeitlichen Temperaturentwicklung in 10 m Tiefe. Die Berechtigung dieser Schlußfolgerung setzt die Annahme folgender Rahmenbedingungen voraus:

- Die Wassertemperaturkurven der verschiedenen Tiefenstufen verlaufen annähernd synchron im Jahresverlauf. Alle Tiefenstufen zeigen gleiche Frequenzen des Temperaturverlaufs im Jahresgang, wobei jedoch unterschiedliche Amplituden denkbar sind.
- Es gibt keinen weiteren steuernden Faktor, der sich im Jahresverlauf synchron zur Wassertemperatur entwickelt und maßgeblich an der saisonalen Steuerung der Karbonatproduktion beteiligt ist.

Beide Kriterien werden in der Diskussion aufgegriffen und bewertet.

Tabelle 18 Funktionsparameter, Korrelationskoeffizienten (nach Pearson u. Spearman (SPSS)) der wichtigsten linearen Korrelationen zwischen Wachstumsraten und Licht, Temperatur, Stickstoff im Sediment u. Seston, sowie Kohlenstoff im Seston (* = hoch signifikant).

Variabeln		**Funktionsparameter**		**Korrelationskoeffizienten**			
Abhängige	**Unabhängige**	**y = a * x + b**		**Pearson**		**Spearman**	
y = Wachstum	**x =**	**a**	**b**	**r**	**p**	**r_s**	**p**
Summe 3 - 40m	Monat	0,396	10,127	0,559	0,059	0,636	0,026
Summe 3 - 40m	Sed. Stickstoff	-0,246	13,331	0,089	0,783	-0,147	0,649
Summe 3 - 40m	Ses. Kohlenstoff	0,003	12,530	0,035	0,925	0,329	0,297
Summe 3 - 40m	Ses. Stickstoff	-0,039	13,020	0,060	0,854	0,287	0,366
Summe 3 - 40m	Phothonenflußdichte	0,153	7,317	0,446	0,146	0,483	0,112
10 Meter	Temperatur (10m)	0,420	-5,920	0,950	< 0,001 *	0,958	< 0,001 *
3 Meter	Temperatur (10m)	0,593	-9,513	0,930	< 0,001 *	0,923	< 0,001 *
20 Meter	Temperatur (10m)	0,240	-2,832	0,918	< 0,001 *	0,965	< 0,001 *
40 Meter	Temperatur (10m)	0,224	-3,708	0,914	< 0,001 *	0,860	< 0,001 *
Summe 3 - 40m	Temperatur (10m)	1,477	-21,992	0,956	< 0,001 *	0,951	< 0,001 *

<0,001 * = Hoch signifikante Korrelation

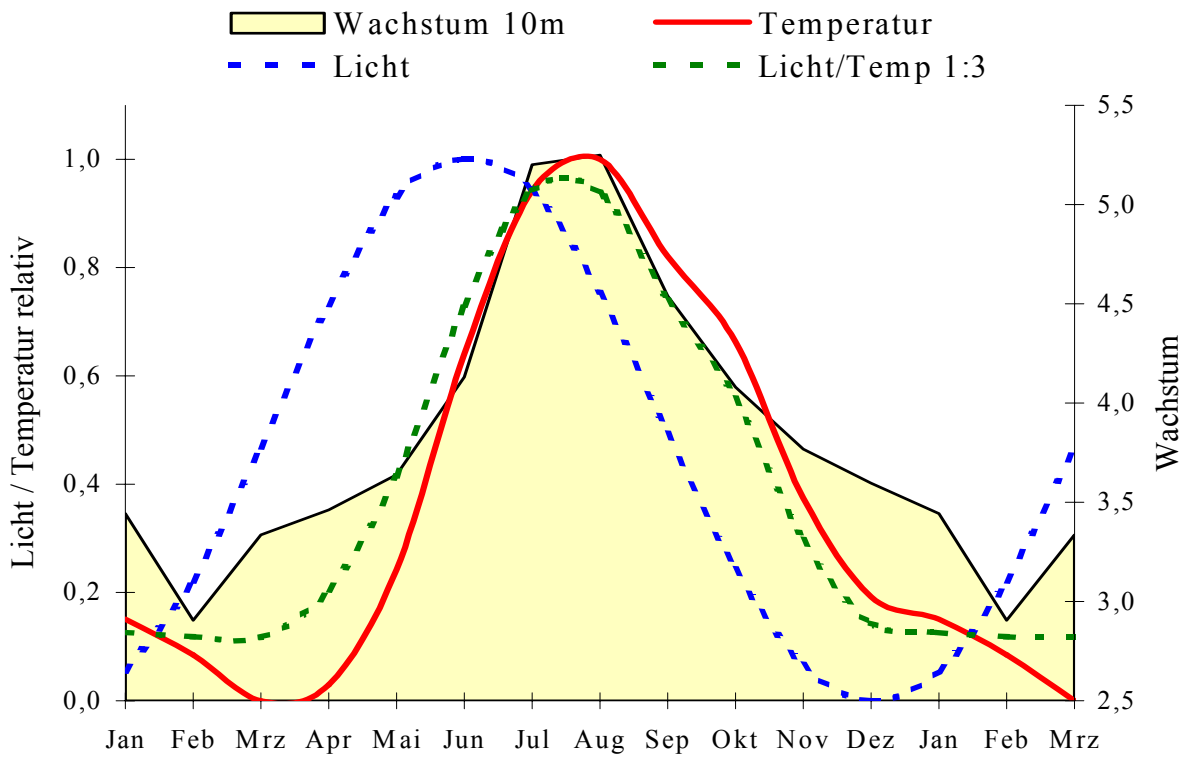


Abbildung 22 Vergleichene Darstellung der saisonalen Entwicklung der Photonenflußdichte Licht und Temperatur (Relativendaten; dimensionslosen) sowie eine aus beiden Faktoren resultierende Kurve (----) mit einer Gewichtung von Licht zur Temperatur im Verhältnis von 1 : 3.

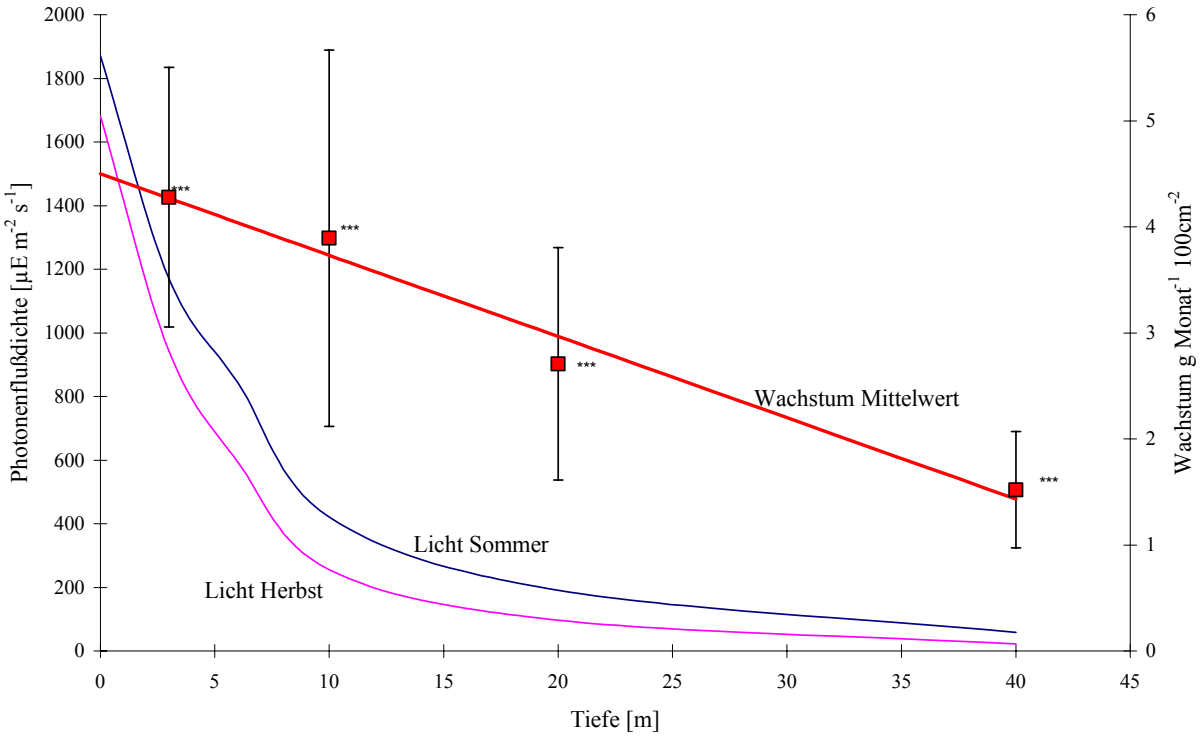


Abbildung 23 Vergleichende Darstellung der Photonenflußdichte und der Wachstumsraten in Abhängigkeit von der Tiefe (Mittelwerte über alle Arten n = 16 – 24, ***: p<0,05).

Abbildung 22 zeigt eine graphische Darstellung des Kurvenverlaufes der Faktoren Wachstum, Temperatur und Licht im Jahresgang. Alle drei Faktoren wurden dafür auf Werte zwischen Null und Eins transformiert. Setzt man für die Temperatur, das tägliche Photonenangebot und die Karbonatproduktion jeweils den höchsten Wert gleich Eins und den niedrigsten Wert gleich Null, so erhält man eine Darstellung mit drei Funktionen (Kurven) auf gleicher Basis (Einheit). Mittelt man jetzt die Kurven für Licht und Temperatur, so erhält man eine resultierende Funktion „theoretische Karbonatproduktionskurve", die dem Verlauf der effektiv gemessenen Karbonatproduktion im Jahresgang näher kommt, als die einzelnen Kurvenverläufe für Temperatur und Photonenflußdichte für sich alleine.
Die Annäherung der „theoretischen Karbonatproduktionskurve" kann nun noch dadurch optimiert werden, daß Temperatur und Licht im Verhältnis 3:1 gewichtet in die resultierende Funktion eingehen. Die „theoretische Karbonatproduktionskurve" rückt damit weiter nach rechts, so daß sie mit der real gemessenen Karbonatproduktionskurve annähernd zur Deckung kommt. Im Bereich der Maxima ist die Deckung optimal, während sie im Bereich der Minima noch mehr in Richtung der Lichtkurve also nach links verschoben sein müßte, um eine optimale Deckung zu erreichen. Mit anderen Worten, die Wachstumsraten, werden im Winter stärker durch das Licht beeinflußt als im Sommer.

3.3.2 Tiefenabhängige Korrelation der Karbonatproduktion

Abbildung 23 zeigt, daß die Karbonatproduktion annähernd linear mit der Tiefe abnimmt, während gleichzeitig die Lichtintensität mit der Tiefe exponentiell abnimmt. Trotz der großen Standardabweichungen unterscheiden sich die Wachstumsraten der vier Tiefenstufen signifikant voneinander ($p<0.005$). Die hohen Standardabweichungen ergeben sich daraus, daß Mittelwerte über alle Korallenarten gebildet wurden.
In Abbildung 24 ist die mittlere Wachstumsrate der Korallen in Abhängigkeit der maximalen Photonenflußdichten in den verschiedenen Tiefenstufen aufgetragen. Es zeigt sich, daß die Wachstumsraten der Korallen einer Sättigungskurve folgen. Das bedeutet bei niedrigen Lichtintensitäten, also in größeren Tiefen, sind die Karbonatproduktionsraten gering und steigen stark mit der Erhöhung der Photonenflußdichte an. Bei höheren Photonenflußraten sinkt jedoch die Steigerung der Karbonatproduktion. Es gibt also einen festen Zusammenhang zwischen der Lichtintensität in den verschiedenen Tiefenstufen und der Karbonatproduktion der Korallen in diesen Tiefenstufen. Dieser Zusammenhang wird durch die Gleichung der Trendlinie in Abbildung 24 beschrieben.

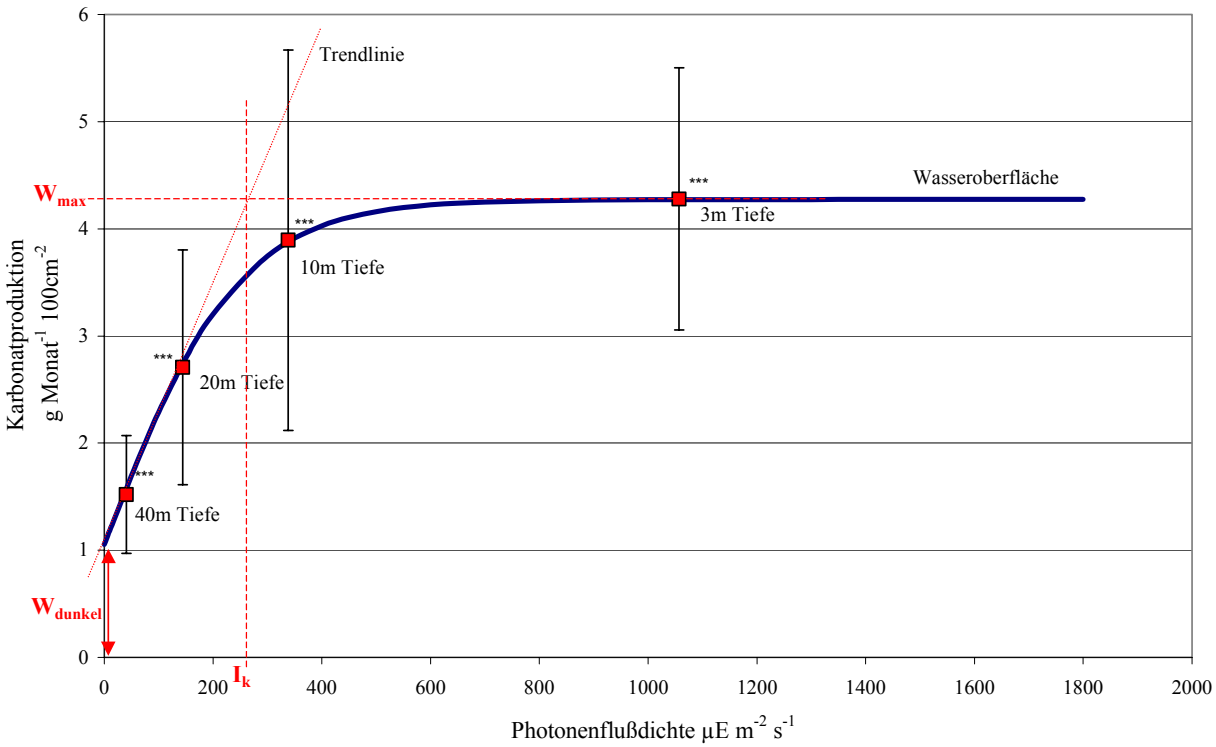


Abbildung 24 Karbonatproduktion entlang des Tiefengradienten in Abhängigkeit der dort herrschenden Photonenflußdichten (Mittelwerte über alle Arten n = 16 – 24, ***: p<0,05).

Die Trendlinie errechnet sich nach der Formel 9. Diese ist im Prinzip identisch mit Formel 8 zur Berechnung der P/I-Kurven aus den Sauerstoffproduktionsmessungen. Sie ist also mit den P/I-Kurven der Sauerstoffproduktionsmessungen vergleichbar. Die Gleichung der Funktion lautet:

Formel 9

$$W_{Gesamt} = (W_{max} - W_{Dunkel}) \tanh \frac{I}{I_K} + W_{Dunkel}$$

Variabele	Beschreibung	Wert
W_{gesamt}	Wachstumsrate bei einer bestimmten Photonenflußdichte	-
W_{max}	Maximale lichtverstärkte Wachstumsrate, die auch durch eine weitere Erhöhung der Photonenflußdichte nicht weiter zu steigern ist	4,280
W_{dunkel}	Wachstumsrate ohne Verstärkung durch Licht. Schnittpunkt des linearen Anfangs-anstieges der Funktion mit der Y-Achse	1,053
I	aktuelle Photonenflußdichte	-
I_K	Die Photonenflußdichte, bei der die Verlängerung des linearen Anfangsanstieges die Verlängerung des Sättigungsbereiches (P_{max}) schneidet.	248

Neben der Photonenflußdichte zeigte keiner der anderen untersuchten Einflußfaktoren eine vergleichbare Korrelation der Wachstumsraten entlang des Tiefengradienten.

3.4 Karbonatproduktionpotential eines definierten Riffabschnittes

In diesem Kapitel werden an Hand der bereits dargestellten Ergebnisse zur Karbonatproduktion einige Berechnungen bzw. Abschätzungen zur Karbonatdynamik des untersuchten Riffabschnittes vorgestellt. Bei der Erstellung des Karbonatbudgets standen folgende Fragen im Vordergrund:

- Wieviel Kalziumkarbonat steuern die zooxanthellaten Steinkorallen zum Riffwachstum bei?
- In welchen Bereichen (Tiefe / Horizontale Ausdehnung) des Riffesabschnittes liegt der Schwerpunkt der Karbonatproduktion?
- Welche Bedeutung hat die Artenzusammensetzung für die Karbonatproduktion des Riffabschnittes?
- Welche Bedeutung hat der Bedeckungsgrad auf die Karbonatproduktion des Riffesabschnittes?
- Wie groß ist der theoretische vertikale Zuwachs des Riffesabschnittes?

3.4.1 Charakterisierung des Riffabschnittes:

Bei einer Hochrechnung der gemessenen Karbonatproduktionsraten der Korallen auf einen bestimmten Riffabschnitt müssen für den jeweiligen Riffabschnitt verschiedene Parameter möglichst präzise definiert werden. Der untersuchte Riffabschnitt dieser Untersuchung weist folgende Eckdaten auf (siehe auch Abschnitt 2.1 - 2.4.).

- **Breite** 1m;
- **Tiefen** und **Längenausdehnung** entsprechen dem Tiefenprofil in Abbildung 2
- Die **Bedeckung** und **Artzusammensetzung** des Riffes entspricht der in den einzelnen Tiefenstufen ermittelten Riffbedeckung (Tabelle 1). In den Tiefenbereichen, aus denen keine direkten Erhebungen der Korallenbedeckung zur Verfügung stehen, werden die bekannten Werte linear interpoliert. Für die Korallenbedeckung mit Arten, die nicht gesondert in den Wachstumsuntersuchungen erfaßt sind, werden Mittelwerte der Karbonatproduktionsraten der untersuchten Arten zu Grunde gelegt.

3.4.2 Jährliche Karbonatproduktion des untersuchten Riffabschnittes:

In Abbildung 25 und Tabelle 20 sind alle Parameter aufgelistet, die in die Berechnung der Karbonat-produktion über den gesamten Riffabschnitt eingingen.

Abschnitt A in Tabelle 19 zeigt die Karbonatproduktionsraten der verschiedenen Arten in den Tiefen 4 - 40 m. In der vorletzten Spalte wird für alle nicht untersuchten Korallenarten der Mittelwert der untersuchten Korallenarten eingesetzt. Unter **Abschnitt B** sind prozentual die Flächendeckungsanteile der untersuchten Korallenarten aufgelistet. **Abschnitt C** zeigt die sich aus der Karbonatproduktion und der Flächendeckung der einzelnen Arten ergebenden korrigierten („realen“) Karbonatproduktionsraten. Um auch die nicht direkt untersuchten Tiefenbereich in die Überlegungen mit einbeziehen zu können, werden als Näherung die korrigierten Wachstumsraten zwischen den einzelnen Tiefenstufen linear interpoliert. **Abschnitt D** zeigt die dazu benötigten Funktionsparameter.

Tabelle 19 Parameter zur Berechnung der Karbonatproduktion des untersuchten Riffabschnittes.
A. Karbonatproduktion der verschiedenen Arten in allen Tiefenstufen ohne Berücksichtigung der Deckungsanteile der Arten.
B. Flächendeckung der verschiedenen Arten in allen Tiefenstufen
C. Karbonatproduktion der verschiedenen Arten in allen Tiefenstufen korrigiert durch die relative Häufigkeit der Arten in der jeweiligen Tiefe.
D. Funktionsparameter der Linearisierung der Karbonatproduktionsraten zwischen den verschiedenen Tiefenstufen. a = Steigung, b = y-Abschnitt (Konstante).

Tiefe	*Acropora variabilis*	*Acropra squarrosa*	*Stylophora pistillata*	*Mycedium elephantotus*	*Porites solida*	*Porites lutea*	*Favites peresi*	*Goniastrea retiformis*	*Platygyra lamelina*	untersuchte Arten (Summe)	Nicht Untersuchte Arten (Mittelwert)
A. Karbonatproduktion ohne Korrektur durch die reale Riffbedeckung [kg m^{-2} Jahr^{-1}]											
4	14,46	13,74	15,24	-	9,54	-	*15,00*	10,96	20,41	*99,350*	*14,193*
10	8,22	6,73	13,51	4,73	-	12,71	14,37	8,73	14,64	*83,641*	*10,455*
20	4,57	6,15	6,68	4,53	-	10,89	6,25	6,85	8,78	*54,710*	*6,839*
40	2,63	1,79	3,67	4,43	-	4,02	2,91	*2,00*	*3,00*	*24,458*	*3,057*
B. Prozentualer Flächendeckungsanteil der einzelnen Korallenarten											
4	5,7%	0,4%	1,1%	-	0,7%	-	0,1%	0,1%	0,1%	*0,083*	*0,113*
10	3,7%	4,4%	3,9%	1,0%	-	2,1%	0,6%	0,6%	0,6%	*0,169*	*0,131*
20	0,9%	3,3%	2,0%	19,6%	-	2,8%	0,5%	0,5%	0,5%	*0,301*	*0,122*
40	0,1%	1,0%	0,7%	11,5%	-	1,8%	0,4%	0,4%	0,4%	*0,164*	*0,278*
C. Karbonatproduktion korrigiert mit effektiver Flächendeckung der Korallen [kg m^{-2} Jahr^{-1}]											
0	0,000	0,000	0,000	-	0,000	-	0,000	0,000	0,000	*0,000*	*0,000*
4	0,825	0,058	0,174	0,000	0,063	0,000	0,019	0,014	0,026	*8,258*	*1,609*
10	0,305	0,293	0,524	0,049	0,000	0,271	0,086	0,052	0,088	*14,157*	*1,367*
20	0,040	0,202	0,136	0,890	-	0,301	0,030	0,033	0,043	*16,446*	*0,832*
40	0,003	0,018	0,024	0,510	-	0,073	0,013	0,009	0,013	*4,019*	*0,849*
D. Funktionsparameter der Linearisierung zwischen den Tiefenstufen (y = a x + b)											
D. a. Steigungen (a) der einzelnen Abschnitte											
0 - 4	0,206	0,014	0,044	0,000	0,016	0,000	0,005	0,003	0,006	*2,065*	*0,402*
4 - 10	-0,087	0,039	0,058	0,008	-0,011	0,045	0,011	0,006	0,010	*0,983*	*-0,040*
10 - 20	-0,027	-0,009	-0,039	0,084	0,000	0,003	-0,006	-0,002	-0,005	*0,229*	*-0,053*
20 - 40	-0,002	-0,009	-0,006	-0,019	0,000	-0,011	-0,001	-0,001	-0,001	*-0,621*	*0,001*
D. b. Y- Abschnitt (b) der einzelnen Tiefenbereiche											
0 - 4	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	*0,000*	*0,000*
4 - 10	1,172	-0,099	-0,059	-0,033	0,105	-0,181	-0,026	-0,012	-0,016	*4,326*	*1,770*
10 - 20	0,571	0,384	0,911	-0,792	0,000	0,242	0,142	0,072	0,133	*11,867*	*1,902*
20 - 40	0,077	0,387	0,248	1,270	0,000	0,529	0,048	0,057	0,072	*28,874*	*0,816*

Tabelle 20 und Abbildung 25 zeigen zusammenfassen die kalkulierten Karbonatproduktionsdaten des untersuchten Riffabschnittes in Aqaba. Die Gesamtproduktion an Kalziumkarbonat beträgt im untersuchten Riffabschnitt 310.2 kg Jahr^{-1}. Davon entfallen 62 % (191 kg Jahr^{-1}) auf den Tiefenbereich von 4m bis 16m. Da bedeutet bei den vorliegenden Riffprofil werden die 62 % der Karbonatproduktion auf 61.5 m des untersuchten Riffabschnittes (Transektlänge gesamt = 130 m) produziert (Abbildung 25).

Der Tabelle 20 ist auch zu entnehmen, wieviel die einzelnen Arten zur gesamten Karbonatproduktion beitragen. In diesen Ergebnissen sind zum einen die artspezifischen Produktionsraten der jeweiligen Tiefenstufen und zum andern die prozentuale Riffdeckungsrate der Korallenarten in den verschiedenen Tiefenbereichen berücksichtigt. Es zeigt sich, daß *Acropora variabilis* den höchsten Beitrag zum

Riffwachstum leistet. Sie wird gefolgt von *Mycedium elephantotus* und *Stylophora pistillata* sowie von *Porites lutea* und *Acropora squarrosa* mit noch kleineren Beiträgen.

Tabelle 20 Beitrag der verschiedenen untersuchten Korallenarten zur jährlichen Karbonatproduktion des gesamten Riffabschnittes, sowie das sich daraus ergebende vertikales Riffwachstum. Verteilung des Hautteils der Karbonatproduktion auf einen Tiefenbereich sowie einen horizontalen Ausdehnungsbereich des Riffes.

	Acropora variabilis	*Acropra squarrosa*	*Stylophora pistillata*	*Mycedium elephantotus*	*Porites solida*	*Porites lutea*	*Favites peresi*	*Goniastrea retiformis*	*Platygyra lamellina*	nicht untersuchte Korallen	Summe aller Korallen	vertikales Riffzuwachs. [mm] d = 2.5
Mittelwert :	0,578	0,244	0,393	0,642	0,050	0,374	0,064	0,045	0,073	**1,926**	**2,367**	**0,947**
Median :	0,398	0,226	0,264	0,284	0,051	0,372	0,051	0,045	0,068	**2,092**	**2,886**	**1,154**
Max :	1,609	0,579	1,036	1,754	0,123	0,600	0,170	0,104	0,174	**3,186**	**5,948**	**2,379**
Min :	0,004	0,006	0,017	0,000	0,000	0,000	0,002	0,001	0,003	**0,161**	**0,140**	**0,056**
Rang :	**1**	**5**	**3**	**2**	**9**	**4**	**7**	**8**	**6**			
Summe :	**44,5**	**18,8**	**30,3**	**32,8**	**2,5**	**19,1**	**5,0**	**3,5**	**5,6**	**148,3**	**310,2**	

Bereich mit den höchsten Produktionsraten	**Prozent**
Hauptproduktion : 191,1 kg m^{-2} $Jahr^{-1}$	**62%**
Streckenbereich : 44 - 105 m	**47%**
Tiefenbereich : 4 - 16 m	**29%**

Abbildung 25 zeigt, in welchen Bereichen des Transektes die höchsten Wachstumsraten erreicht werden. Es wird deutlich, daß in einem weiten Bereich des Riffabschnittes in Wassertiefen von 4-16m hohe Wachstumsraten vorherrschen.

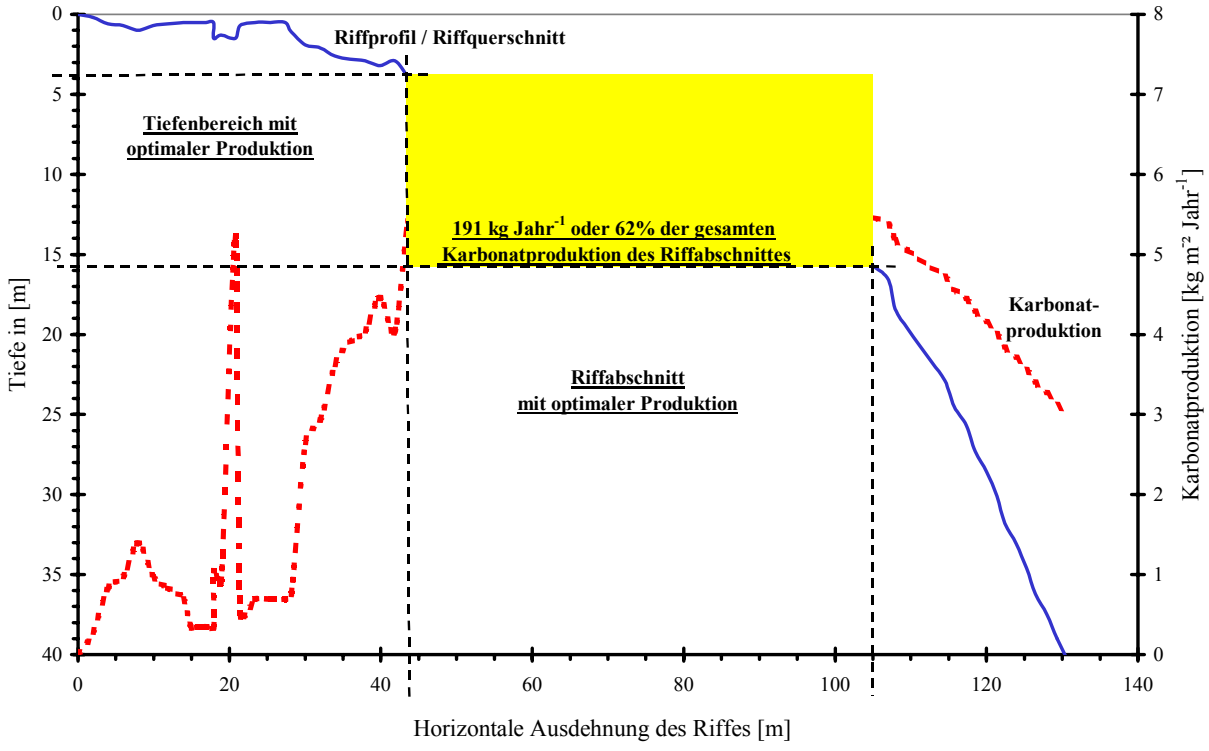


Abbildung 25 Jährliche Karbonatproduktion im untersuchten Riffabschnitt in Abhängigkeit von der Tiefe und der horizontalen Riffausdehnung.

Im Mittel werden 2.37 kg m^{-2} $Jahr^{-1}$ Kalziumkarbonat durch Korallen gebildet. Um aus den gravimetrischen Daten das Potential für vertikale Riffwachstum berechnen zu können, muß mit Hilfe der Dichte ($D_{(Korallen)}$) des gebildeten Korallenkalkes nach folgender Formel umgerechnet werden.

Formel 10 $$\frac{kg\ m^{-2}\ Jahr^{-1}}{D_{Koralle}} = mm\ Jahr^{-1}$$

Daraus ergibt sich ein theoretisches vertikales Riffwachstum von 0.95 mm $Jahr^{-1}$ bei einer Dichte des Materials von 2.5 g cm^{-3} (Tabelle 21). Setzt man eine Dichte von 1.5 g cm^{-3} ein, so erhöht sich der Zuwachs auf 1.58 mm $Jahr^{-1}$. Die Zuwachsraten können entlang des Transektes über weite Bereiche (0,05 - 3.67 mm $Jahr^{-1}$) schwanken.

In Tabelle 21 wird dargestellt, wie sich das vertikale Riffwachstum in Abhängigkeit von der Dichte des gebildeten Riffkörpers entwickelt. Es werden hier Mittelwerte des gesamte untersuchten Riffabschnittes mit Werten aus dem Bereich der maximalen Karbonatproduktionsraten (siehe Abbildung 25) vergleichend zusammengestellt.

Das vertikale Riffwachstum liegt gemittelt über den gesamten Riffabschnitt je nach Dichte des Riffkörpers zwischen 0,95 und 1,58 mm pro Jahr. Im Bereich des höchsten Riffwachstums liegen die Werte zwischen 2,20 und 3,67 mm pro Jahr. Die ermittelten Wachstumsraten würden in tausend Jahren zu einem Riffwachstum von etwa einem Meter bis maximal 3,7 Metern führen.

Tabelle 21 vertikale Riffwachstum in Abhängigkeit von der Dichte des gebildeten Riffkörpers und der Karbonatproduktion als Mittelwert des Transektes bzw. im Optimalbereich.

	Karbonatproduktion	
	Mittelwert kg m^{-2} $Jahr^{-1}$	optimaler Bereich kg m^{-2} $Jahr^{-1}$
	2,4	5,5
Dichte g cm^{-3}	vertikales Riffwachstum mm $Jahr^{-1}$	 mm $Jahr^{-1}$
1,5	1,58	3,67
1,8	1,32	3,06
2,0	1,18	2,75
2,3	1,03	2,39
2,5	0,95	2,20

Man kann nicht davon ausgehen, daß die Dichte des gebildeten Riffkörpers vergleichbar ist mit der mittleren Dichte der dort wachsenden Korallenarten. Die Dichte des Riffkörpers wir vor allem durch zwei Faktoren beeinflußt. Zum einen ist entscheidend wie stark abgestorbene Korallen zerkleinert werden und wie dicht der entstandene Korallensand und Korallenbruch im Riffkörper gelagert werden. Als zweites sind zementierende, mineralisierende und lytische Prozesse durch Kalkalgen und Mikroorganismen zu nennen, die die Dichte des bereits abgestorbenen Korallenskeletes im Riffkörper langfristig verändern.

Bei den Abschätzungen zum vertikalem Riffwachstum muß berücksichtigt werden, daß der Ort der Karbonatproduktion nicht zwangsläufig auch der Ort des Einbaus des Kalziumkarbonates im Riffkörper ist. Die Korallenskelette/Korallenbruchstücke sind einer ständigen Erosion/Umlagerung durch Wellen und Strömung unterworfen. Ferner unterliegen sie einer starken Bioerosion vor allem durch Seeigel und Fische. Der dabei entstehende Korallensand kann innerhalb des Riffes leicht verfrachte und unter entsprechenden Bedingungen an anderer Stelle im Riffkörper wieder eingebaut oder aber vollständig aus dem Riff ausgelagert werden. Aus diesem Grund ist auch das Gesamtvolumen des im Riffkörper produzierten Karbonats von Bedeutung. Die in einem Jahr produzierten 310 kg des gesamten Riff-abschnitt entsprechen je nach Dichte der gebildeten Korallenskelette einem Gesamtvolumen von 0,47 bis 0,77 m^{-3}.

4 Diskussion:

Das folgende Kapitel gliedert sich in drei Teile:

1. Im ersten Teil sollen die untersuchten Faktoren (heterotrophes Nahrungsangebot, Licht und Temperatur) hinsichtlich ihrer Bedeutung für die Steuerung der Karbonatproduktion erörtert und gewichtet werden.
2. Im zweiten Abschnitt wird überprüft, ob ein direkter Zusammenhang zwischen der Karbonatproduktion und der Stoffwechselaktivität / Photosyntheseleistung der Zooxanthellen besteht.
3. Im dritten Teil werden die Ergebnisse hinsichtlich ihrer Bedeutung für den Karbonateintrag und den Bestand des Ökosystems Riff bewertet.

Vor der Erörterung der Punkte 1 – 3 werden die Vor- und Nachteile der verschiedenen Methoden zur Messung der Karbonatproduktion diskutiert.

4.1 Welche Methode für welche Fragestellung

Zur Bestimmung der Karbonatproduktionsraten wurden drei Methoden eingesetzt: Erstens die Schwimmendgewichtsmethode, zweitens Alizarinmarkierungen und drittens ^{14}C-Markierungen.

Für die Ermittlung der Karbonatproduktion von Korallen mittels der Schwimmendgewichtsmethode sprechen folgende Vorteile:

- Die Karbonatproduktion läßt sich sehr präzise durch die direkte Messung der Massenzuwächse ermitteln.
- Es ist möglich, an einer Kolonie über längere Zeiträume Meßreihen durchzuführen. Dies erlaubt die Darstellung jahreszeitlicher Änderungen der Wachstumsraten an einzelnen Kolonien.

Vergleiche der Karbonatproduktionsraten verschiedener Arten bzw. Kolonien der gleichen Art sind nur möglich, wenn sie eine gemeinsame Bezugsgröße haben. Hierbei bietet sich die Kolonieoberfläche als Bezugsgröße an. Relative Zuwachsraten (z.B. Prozent Zuwachs pro Zeiteinheit oder relatives Wachstum als Zuwachs pro Startgewicht wie bei Vago et al. (1997)) eignen sich nur unter bestimmten Bedingungen. Die Kolonien müssen zu Beginn der Messung annähernd das gleiche Ausgangsgewicht aufweisen, da der prozentuale (relative) Massenzuwachs mit zunehmender Größe der Kolonie sinkt. Der Vergleich relativer Werte innerhalb einer Art zwischen verschiedenen Tiefenstufen ist nicht legitim, da gezeigt werden konnte, daß sich mehrere Faktoren tiefenabhängig ändern. So ändert sich zum einen das Verhältnis von Kolonieoberfläche zur Projektionsfläche der Kolonie im Riff (Tabelle 11), zum andern ändert sich bei den ästigen Arten die Verzweigungshäufigkeit und der Durchmesser der Äste. In der Literatur wurde die tiefenabhängige Änderung der Morphologie innerhalb der gleichen Korallenart schon häufig beschrieben (Sohn, 1977; McCloskey, 1984; Gattuso, 1987). Auf Grund dieser tiefenabhängigen morphologischen Änderung der Koloniewuchsform dürfen keine relativen (prozentualen) Karbonatproduktionsraten gleicher Arten aus verschiedenen Tiefen miteinander verglichen werden.

Vergleichbare Karbonatproduktionsraten erhält man nur, wenn die aktuelle Kalzifizierung auf die Gewebe / Kolonieoberfläche und zwar auf die effektiv produzierende Fläche umgerechnet wird. Davon

ausgehend, daß das gesamte Korallengewebe, welches das Skelett umgibt, für die Karbonatproduktion verantwortlich ist und daß die Lichteinstrahlung, die auf die Oberfläche einwirkt, in einem Zusammenhang mit dem Wachstum (Karbonatproduktion) steht (Rinkevich, 1984; Erez, 1977; Gattuso, 1985), bietet sich die Oberfläche des Gewebes als Bezugsgröße an.

In dieser Arbeit wurde die gesamte Oberfläche des Korallenskelettes (der Kolonie) als karbonat-produzierende Fläche (Gewebefläche) eingesetzt. Es zeigt sich jedoch, daß diese Bezugsgröße auch nicht ohne weiteres als ideal angesehen werden kann. Wie in Tabelle 13 dargestellt, ist die Karbonatproduktion nicht über die gesamte Kolonieoberfläche gleichmäßig verteilt. Sie kann sich vielmehr in Abhängigkeit von der Lokalisation des karbonatproduzierenden Gewebes innerhalb der Kolonie auf ca. 30 % der maximalen Produktionsrate reduzieren. In manchen Fällen ist in Teilbereichen der Kolonien eine Karbonatproduktion nich mehr nachweisbar. Bezieht man also die Karbonatproduktion einer Kolonie auf ihre Gesamtoberfläche, so erhält man eine Karbonatproduktionsrate, die einem Mittelwert über die gesamte Kolonieoberfläche entspricht.

Darüber hinaus erschweren die unterschiedlichen Wachstumstypen der Korallen die Vergleichbarkeit der oberflächenbezogenen Ergebnisse. Die Diskrepanz wird deutlich beim Vergleich der Ergebnisse der linearen und der gravimetrischen Karbonatproduktionsmessungen (Tabelle 16). In beiden Fällen ist die Bezugsgröße die Gewebeoberfläche. In den linearen Zuwachs geht allerdings nur die Fläche ein, die auch effektiv an der Produktion des Karbonats beteiligt war. Bei den gravimetrischen Messungen geht die gesamte lebende Kolonieoberfläche in die Ergebnisse ein. Anhand der Verhältnisse der flächenbezogenen Ergebnisse der beiden Untersuchungsmethoden lassen sich drei verschiedene Korallentypen darstellen, die sich hinsichtlich der Art und Weise, wie sie die Karbonatproduktion innerhalb der Kolonie verteilen, unterscheiden:

1. Bei den **massiven Arten** (z.B. *Porites lutea, Porites solida*) kommt es annähernd zu einer gleichmäßigen Karbonatproduktion auf der gesamten Korallenoberfläche im Vergleich zur effektiv produzierenden Oberfläche. Das heißt, die Kolonieoberfläche ist annähernd identisch mit der karbonatproduzierenden Fläche.
2. Bei den **foliosen Arten** (z.B. *Mycedium elephantotus*) wird das Kalziumkarbonat nahezu nur im peripherem „Blattrand“ abgeschieden. Die spätere Verdickung des Blattes ist vergleichsweise gering.
3. Bei den **ästigen Arten** (z.B. *Stylophora pistillata*) erfolgt die Karbonatproduktion fast nur im Bereich der Astspitzen. Auch hier ist die spätere sekundäre Verdickung der unteren Astabschnitte vergleichs-weise gering.

Für die massiven Korallen ergibt sich ein Verhältnis der Kalk produzierenden Fläche zur Gesamtfläche von 1 : 1,2. Also entspricht die karbonatproduzierende Fläche annähernd der Gesamtoberfläche der Kolonien. Der Unterschied von 0,2 rührt daher, daß im basalen Bereich der Kolonien kein oder kaum Kalk gebildet wird (Tabelle 13, Abbildung 18).

Es zeigt sich im Fall der foliosen und ästigen Korallen, daß die Skelettoberfläche im Vergleich zur karbonatproduzierenden Fläche deutlich größer ist. Bei den ästigen Arten um den Faktor ca. 3,4 und bei

Mycedium elephantotus (foliose Art) um den Faktor 12. Bei diesen Arten erfolgt der Hauptteil der Karbonatdeposition nur in bestimmten Skelettzonen (Wachstumszonen), deren Fläche vergleichsweise klein im Verhältnis zur Gesamtoberfläche ist. Zusätzlich ändert sich dieses Verhältnis auch noch mit dem Alter der Kolonie. Je älter (größer) eine Kolonie ist, desto ungünstiger wird das Verhältnis karbonatproduzierender Oberfläche zur Gesamtoberfläche.

In der folgenden Diskussion werden die Karbonatproduktionsraten bezogen auf die Riffdeckungsfläche (Fläche, die die Kolonie in senkrechter Projektion innerhalb des Riffes einnimmt) oder die Koloniefläche dargestellt. Diese Bezugsgrößen sind vor allem für Betrachtung der Karbonatproduktion im gesamten Riff relevant. Es darf jedoch nicht vergessen werden, daß die physiologische Leistungsfähigkeit des karbonatproduzierenden Gewebes nur dann beurteilt und verglichen werden kann, wenn die Karbonatproduktion bezogen auf die effektiv produzierende Fläche dargestellt wird. Es ergibt sich daraus, daß die Karbonatproduktion bezogen auf die produzierende Fläche von *Mycedium elphanthous* (3,9 g cm^{-2} $Jahr^{-1}$) mit Abstand die höchste ist. Ihr folgen *Stylophora pistillata* (1,1 g cm^{-2} $Jahr^{-1}$) und die *Acropora*-Arten (0,9 g cm^{-2} $Jahr^{-1}$). Die niedrigsten Karbonatproduktionsraten weisen die Porites-Arten (0,5 g cm^{-2} $Jahr^{-1}$), *Platygyra lamellina* (0,7 g cm^{-2} $Jahr^{-1}$) und *Goniastrea retiformis* (0,4 g cm^{-2} $Jahr^{-1}$) auf.

Zusammenfassend kann man sagen, daß sich die Schwimmendgewichtsmethode gut zur wiederholten Messung der Karbonatproduktion an dem selben Objekt über längere Wachstumszeiträume bei kurzen Meßintervallen eignet. Da auch kleinste Zuwächse (im mg Bereich) meßbar sind, eignet sich diese Methode besonders für die Untersuchung des Einflusses von Umweltfaktoren auf die Karbonatproduktion. Dies gilt besonders, wenn der effektive Karbonateintrag (Massenzuwachs) in das Riff, im Rahmen der Bestimmung von Karbonatbilanzen ganzer Riffabschnitte, ermittelt werden soll.

Wird die Schwimmendgewichtsmethode für artvergleichende physiologische Untersuchungen eingesetzt, müssen die zu untersuchenden Korallenkolonien entsprechend vorbereitet und ausgewählt werden. Im Idealfall sollte die gesamte Oberfläche des Objektes eine möglichst gleichmäßige Karbonatproduktion aufweisen.

Bei den Markierungsversuchen kann die Fläche, auf der das Karbonat abgeschieden wurde, dargestellt und vermessen werden. Ist die Dichte des gebildeten Karbonats bekannt, so können die Zuwachsraten (Masse / Zeit) auf die Größe der produzierenden Fläche bezogen werden. Als nachteilig erweist sich insbesondere bei den Alizarinfärbungen, daß nur über größere Zeiträume gemessen werden kann und daß die Messungen für die gesamte Kolonie (massive Arten) oder für Teile der Kolonie (foliosen u. ästigen Arten) letal sind.

4.2 Karbonatproduktion

Bei der Betrachtung der Karbonatproduktionsraten der verschiedenen Arten zeichnen sich zwei Ergebnisse ab:

1. Die Karbonatproduktion ist tiefenabhängig (lineare Zuwächse Tabelle 12, gravimetrische Messung (Tabelle 15)
2. Die Karbonatproduktion unterliegt einer ausgeprägten jahreszeitlichen Rhythmik (Tabelle 15, Abbildung 21, Abbildung 22).

Tabelle 12 zeigt die jährlichen linearen Zuwächse in Abhängigkeit von Art und Tiefe für die beiden Markierungsmethoden im Vergleich. Auffällig ist hier, daß die Werte der ^{14}C-Markierung im allgemeinen etwas niedriger liegen als jene der Alizarinmarkierungen. Es ist vorstellbar, daß sich das Alizarin auch noch in tieferen Skelettschichten an das Karbonat gebunden hat und so eine breite Bande ausbildete. Es ist in jedem Fall so, daß die Bande der ^{14}C-Markierung schärfer ist als die der Alizarinmarkierung.

Es wurde von Dodge et al. (1984) gezeigt, daß Alizarinmarkierungen zu einer kurzzeitig reduzierten Karbonatproduktion führen. Dieser Effekt nimmt jedoch schon nach einigen Tagen ab, so daß dieser Einfluß bei Messungen über längere Zeiträume (> 1 Jahr) vergleichsweise klein sein sollte.

Bei *Stylophora pistillata* und *Acropora variabilis* ist die Abnahme des linearen Wachstums (Tabelle 12) mit der Tiefe sehr gleichmäßig. Auffällig ist, daß bei *A. squarrosa* das lineare Wachstum von 20 auf 40 m Tiefe sehr stark sinkt. *Acropora squarrosa* ist unter den Bedingungen in 40 m Tiefe nicht mehr ein so effektiver Karbonatproduzent wie *S. pistillata* oder *A. variabilis*. Bei *Mycedium elephantotus* wird das maximale Längenwachstum in 20 m Tiefe erreicht. Daß *M. elephantotus* in diesem Tiefenbereich sehr erfolgreich ist, zeigt sich an der hohen Lebendbedeckung des Riffes durch *M. elephantotus* in Tiefen zwischen 20 und 40 m (Tabelle 6).

Wie schon beim Methodenvergleich beschrieben, muß berücksichtigt werden, daß die Zuwachsraten innerhalb einer Kolonie um bis zu 70 % differieren können (Tabelle 13), abhängig davon in welchem Bereich der Kolonie die Karbonatproduktion gemessen wurde. Neben den veränderten linearen Zuwächsen in Abhängigkeit von der Lage innerhalb der Kolonie zeigt sich bei den ästigen Korallen auch noch eine Veränderung der Astdurchmesser in Abhängigkeit von der Tiefe. Bei *A. variabilis* beträgt der Durchmesser der Äste in 40 m Tiefe (Tabelle 14) nur noch 56 % der Astdurchmesser in 3 – 5 m Tiefe. Wie Brazeau et al. (1992) zeigten , muß bei Untersuchungen zum linearen Wachstum von ästigen Korallen auch immer der lineare Astzuwachs im Verhältnis zur Verästelung und Anzahl der neuen Astspitzen gesehen werden. Im Allgemeinen gilt nach Brazeau et al. (1992): je kleiner der lineare Zuwachs ist, um so stärker entwickelt sich der Verästelungsgrad der Koralle.

Wie schon häufig in der Literatur (Highsmith, 1979; Hudson, 1981, 1989; Klein et al., 1992) zumindest für massive Korallen beschrieben, verändert sich die optische Skelettdichte (density banding) im Jahresgang. Daraus ergibt sich, daß zu verschiedenen Jahreszeiten bei gleicher Karbonatproduktion

unterschiedlich große Skelettzuwächse erreicht werden. Diese Beobachtung ist unabhängig davon, ob die untersuchten Kolonien von äquatorialen Standorten oder aus Riffen gemäßigterer Breitengrade stammten.
Wie schon beim Methodenvergleich dargestellt wurde, kann mit den Markierungsmethoden zwar der lineare Zuwachs erfaßt werden, die effektive Netto-Karbonatproduktion wird jedoch nur indirekt und fehlerbehaftet ermittelt. Es ist darüber hinaus kaum möglich, die Wachstumsraten mit Markierungsmethoden über kürzere Zeitintervalle hin zu verfolgen. Realistische Einblicke in die sich im Jahresverlauf ändernden Netto-Karbonatproduktionsraten erlaubt vor allem die gravimetrische Erfassung der Karbonatproduktion.
Wichtig ist hierbei, daß mit dieser Methode die Netto-Karbonatproduktion der Kolonie erfaßt wird. Alle Faktoren wie Dichteschwankungen und Erosion, die bei der lebenden Koralle auf die Netto-Karbonatproduktion einwirken, werden bei der Schwimmendgewichtsbestimmung eliminiert. Als wichtigster, die Netto-Karbonatproduktion reduzierender Faktor ist die Bioerosion zu nennen. Hier sind vor allem die bohrenden Schwämme (*Cliona, Anthosigmella, Spheciospongia, Siphonodictyon*) und Weidegänger wie Echinodermen sowie Fraß durch Fische und Mollusken (*Lithophaga*) zu nennen. Von untergeordneter Bedeutung sind darüber hinaus bohrende Grünalgen (*Ostreobium cecetei*) und Pilze (*Fungi imperfecti).*
Tabelle 22 zeigt eine Zusammenfassung von Wachstums- bzw. Karbonatproduktionsdaten verschiedenster Autoren und Standorte. Ein Mehrzahl der dargestellten Untersuchungen ermittelten das Wachstum nur hinsichtlich des linearen Zuwachses des Korallenskelettes und nur in Ausnahme über die Karbonatproduktion als Massenzuwachs. In den meisten Fällen sind die effektiven Massenzuwächse auch nicht direkt, sondern über die Dichte des abgeschiedenen Materials aus linearen Messungen ermittelt worden. Außerdem ist bei vielen Veröffentlichungen nicht immer klar, auf welche Fläche (Gewebeoberfläche oder Riffdeckungsfläche) sich die Karbonatproduktionsraten beziehen. Vergleicht man die Literaturdaten mit den im Golf von Aqaba gemessenen linearen Wachstumsraten (Tabelle 12), so wird deutlich, daß die in Aqaba (29°N) ermittelten Wachstumsraten in gleichen Größenordnungen liegen wie die Ergebnisse aus weiter äquatorial gelegenen Standorten. Werte von ca. 7,5 mm Jahr^{-1}, die von Kein &Loya (1991) ebenfalls im Golf von Aqaba für *Porites lobata* ermittelt wurden, decken sich mit den hier dargestellten Ergebnissen von *Porites lutea* mit ca. 7,2 mm Jahr^{-1} im Flachwasserbereich. Auch die Ergebnisse von Highsmith (1979) für *Porites lutea* liegen mit einem Mittel von 7,6 mm Jahr^{-1} in der gleichen Größenordnung. Die Wachstumsdaten zu *Porites sp.* von Heiss (1994) aus dem gleichen Riffabschnitt in Aqaba decken sich über den gesamten untersuchten Tiefenbereich gut mit den in der vorliegenden Arbeit erhobenen Wachstumsdaten zu *Porites lutea*. Leider liegen zu den ästigen Arten dieser Untersuchung keine Vergleichswerte vor. In den meisten Fällen wurden Wachstumsmessungen (mit Markierungstechniken) an massiven Korallenarten durchgeführt.

Tabelle 22 Zusammenstellung von Literaturdaten zu Karbonatproduktions- und Wachstumsraten (lineare und gravimetrische) von Steinkorallenarten für verschiedene Standorte und Tiefenbereiche.

				Wachstum	
Untersuchung	**Art**	**Standort**	**Tiefe**	**Menge**	**Einheit**
Highsmith (1979)	*Favida pallida*	Belize (17°N)	2 - 30m	5,7 (4,1 - 7,1)	mm $Jahr^{-1}$
	Favida pallida	Belize (17°N)	3 - 30m	0,82 (0,59 - 1,32)	g cm^{-2} $Jahr^{-1}$
	Goniastrea retiformis	Belize (17°N)	5 - 17m	6,8 (4,9 - 8,5)	mm $Jahr^{-1}$
	Goniastrea retiformis	Belize (17°N)	6 - 17m	1,16 (0,83 - 1,45)	g cm^{-2} $Jahr^{-1}$
	Porites lutea	Belize (17°N)	0 - 30m	7,6 (3,5 - 11,8)	mm $Jahr^{-1}$
	Porites lutea	Belize (17°N)	1 - 30m	1,07 (0,49 - 1,66)	g cm^{-2} $Jahr^{-1}$
Hudson (1981)	*Montastrea annularis*	Florida (ca. 25°N)	Inneriff 1,5 - 4m	8,2	mm $Jahr^{-1}$
	Montastrea annularis	Florida (ca. 25°N)	Mitriff 4 - 8m	11,2	mm $Jahr^{-1}$
	Montastrea annularis	Florida (ca. 25°N)	Außenriff 2 - 12m	6,3	mm $Jahr^{-1}$
Hudson (1989)	*Montastrea annularis*	Florida (ca. 25°N)	2.5m	8,9 - 10,1	mm $Jahr^{-1}$
Hudson (1985)	*Montastrea annularis*	St. Croix (17°N)	< 12m	7 - 9	mm $Jahr^{-1}$
	Montastrea annularis	St. Croix (17°N)	> 12m < 18m	2	mm $Jahr^{-2}$
	Montastrea annularis	St. Croix (17°N)	18 - 20m	2 - 3	mm $Jahr^{-1}$
Hubbard (1985)	*Montastrea annularis*	St. Croix (17°N)	< 3m	4 -12	mm $Jahr^{-1}$
	Montastrea annularis	St. Croix (17°N)	3 -12 m	7 - 9	mm $Jahr^{-1}$
	Montastrea annularis	St. Croix (17°N)	18 - 20 m	2	mm $Jahr^{-1}$
Klein (1992)	*Porites lobata*	Read Sea (29°N)	k. A.	6,8	mm $Jahr^{-1}$
Darke (1993)	*Porites spec.*	Great Barrier Reef	3 - 5m	4,6 (3,2 - 7,8)	mm $Jahr^{-1}$
Harriott (1998)	*Acropoa formosa*	Abrolhos (29°S)	7 - 11m	52 - 79	mm $Jahr^{-1}$
Jacques (1980)	*Astrangia danae*	USA (42°N bei 27°C)	0 µEin cm^{-2} s^{-1}	0,31	g cm^{-2} $Jahr^{-1}$
	Astrangia danae	USA (42°N bei 27°C)	120 µEin cm^{-2} s^{-1}	0,40	g cm^{-2} $Jahr^{-1}$
Jacques (1980)	*Astrangia danae*	USA (42°N bei 27°C)	0 µEin cm^{-2} s^{-1}	0,30	g cm^{-2} $Jahr^{-1}$
	Astrangia danae	USA (42°N bei 27°C)	40 µEin cm^{-2} s^{-1}	0,40	g cm^{-2} $Jahr^{-1}$
	Astrangia danae	USA (42°N bei 27°C)	120 µEin cm^{-2} s^{-1}	0,41	g cm^{-2} $Jahr^{-1}$
	Astrangia danae	USA (42°N bei 27°C)	400 µEin cm^{-2} s^{-1}	0,45	g cm^{-2} $Jahr^{-1}$
Spencer Davis (1981)	*Pocillopora eydouxi*	Guam (12°N bei 28°C)	323 µEin cm^{-2} s^{-1}	0,28	g cm^{-2} $Jahr^{-1}$
Scoffin (1880)	*Montastrea annularis*	Barbados (18°N)	k. A.	1,89	g cm^{-2} $Jahr^{-2}$
	Agaricia agaricites	Barbados (18°N)	k. A.	1,11	g cm^{-2} $Jahr^{-3}$
	Porites porites	Barbados (18°N)	k. A.	3,69	g cm^{-2} $Jahr^{-4}$
	Porites astreoides	Barbados (18°N)	k. A.	0,9	g cm^{-2} $Jahr^{-5}$
	Siderastrea siderea	Barbados (18°N)	k. A.	1,01	g cm^{-2} $Jahr^{-6}$
Dodge (1974)	*Montastrea annularis*	St. Croix (17°N)	k. A.	1,23	g cm^{-2} $Jahr^{-7}$
Klein (1991)	*Porites lobata*	Read See (29°N bei 23°C)	0,5m	7,5 (5,5 - 9,5)	mm $Jahr^{-1}$
Päzold (1984)	*Porites lobata*	Philppinen (ca. 12°N)	k. A.	13	mm $Jahr^{-1}$
Buddemeier (1974)	*Porites lobata*	Eniwetok (11°N)	k. A.	11,5	mm $Jahr^{-1}$
Charachinda (1984)	*Acropoa formosa*	Thailand (10°N)	k. A.	80	mm $Jahr^{-1}$
Mayor (1924)*	*Acropoa formosa*	Samoa (13°S)	k. A.	185	mm $Jahr^{-1}$
Glynn (1973)	*Acropoa cervicornis*	Barbados (13°N)	k. A.	145	mm $Jahr^{-1}$
Gladfelter (1984)	*Acropoa cervicornis*	Virgin Islands (17°N)	k. A.	100-120	mm $Jahr^{-1}$
Lewis et al. (1968)	*Acropoa cervicornis*	Jamaica (10°N)	k. A.	100-120	mm $Jahr^{-1}$
Oliver et al. (1983)	*Acropoa formosa*	Great Barrier Reef (18°S)	k. A.	80-120	mm $Jahr^{-1}$
Simpson (1988)	*Acropoa formosa*	Dampier Archipelago (28°S)	k. A.	100-120	mm $Jahr^{-1}$
Vaughn (1915)	*Acropoa cervicornis*	Dry Tortugas (24°N)	k. A.	40	mm $Jahr^{-1}$
Shinn (1966)	*Acropoa cervicornis*	Florida (25°N)	k. A.	70-130	mm $Jahr^{-1}$
Glynn (1973)	*Acropoa cervicornis*	Bahamas (27°N)	k. A.	45	mm $Jahr^{-1}$

				Wachstum	
Untersuchung	**Art**	**Standort**	**Tiefe**	**Menge**	**Einheit**
Grossland (1981)	*Acropoa formosa*	Abrolhos (28°S)	k. A.	37-43	mm Jahr^{-1}
Marsh (1993)	*Acropora youngei*	Rottnest Island (32°S)	k. A.	69.3	mm Jahr^{-2}
Heiss (1994)	*Porites sp.*	Aqaba, Red Sea (29°30'N)	1 - 3	8,7 - 14,7	mm Jahr^{-1}
	Porites sp.	Aqaba, Red Sea (29°30'N)	8	9,3	mm Jahr^{-1}
	Porites sp.	Aqaba, Red Sea (29°30'N)	14,5	4,2	mm Jahr^{-1}
Heiss (1994)	*Porites sp.*	Aqaba, Red Sea (29°30'N)	0 - 5	8,41	mm Jahr^{-1}
			5 - 10	6,16	mm Jahr^{-1}
			10 - 20	4,57	mm Jahr^{-1}
			20 - 30	4,25	mm Jahr^{-1}
			30 - 50	2,98	mm Jahr^{-1}
	Porites sp.	Hurgada, Red Sea (27°30'N)	0 - 5	5,83	mm Jahr^{-1}
			5 - 10	9	mm Jahr^{-1}
			10 - 20	7,84	mm Jahr^{-1}
	Porites sp.	Ras Abu Ghusum, Red Sea (24°20'N)	0 - 5	8,19	mm Jahr^{-1}
			5 - 10	5,66	mm Jahr^{-1}
			10 - 20	5,81	mm Jahr^{-1}
			20 - 30	3,69	mm Jahr^{-1}
			30 - 50	2,32	mm Jahr^{-1}
		Djibouti, Red Sea (11°50'N)	0 - 5	10,81	mm Jahr^{-1}
Kuhrau (2002)	*Acropora variabilis*	Aqaba, Red Sea (29°30'N)	3 –5	1,45	g cm^{-2} Jahr^{-}
	Acropora squarrosa			1,37	g cm^{-2} Jahr^{-}
	Stylophora pistillata			1,52	g cm^{-2} Jahr^{-}
	Porites solida			0,95	g cm^{-2} Jahr^{-}
	Goniastrea retiformis			1,10	g cm^{-2} Jahr^{-}
	Platygyra lamellina			2,04	g cm^{-2} Jahr^{-}
Kuhrau (2002)	*Acropora variabilis*	Aqaba, Red Sea (29°30'N)	10	0,82	g cm^{-2} Jahr^{-}
	Acropra squarrosa			0,67	g cm^{-2} Jahr^{-}
	Stylophora pistillata			1,35	g cm^{-2} Jahr^{-}
	Mycedium elephantotus			0,47	g cm^{-2} Jahr^{-}
	Porites lutea (10-40m)			1,27	g cm^{-2} Jahr^{-}
	Favites peresi			1,44	g cm^{-2} Jahr^{-}
	Goniastrea retiformis			0,87	g cm^{-2} Jahr^{-}
	Platygyra lamellina			1,46	g cm^{-2} Jahr^{-}
Kuhrau (2002)	*Acropora variabilis*	Aqaba, Red Sea (29°30'N)	20	0,46	g cm^{-2} Jahr^{-}
	Acropra squarrosa			0,62	g cm^{-2} Jahr^{-}
	Stylophora pistillata			0,67	g cm^{-2} Jahr^{-}
	Mycedium elephantotus			0,45	g cm^{-2} Jahr^{-}
	Porites lutea (10-40m)			1,09	g cm^{-2} Jahr^{-}
	Favites peresi			0,63	g cm^{-2} Jahr^{-}
	Goniastrea retiformis			0,69	g cm^{-2} Jahr^{-}
	Platygyra lamellina			0,88	g cm^{-2} Jahr^{-}
Kuhrau (2002)	*Acropora variabilis*	Aqaba, Red Sea (29°30'N)	40	0,26	g cm^{-2} Jahr^{-}
	Acropra squarrosa			0,18	g cm^{-2} Jahr^{-}
	Stylophora pistillata			0,37	g cm^{-2} Jahr^{-}
	Mycedium elephantotus			0,44	g cm^{-2} Jahr^{-}
	Porites solida (2m)				g cm^{-2} Jahr^{-}
	Porites lutea (10-40m)			0,40	g cm^{-2} Jahr^{-}
	Favites peresi			0,29	g cm^{-2} Jahr^{-}

In Tabelle 15 sind die Produktionsraten in Abhängigkeit von der Jahreszeit bzw. von der Tiefe für die zwei verschiedenen Bezugsflächen (Projektionsfläche der Koralle im Riff und Gewebeoberfläche der Kolonie) dargestellt. Es zeigt sich hier, wie auch schon beim linearen Wachstum, daß die Karbonatproduktion kontinuierlich mit der Tiefe abnimmt. Dies gilt für alle Arten mit Ausnahme von *Stylophora pistillata,* die nicht in 2 m Tiefe, sondern erst in 10 m Tiefe ihre maximale Karbonatproduktion bezogen auf die Korallenoberfläche erreicht. Mit gravimetrischer Karbonatproduktionsmessung ist es möglich, die jahreszeitliche Veränderung der Karbonatproduktion zu erfassen (Tabelle 14, Abbildung 19). Die höchsten Wachstumsraten lagen in den Monaten Juli, August und September. Diese jahreszeitliche Abhängigkeit der Karbonatproduktionsraten läßt sich in allen Tiefenstufen beobachten. Es stellt sich nun die Frage, welche Umweltfaktoren es sind, die die tiefenabhängige bzw. die jahreszeitliche Änderung der Karbonatproduktion beeinflussen.

4.2.1 Steuerungsfaktoren der Karbonatproduktion

Im folgenden Abschnitt wird der Einfluß des partikulären, heterotrophen Nahrungsangebots, der Strahlung (Photonenangebot) und der Temperatur auf die Karbonatproduktion der Korallen diskutiert. Wenn in diesem Zusammenhang von Korrelationen gesprochen wird, so sind diese durch lineare Pearson-Korrelationen und Spearmann- Rangkorrelationen überprüft worden. Ist nichts weiteres angemerkt, so liegt die Fehlerwahrscheinlichkeit unter 0,1 % ($p \leq 0{,}001$).

4.2.1.1 Das heterotrophe Nahrungsangebot

Das heterotrophe Nahrungsangebot setzt sich aus partikulärer Nahrung (POM = particulate organic material) und im Wasser gelöster organischer Substanzen (DOM = dissolved organic material) zusammen. In dieser Arbeit wurde das partikuläre Nahrungsangebot erfaßt. Das Angebot an DOM wurde in der vorliegenden Arbeit nicht berücksichtigt. Die gelösten organischen Nährstoffe decken bis zu 20 % des Energiehaushaltes der Korallen (Sorokin, 1993) und stellen damit nur einen vergleichsweise kleineren Beitrag zur Ernährung. Zum anderen kann man vermuten, daß Veränderungen des Angebotes an partikulären Material (Phytoplankton) in der Wassersäule eine parallele Änderung des Angebotes an gelösten organischen Verbindungen im Wasser zur Folge hat. Nicht zuletzt ist die technisch sehr aufwendige und teure Analytik zu nennen, die unter den Freiwasserbedingungen in Aqaba nicht durchführbar war. Das Angebot an DOM ist ohne Zweifel ein weiterer möglicher die Karbonatproduktion beeinflussender Faktor, kann jedoch in der vorliegenden Arbeit nicht berücksichtigt werden.

Wie in Abbildung 11 zu erkennen ist, zeigt der Sestongehalt des Wassers (Abbildung 11 a) keinen eindeutigen Trend im Jahresverlauf. Nach Roman (1990) setzt sich die Biomasse des Seston aus 75 % Detritus, 23 % Phytoplankton, 1 % Zooplankton und 1 % Bakterien und Protisten zusammen. Von Bedeutung für das Nahrungsangebot der Korallen sind die in dieser Biomasse enthaltenen organischen Verbindungen (Kohlenhydrate, Fette, Proteine) bzw. deren Bausteine Kohlenstoff (C), Stickstoff (N) und Phosphor (P). Der im Seston enthaltene C-, N-, und P- Gehalt weist deutliche jahreszeitliche Schwankungen auf (Abbildung 11). Die im Mai auftretende Maximalkonzentration aller drei

Komponenten ist auf eine schon im April erfolgte Phytoplanktonblüte zurückzuführen. Diese Phytoplanktonblüte im April wird auch dadurch bestätigt, daß zu dieser Zeit die höchste Chlorophyll-konzentration (Abbildung 12) im Wasser und im Seston erreicht wird. Vergleichbare Untersuchungen von Genim et al. (1995) im israelischen Westteil vom Golf von Aqaba zeigen ebenfalls im April eine maximale Chlorophyllkonzentration. Eine zweite, wie von Genim et al. (1995) beschriebene, Sommer-Herbst - Blüte konnte am Ostufer des Golf von Aqaba nicht gemessen werden. Einzig in der Abbildung 12 b ist ein leichter Anstieg des Chlorophyllgehaltes in der Wassersäule im Oktober zu beobachten. Es ist möglich, daß diese meist nicht so stark ausgeprägte zweite Blüte nur im freien neritischen Bereich ausgeprägt ist. Die hier vorliegenden Daten ergeben sich aus Wasserproben, die einen Meter über dem Riffkörper in den jeweiligen Beprobungstiefen (3, 10, 20 und 40 m) entnommen wurden. Es ist zu erwarten, daß in diesem Bereich die Sestonzusammensetzung stark durch die „Filtrierleistung" des Riffes beeinflußt wird Wie die Zusammensetzung des Planktons, im besonderen des Zooplanktons durch den Riffkörper, beeinflußt wird zeigte Roman (1990) am Davis Reef (Australien). Es kommt hierbei auf der Passage des Wassers vom Vorriff bis zur Lagune zu einer Reduktion der zooplanktischen Biomasse um 50 %. In Aqaba ist die Situation anders: hier ist keine durch die Gezeiten gesteuerte kontinuierliche Wasserbewegung vom Vorriff bis in die Lagune und zurück zu beobachten. In Aqaba bewegt sich das Wasser der Wellendynamik bzw. der Strömung folgend über dem Riffkörper. Es ist jedoch auch hier vorstellbar, daß die Filtrierleistung des Riffes das Planktonaufkommen in der Wassersäule in unmittelbarer Nähe zum Riffkörper reduziert, im Vergleich zum Planktonaufkommen weiter entfernt in der rein neritischen Wassersäule. Untersuchungen verschiedenster Autoren zeigten, daß die Planktonkonzentration in der Wassersäule stark durch Schwankungen im Tagesgang gekennzeichnet ist. Besonders die Konzentration an Zooplankton ändert sich deutlich durch die Vertikalwanderungen des sogenannten Demersalplanktons während der Nachtstunden. Der tageszeitlichen Rhythmik des Plankton-angebotes wurde in dieser Arbeit in der Form Rechnung getragen, daß alle Probenentnahmen zur gleichen Tageszeit erfolgten. Es darf angenommen werden, daß Konzentrationsänderungen der dabei erfaßten Planktonkomponenten vergleichbare jahreszeitliche Schwankungen aufweisen, wie die Plankton-komponenten, die nur zu anderen Tageszeiten in der Wassersäle vorzufinden sind.

In Aqaba kommt es nach der Blüte des Phytoplanktons etwas zeitversetzt zu einer Vermehrung des Zooplanktons. Dies ist erkennbar am sinkenden Chlorophyllgehalt des Sestons, während gleichzeitig der Anteil der Biomasse (C, N, P) noch zunimmt. Das Phytoplankton und somit die Chlorophyllkonzentration erreicht ein Maximum im April, während erst im Mai die Biomasse den Maximalwerte erreicht. Es ist zu vermuten, daß der Mai für die Nährstoffgewinnung der Korallen von größerer Bedeutung ist, da das Zooplankton im Vergleich zu Phytoplankton eine höherwertige Nahrungsquelle darstellt. Fabricius (1995) versuchte zu zeigen, daß ein Großteil des Nährstoffbedarfes von *Dendronephthya hemprichi* durch Phytolankton gedeckt werden könne. Die Revision dieser Ergebnisse zeigte jedoch, daß der Beitrag des Phytoplanktons zur Ernährung der Korallen nur eine untergeordnete Rolle spielen kann.

Auch bei dem untersuchten Sediment zeigt sich eine Erhöhung der Biomasse (C, N, P), während das Gesamtsedimentaufkommen inklusive der anorganischen Komponenten im Jahresgang keinen einheitlichen Trend aufwies (Abbildung 14). Im Gegensatz zum Seston nimmt die Gesamtmenge an Sediment mit der Tiefe ab. In 3 - 5 m Tiefe ist die Sedimentationsrate mit 2200 µg cm^{-2} d^{-1} etwa 3 - 5 mal größer als in den anderen Tiefen. In 10 m Tiefe (638 µg cm^{-2} d^{-1}) ist sie immer noch deutlich höher als in 20 und 40 m (386 u. 437 µg cm^{-2} d^{-1}) Tiefe. In 20 m Tiefe liegt die Sedimentationsrate unter der von 40 m Tiefe. Das erhöhte Sedimentangebot in flachem Wasser (trotz der kleineren darüber liegenden Wassersäule) ist durch Resuspension von bereits absedimentiertem Material in der Wassersäule zu erklären. Dies geschieht im Flachwasserbereich durch den Einfluß der orbitalen Wellenbewegungen des Wassers wesentlich stärker als in tieferen Riffabschnitten (Roberts et al., 1977; Roberts & Suhayda, 1983). Dieser Effekt ist auch im September (Abbildung 13) zu beobachten, wo durch Stürme vor allem die Sedimentation in den Tiefen 3 - 5 m gesteigert wurde. Zusätzlich konnte im Flachwasserbereich (< 10 m) eine wesentlich höhere Abundanz von Skariden (Papageifische) beobachtet werden, wie sie von Bruggemann (1995) auch für die Karibik beschrieben wurde. Darüber hinaus zeigte Kroll (1995) in Aqaba, daß die Beweidung der Korallen durch *Diadema spestosum* (Seeigel) deutlich mit der Tiefe sinkt. Beide Faktoren führen zu einer Erhöhung der Sedimentationsrate, wobei die Skariden- Fäzes unmittelbar in die Sedimentfalle gelangen konnten, da sie direkt in die Wassersäule abgegeben werden. Insgesamt nimmt die Schwankungsbreite der Sedimentation im Jahresgang mit zunehmender Tiefe ab. Es zeigten sich in 20 und 40 m Tiefe kaum noch jahreszeitliche Schwankungen in der Sedimentation.

Betrachtet man den Biomassegehalt des Sedimentes (Abbildung 13), so wird deutlich, daß die Anteile von Kohlenstoff und Phosphor mit dem Gesamtsedimentaufkommen korrelieren. Für den Stickstoffgehalt erkennt man ein Maximum im Mai, welches auf die Phytoplanktonblüte im April - Mai zurückzuführen ist. Deutlicher wird das Bild bei der Betrachtung des prozentualen Anteils (Abbildung 14) von Kohlenstoff und Phosphor im Sediment. Hier zeigt sich für Kohlenstoff und Phosphor, wie beim Seston, im Mai ein Maximum.

Daß sich jedoch der beim Seston dargestellte jahreszeitliche Verlauf der Biomassekonzentration im Sediment nicht genau so ausgeprägt wiederfinden läßt, hängt mit mehreren Faktoren zusammen. Der Anteil von totem organischen Material (Detritus) des Sestons, der im Begriff ist, zu sedimentieren, wird schon während der Sedimentationsphase ständigen Abbauprozessen bzw. auch Fraß unterworfen. Bei den Sedimentproben ist rein optisch deutlich zu erkennen, daß im Vergleich zum Seston der Anteil an Fäzes d.h. von bereits ein oder mehrfach verdautem Material, deutlich höher ist. Die Sedimentfallen wurden eine Woche (in einigen Fällen 3 – 4 Tage) exponiert. In dieser Zeit wirken mikrobiologische Abbauprozesse auf das Sediment ein. Die Daten des Kohlenstoff-, Stickstoff- und Phosphorgehaltes sind also Mittelwerte für Sedimente nach einem Zersetzungszeitraum von 1 - 7 Tagen. Man kann also davon ausgehen, daß die schwer abbaubaren, also die für die Ernährung weniger geeigneten Komponenten des Sediments überbewertet werden, da sie sich im Verhältnis zu den leicht abbaubaren Komponenten in den Sedimentfallen anreichern. Zusätzlich spielt in 5 m und 10 m Tiefe der oben beschriebene

Resuspendierungs-Prozeß noch eine Rolle, da hierbei vermutlich überwiegend mineralische oder sehr schwer abbaubare organische Materialien in die Fallen gelangen.

Das organische Angebot im Sediment ist insgesamt niedriger als im Seston. Darüber hinaus sprechen die oben genannten Gründe dafür, daß sich die schwer abbaubaren organischen Komponenten des Sediments weniger für die Ernährung der heterotrophen Steinkorallen eignen als das Seston. Natürlich ist dies im Einzelfall stark von der enzymatischen Ausstattung der jeweiligen Korallenart und ihres Spezialisierungsgrades abhängig.

Von Bedeutung für den Energiehaushalt der Kolonien und damit eventuell für eine steigende Karbonatproduktion im Frühjahr könnte der Biomasseanstieg im Seston und im Sediment sein.

Vergleicht man nun saisonale Änderungen der Karbonatproduktion mit dem sich im Jahresverlauf ändernden Angebot an partikulärer heterotropher Nahrung (Biomasse) aus Seston und Sediment, so muß man von folgenden Annahmen ausgehen:

1. Die Erhöhung des heterotrophen Nahrungsangebotes (Biomasse in Seston und Sediment) im Frühjahr hat einen positiven Effekt auf die Karbonatproduktionsraten (Steigerung des Energiegehaltes des Systems).
2. Die erhöhte Sedimentation im Herbst hat durch Streß (Riegl & Branch, 1995) und Beschattungseffekte (Dies ist sehr unwahrscheinlich, da extrem niedrige Photonenflußdichten erreicht werden müßten. Nur in 40 m Tiefe wäre ein solcher Effekt denkbar.) einen negativen Einfluß auf die Karbonatproduktionsraten.

Tabelle 17 und Abbildung 23 zeigen darüber hinaus, daß das partikuläre heterotrophe Nahrungsangebot (C, N, P, Chl.) nicht mit dem Verlauf der Karbonatproduktionsraten zu korrelieren ist.

Es muß davon ausgegangen werden, daß unter den Bedingungen von Aqaba das partikuläre heterotrophe Nahrungsangebot sicherlich wichtig für die Ernährung der Korallen ist, daß es jedoch kein Faktor ist, mit dem die Saisonalität der Karbonatproduktion erklärt werden kann. Dies gilt für den gesamten untersuchten Tiefenbereich des Riffes.

4.2.1.2 Tiefe / Strahlung

Die cytosymbiontischen Algen bieten den Wirtskorallen Energie in Form niedermolekularer organischer Verbindungen; d.h. die verfügbare Strahlung kann sich über die symbiontischen Zooxanthellen maßgeblich auf das Wachstum der Korallen auswirken. Die Verfügbarkeit von Sonnenenergie spielt daher eine wichtige Rolle als möglicher Faktor für die Steuerung der Karbonatproduktion.

In der Vergangenheit wurde immer wieder die Steigerung der Kalzifizierungsraten zooxanthellater Korallen durch den Einfluß von Licht nachgewiesen. Meist stand bei diesen Untersuchungen jedoch der bathymetrische Lichtgradient (Drew 1973) oder ein verändertes Lichtangebot im Tagesgang (Chalker 1981; Spencer Davies 1991) bzw. an verschiedenen Standorten im Vordergrund und nicht wie in der vorliegenden Arbeit saisonale Änderungen der Strahlung.

Beim Vergleich der Photonenflußdichten mit den Karbonatproduktionsraten im Jahresgang (Abbildung 22) zeigt sich, daß das Photonenangebot nur teilweise mit saisonalen Änderungen der Karbonatproduktionsraten zur Deckung zu bringen ist. Hier muß man besonderes Augenmerk auf die Lage der Maxima und Minima legen. Die größte tägliche Photoneneinstrahlung herrscht im Juni (Abbildung 9). Zu diesem Zeitpunkt nehmen die Karbonatproduktionsraten aller Korallenarten noch zu. Frühestens im Juli erreicht *Acropora variabilis* ihre maximale Karbonatproduktionsrate (Abbildung 21), während die Maxima aller untersuchten Arten noch später vorliegen. Ähnlich ist auch das Bild bei den Minima. Die niedrigste tägliche Photoneneinstrahlung wird im Dezember erreicht. Die geringsten Karbonatproduktionsraten stellen sich jedoch erst im Februar ein. Das bedeutet, die Karbonat-produktionsraten lassen sich nicht direkt mit dem Lichtangebot über den Jahresverlauf hin korrelieren (Tabelle 17). Ein möglicher Grund könnte die Einlagerung von Reservestoffen sein. Das bedeutet zu Zeiten mit optimalen Lichtverhältnissen wird nicht alle Energie in die Karbonatproduktion umgesetzt, sondern in Reservestoffen gespeichert. Diese Reservestoffe stehen dann später zur Unterstützung der Karbonatproduktion zur Verfügung. Dies könnte zumindest die zeitliche Verzögerung der maximalen Karbonatproduktion im Verhältnis zum maximalen Photonenangebot erklären.

Eine weitere mögliche Erklärung liegt in der Physiologie der Korallen bzw. in der Photobiologie der Zooxanthellen, die sich ständig an sich im Jahresgang nur langsam ändernden Lichtintensitäten anpaßt. Zusätzlich sei daran erinnert, daß die Lichtintensitäten im Flachwasserbereich von 3 - 10 m über den gesamten Jahresverlauf im Sättigungsbereich der Photosynthesekapazität der Zooxanthellen (siehe Tabelle 23) liegen und somit durch ein erhöhtes Lichtangebot kein weiterer Energiegewinn für die Symbiose verbunden ist (siehe unten Stoffwechseluntersuchungen). Selbst in 20 m Tiefe wird der Sättigungsbereich nur bei drei der untersuchten Korallenarten (*A. squarrosa, A. variabilis, S. pistillata*) im Winter unterschritten (Tabelle 8, Abbildung 10). Vergleichbare Ergebnisse zeigte auch Kampmann (2002) bei entsprechenden photophysiologischen Untersuchungen einiger Korallenarten aus verschiedenen Tiefenstufen in Aqaba. Kampmann (2002) konnte für *Mycedium elephantotus* in 40 m Tiefe noch ein Photonenangebot im Sättigungsbereich der Photosynthesekapazität aufzeigen.

Tabelle 23 Vergleich der I_K-Werte und I_C-Werte (Tabelle 8) der untersuchten Korallenarten mit den verfügbaren Photonenflußdichten in den verschiedenen Tiefenstufen.

Tiefe	Photonenflußdichte bei maximaler Photosynthese $\mathbf{I_K}$ [µE m^{-2} s^{-1}]	Photonenflußdichte bei Kompensation der Respiration $\mathbf{I_C}$ [µE m^{-2} s^{-1}]	Maximale Photonenflußdichte [µE m^{-2} s^{-1}]	
			Sommer	Winter
3 - 5 m	182 - 304	50 - 81	1200	1000
10 m	129 - 209	29 - 59	450	300
20 m	63 – 155	20 - 35	200	100

Hinzu kommt, daß die Lichtsättigung des Wachstums (also der Kohlenstoffproduktion) von Phytoplankton (Zooxanthellen) meist bei 30 - 50% der Lichtsättigung der Photosynthese liegt (Lüning 1985). Es währe also falsch, die Lichtmaxima der Photosynthese auf das Wachstum bzw. die Kohlenstoffproduktion zu übertragen. Kampmann (2002) konnte zeigen, daß in den Sommermonaten die Korallenarten *A. variabilis*, *A. squarrosa*, *S. pistillata* und *M. elephantotus* in den verschiedenen Tiefenstufen (3, 10, 20 und 40 m) zwischen 80 und 120% des Kohlenstoffbedarfes der Respiration des Wirtes (CZAR) aus der Produktion der Zooxanthellen decken können. In den Wintermonaten sinkt diese Rate jedoch aufgrund der veränderten Lichtbedingungen je nach Art und Tiefe auf Werte zwischen 30 und 90 %.

Es bleibt festzuhalten, daß, wie in Tabelle 23 und Abbildung 26 dargestellt, in 3 – 10 m Tiefe die verfügbare Photonenflußdichte im gesamten Jahresgang deutlich über der Sättigung (I_K-Werte) der Photosynthese liegt. In den Tiefen 20 – 40 m liegt die verfügbare Photonenflußdichte in der gleichen Größenordnung wie die Photosynthesesättigung (I_K-Werte). In allen Tiefenstufen ist die verfügbare Photonenflußdichte immer deutlich größer als sie nötig wäre, um die Respiration der Korallen zu kompensieren (I_C-Werte).

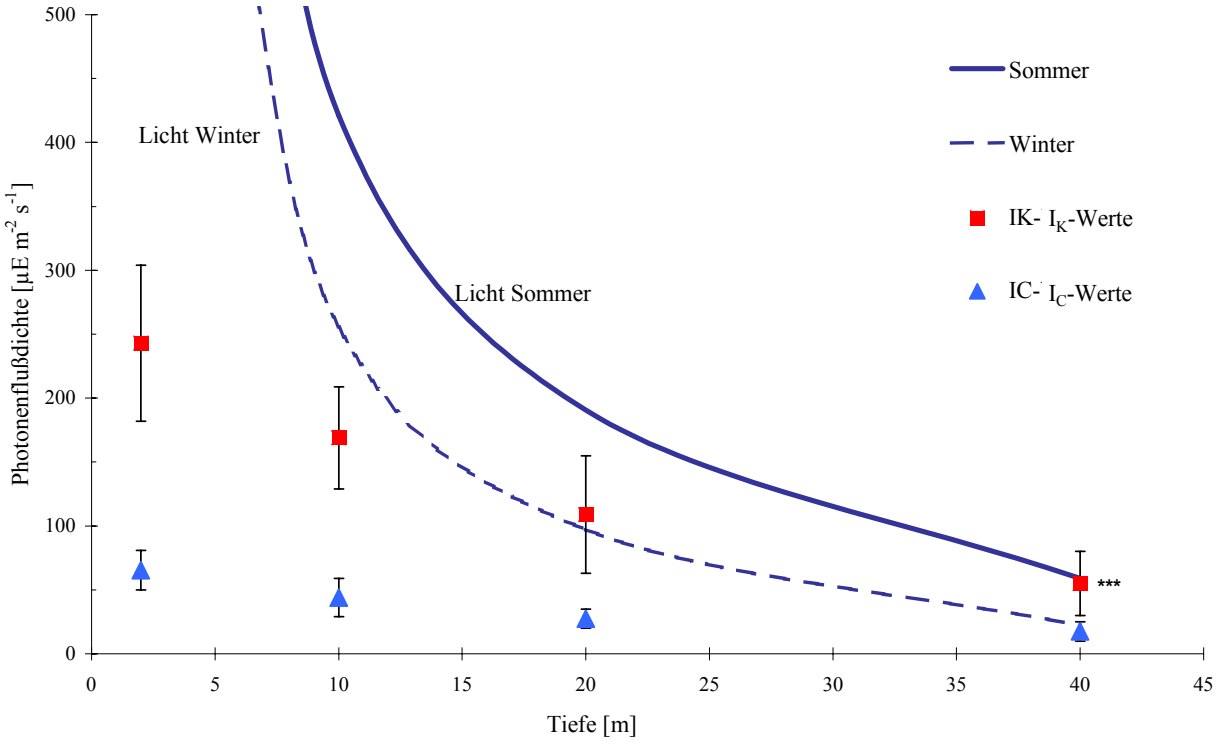


Abbildung 26 Photonenflußdichte im Sommer (——) und Winter (- - -) in Wassertiefen von 0 bis 40 m Tiefe. Vergleichend dazu die Mittelwerte I_K (■) und I_C (▲) aller untersuchter Korallenarten (Tabelle 8) in den Wassertiefen 3, 10, 20 und 40 m. Es wird in jeder Tiefenstufe auch der Streuungsbereich (Maxima und Minima) für die verschiedenen Arten angegeben. * Die Daten aus 40 m Tiefe stammen von Kampmann (2002) aus Laboruntersuchungen.

Die zu vermutende Beeinflussung jahreszeitlicher Änderungen der Karbonatproduktion sind deshalb weniger auf Änderungen der Lichtintensitäten als vielmehr auf Änderungen der Bestrahlungsdauer im Jahresgang zurückzuführen. Die sommerliche Tageslänge beträgt ca. 14 Stunden und reduziert sich um fast 30 % auf 10 Stunden im Winter (Tabelle 3). Die sommerliche Photonenflußdichte reduziert sich im Winter um ca. 22 % (Tabelle 3), ist jedoch trotzdem, wie oben beschrieben, in weiten Bereichen ausreichend für hohe Photosyntheseleistung der Zooxanthellen.

Daß eine starke Korrelation zwischen Lichtangebot und Karbonatproduktionsraten besteht, wird deutlich, wenn man die Abnahme der Karbonatproduktionsraten entlang des bathymetrischen Lichtgradienten verfolgt (Abbildung 24, S. 50).

Die Korrelation zwischen der Abnahme der Lichtintensität mit zunehmender Tiefe und die mit der Tiefe sinkenden Karbonatproduktionsraten ist sehr ausgeprägt. Zwei Aspekte sind beim Vergleich der jahreszeitlichen und bathymetrischen Änderungen der Lichtintensitäten zu bedenken. Zum einen sind die Änderungen der Photonenflußdichte im Jahresverlauf wesentlich kleiner als der Lichtgradient, über die vier Tiefenstufen bis in 40 m Tiefe. Zum anderen ändert sich im Jahresverlauf nur die Menge der Photonen, die an einem Tag für die Photosynthese zur Verfügung steht, also die Photonenquantität. Mit zunehmender Tiefe ändert sich jedoch neben der Quantität des Lichtes auch die Qualität. Das Spektrum des Lichtes verschiebt sich in den Blaubereich. Es ist jedoch nicht zu erwarten, daß die Verschiebung des Spektrums zu einer reduzierten Photosynthese führt, da die Photosynthese im blauen Lichtspektrum am effektivsten ist.

Während die Photonenflußdichte annähernd exponentiell mit der Tiefe abnimmt, sinkt die Karbonatproduktion im Gegensatz dazu linear mit der Tiefe (Abbildung 23). Trägt man jedoch die Karbonatproduktion (Abbildung 24) gegen die in den verschiedenen Tiefenstufen herrschenden Photonenflußdichten auf, so erhält man eine exponentielle Sättigungskinetik, die der Photosynthesekinetik sehr ähnlich ist. Bei Photonenflußdichten > 600 $\mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$ im Sättigungsbereich ändert sich das Wachstum nicht mit der Photonenflußdichte. Bei Photonenflußdichten > 250 - 300 und < 600 $\mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$ steigt die Karbonatproduktion mit der Photonenflußdichte an. Im Bereich < 250 $\mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$ sind wir im linearen Teil der Funktion, in dem die Karbonatproduktion direkt proportional zur Photonenflußdichte korreliert ist. Die Steigung α der Karbonatproduktion beträgt hier 0,0175 g $Monat^{-1}$ 100 cm^{-2} $\mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$. Eine tiefenabhängige Erhöhung der Photonenflußdichte 57 $\mu E\ m^{-2}\ s^{-1}$ bedeutet eine Steigerung der Karbonatproduktion um 1 g $Monat^{-1}$ 100 cm^{-2} .

Die Abhängigkeit der Karbonatproduktionsraten von der Lichtintensität bzw. von der Photonenflußdichte ist bereits in der Vergangenheit kontrovers diskutiert worden. Es handelte sich hierbei häufig um Experimente, in denen der unmittelbare Effekt von Strahlung auf die Kalzifizierung analysiert wurde. Rinkevich und Loya (1984) weisen darauf hin, daß es durch Licht nicht direkt zu erhöhter Kalzifizierung kommt. Eine mittel- bis langfristige (Tage – Wochen) Beeinflussung durch eine Erhöhung der Photosyntheserate wird von den Autoren jedoch eingeräumt. In der Vergangenheit wurde von verschiedenen Autoren eine Korrelation zwischen der Photosyntheserate und der Karbonatproduktion dargestellt, ohne

jedoch genaue kausale Zusammenhänge benennen zu können (Goreau 1959, 1961; Vandermeulen & Muscatine 1974; Buddemeier & Kinzie 1976). Die Verknüpfung zwischen Photosynthese und Karbonatproduktion ist bis heute nicht im Detail geklärt. Chalker und Taylor (1975) konnten jedoch zeigen, daß der lichtinduzierte Teil der Kalzifizierung durch Photosyntheseblocker gehemmt werden konnte. Der Zusammenhang von Licht, Photosyntheserate und Kalzifizierung wird auch noch einmal bei der Diskussion der Ergebnisse der Stoffwechselmessungen aufgegriffen.

Zusammenfassend kann anhand der hier vorgestellten Ergebnisse von Aqaba für den Faktor Strahlung folgendes festgehalten werden:

Entlang des Tiefengradienten (3 - 40 m) sinken die Karbonatproduktionsraten mit abnehmenden Photonenflußdichten. Die Korrelation der tiefenabhängigen Photonenflußdichten und der Karbonatproduktionsraten in den jeweiligen Tiefenstufen ist sehr ausgeprägt. Keiner der anderen entlang des Tiefengradienten untersuchten Parameter zeigte vergleichbare Korrelationen mit den Karbonatproduktionsraten.

Es ist nicht auszuschließen, daß neben der Strahlung auch noch andere Faktoren entlang des bathymetrischen Gradienten die Karbonatproduktion beeinflussen. Hier sind vor allem der Druck bzw. die Partialdrücke der im Wasser gelösten Gase zu nennen. In weiterführenden Untersuchungen mit verschiedenen Druckbedingungen und bei verschiedenen Gasgemischen sowie unter konstanten Strahlungsverhältnissen könnte der Einfluß dieser Faktoren auf die Karbonatproduktion tiefergehend untersucht werden.

Die sich im Jahresgang ändernde Photonenflußdichte scheint auf Grund der schlechten Korrelation unter den Bedingungen von Aqaba für die Steuerung der Saisonalität der Karbonatproduktionsraten von untergeordneter Bedeutung zu sein.

4.2.1.3 Temperatur

Eine wichtige Einflußgröße für sämtliche stoffwechselphysiologische Prozesse ist die Temperatur. Daß die Temperatur damit einen möglichen Steuerungsfaktor der Karbonatproduktion darstellen kann, wurde von Weber & White (1974) für das jährliche Wachstum von *Platygyra sp*. dargestellt. Sie zeigten, daß das Wachstum um 0,9 mm Jahr^{-1}, bei einer Erhöhung der Temperatur um 1°C stieg, bei Temperaturen zwischen 23,9 und 29,3°C. Auch Lough & Barnes (1997) konnten am Great Barrier Reef an Poriteskolonien zeigen, daß die Karbonatproduktionsraten mit dem Jahresmittelwert der Wassertemperatur korrelierten. Bei einem Temperaturanstieg von 20 auf 21°C konnten sie eine signifikante Erhöhung der Kalzifizierung von 6,5 % nachweisen. Dies entspricht einem Q_{10} von 1,6. Auch Clausen & Roth (1975) beschreiben Q_{10} Werte zwischen 3,1 bis 7,4 für *Pocillopora damicornis*.

In der vorliegenden Arbeit stieg die Karbonatproduktion (Mittelwerte über alle Arten, Tabelle 17) in 10 m Tiefe um 55 % bei einem Temperaturanstieg von 4,5°C (21,5-26,1°C). Dies entspricht einem Q_{10} von ca. 2,2, was bedeutet, daß mit einer Erhöhung der Temperatur um 10 °C mehr als eine Verdoppelung der

Karbonatproduktion verbunden wäre. Clausen & Roth (1975) zeigten jedoch bereits, das der Q10 außerhalb des für die Korallen üblichen Temperaturbereiches deutlich abnimmt.

Der gemessene Jahresgang der Temperatur (Abbildung 7) in 10 m Tiefe deckt sich sehr gut mit den Ergebnissen von Klein et al. (1991), Genim et al. (1995) und Manasreh (1998), die Messungen an der West- und Ostküste des Golfes von Aqaba durchführten. Untersuchungen von Reiss & Hottiger (1984) an verschiedensten Meßstellen des nördlichen Roten Meeres zeigten im August maximale Wassertemperaturen (ca. 26 °C).

Die Entwicklung der Karbonatproduktionsraten in 10 m Tiefe zeigen im Jahresgang eine hoch signifikante Korrelation (Tabelle 17, Abbildung 21) zur Temperaturkurve aus 10 m Tiefe. Sowohl die Maxima als auch die Minima der Kurven (Abbildung 22) stimmen gut überein. Dies gilt sowohl für die Mittelwertkurve über alle gemessenen Arten als auch für die nicht im einzelnen dargestellten Einzelwerte der verschiedenen Arten. Man kann davon ausgehen, daß diese enge Verknüpfung der Karbonatproduktion mit der Wassertemperatur unspezifisch über die Erniedrigung der Aktivierungsenergie der verschiedenen an der Karbonatproduktion beteiligten Stoffwechselreaktionen erfolgt. Klar ist jedoch auch, daß sich dieser Effekt nur im physiologisch optimalen Temperaturbereich von ca. 20 – 28 °C (Sheppard et al; 1992) auswirkt.

Die der vorliegenden Arbeit zugrundeliegenden Temperaturmessungen im Jahresgang stammen aus 10 m Tiefe. In dieser Tiefe wurde der physiologisch günstige Temperaturbereich von ca. 20 °C – 28 °C nicht über- oder unterschritten. In Abbildung 19 ist jedoch beim Tiefenbereich 3 – 5 m zu erkennen, daß es während des letzten Temperaturanstieges in 10 m Tiefe (Juli, August) zu keiner weiteren Steigerung der Karbonatproduktionsraten in 3 - 5 m Tiefe kommt. Es ist möglich, daß in dieser Zeit die Temperaturen zumindest kurzzeitig im Flachwasserbereich das Optimum von 28 °C überschritten haben. Dieser Temperaturstreß könnte eine reduzierte Karbonatproduktion zur Folge haben.

Denkbar wäre auch ein erhöhter Streßfaktor durch Sonneneinstrahlung. Dies ist jedoch im Vergleich zum Temperaturstreß unwahrscheinlicher, da im August bereits sowohl die maximale Photonenflußdichte als auch die tägliche Bestrahlungsdauer wieder abnehmen. Das Maximum für Sonneneinstrahlung läge hier im Juni und dann sollte zu dieser Zeit auch eine entsprechende Streßreaktion erwartet werden und nicht ca. 4 – 8 Wochen später.

Die Bedeutung von hohen Temperaturen als möglicher Streßfaktor zeigt das temperaturinduzierte „bleaching“ von Korallen. Dabei gilt als Faustregel (Brown 1996) daß, je stärker die einwirkende Temperatur vom üblichen jahreszeitlichen Durchschnitt abweicht, desto kürzer kann der Wirkzeitraum sein durch den ein Bleachingereignis (Streß) ausgelöst werden kann. Clausen & Roth (1975) zeigten, daß überhöhte Temperaturen zu einer reduzierten Kalzifizierung führten. Wie hoch die Temperatur sein muß, ab der die Kalzifizierung beeinträchtigt wird, ist stark von der durchschnittlichen Umgebungstemperatur der Koralle abhängig.

Da nicht in allen Tiefenstufen gleichzeitig Langezeittemperaturmessungen durchgeführt werden konnten, stehen keine eigenen Temperaturmessungen im Jahresgang für die Tiefenbereiche 5, 20 und 40 m vor.

Daher ist es in diesen Tiefenbereichen nicht möglich, eine Korrelation zwischen der Karbonatproduktion und der in der jeweiligen Tiefe vorherrschenden Temperatur zu untersuchen.

Daß es im Golf von Aqaba auch in Tiefen jenseits der 10 m Tiefe zu ausgeprägten saisonalen Temperaturänderungen kommt, wurde von Genim et al. (1995) beschrieben. Klinker et al. (1976) und Kimor (1977) zeigten, daß in dem Tiefenbereich von 10 - 40 m Tiefe nur schwach ausgeprägte Temperaturgradienten mit zunehmender Tiefe (10 m = 27,9 °C und 40 m = 28,2 °C) zu beobachten sind. Levanon-Spanier et al. (1979) beschrieben eine Differenz des Temperaturmittelwertes über 20 Monate zwischen 0 und 200 m von 2 °C (0 m 23,6 °C, 200 m 21,6 °C). Die Amplitude der Temperaturschwankungen umfaßte jedoch in diesem Bereich ca. 5 °C (20,7 °C in 200 m bis 26,0 °C in 0 m Tiefe). Dies zeigt, daß auch in 200 m Tiefe noch eine saisonale Schwankung der Wassertemperatur zu beobachten ist. Am deutlichsten werden die jahreszeitlichen Temperaturschwankungen in Tiefen jenseits von 10 m in Abbildung 27. Die hier dargestellten Daten stammen aus einer Arbeit von Manasrh (1998), in der der saisonale Temperaturverlauf in Tiefen von 0 bis 400 m Tiefe im Golf von Aqaba untersucht wurde. Es zeigt sich in dieser Untersuchung, daß im Jahr (1997 – 1998) die Temperaturen schneller ansteigen und schon zwischen Juli und August ihr Maximum erreichen. Deutlich wird hier jedoch, daß zumindest in den Tiefenbereichen von 0 – 40 m jahreszeitliche Temperaturschwankungen zu beobachten sind. Einzig die Amplitude der Temperaturschwankungen sinkt um ca. 1°C von 4,5°C in 10 m Tiefe auf 3,7°C in 40 m Tiefe.

Ausgehend von den oben beschriebenen Untersuchungen kann man davon ausgehen, daß auch bei der hier vorliegenden Untersuchung jahreszeitliche Temperaturschwankungen in den Tiefenstufen von 20 und 40 m vorherrschten.

Es ist des weiteren davon auszugehen, daß die Amplitude der saisonalen Temperaturänderungen von 10 auf 40 m Tiefe um ca. 1 °C sinkt, wobei die Temperaturkurve im Jahresgang in allen Tiefenstufen annähernd parallel verläuft (siehe Abbildung 27). Die Amplitude ($\triangle$ T) der jahreszeitlichen Temperatur-schwankungen wird damit in 40 m Tiefe noch 3,5 °C betragen. Ausgehend von diesen Rahmen-bedingungen kann man die Karbonatproduktionsdaten aus 5, 20 und 40 m Tiefe in guter Näherung mit den Temperaturdaten in 10 m Tiefe korrelieren (siehe Abbildung 23 u.Tabelle 17, S. 46).

In 20 m Tiefe und allen flacheren Tiefenstufen liegt die maximale Karbonatproduktion im August, dem Monat der höchsten Wassertemperatur. Erst bei einer Tiefe von 40 m verschiebt sich die maximale Karbonatproduktionsrate in den September (Abbildung 19). Eine etwas spätere Erwärmung des Wassers in 40 m Tiefe könnte das etwas verzögerte Erreichen der maximalen Karbonatproduktion in 40 m Tiefe erklären.

Um in Zukunft die Bedeutung der Wassertemperatur für die Karbonatproduktion erfassen zu können, müßte die Temperatur über den gesamten Tiefenbereich in einem möglichst engen Raster erfaßt werden. Zusätzlich sollten Versuche durchgeführt werden, bei denen auf Korallen der gleichen Art oder sogar auf Klone einer Kolonie unter sonst konstanten Bedingungen verschiedene Temperaturen einwirken.

Die hier beschriebene Korrelation der Karbonatproduktionsschwankungen im Jahresgang mit jahreszeitlichen Änderungen der Wassertemperatur wurde von Vago et al. (1997) in Eilat über den gleichen Untersuchungszeitraum an den Arten *Acropora variabilis*, *Stylophora pistillata* und *Millepora dichotoma* in 4 m Tiefe beobachtet. Bei Vago et al. (1997) wird die maximale Wachstumsrate sogar erst im Oktober, nach dem Temperaturmaximum, beobachtet. Es ist zu vermuten, daß es zu diesen Abweichungen kommt, da ein zu großes Zeitintervall zwischen den Messungen (50 - 100 Tage) der Wachstumsraten gewählt wurde. Es ist dadurch nicht möglich, den Zeitraum der maximalen Wachstumsraten genauer zu terminieren. Grundsätzlich decken sich jedoch die hier dargestellten Ergebnisse mit den Untersuchungen von Vago et al. (1997) bezüglich der Temperaturmessungen und der Korrelation von Wassertemperaturen mit jahreszeitlichen Schwankungen der Karbonatproduktionsraten.

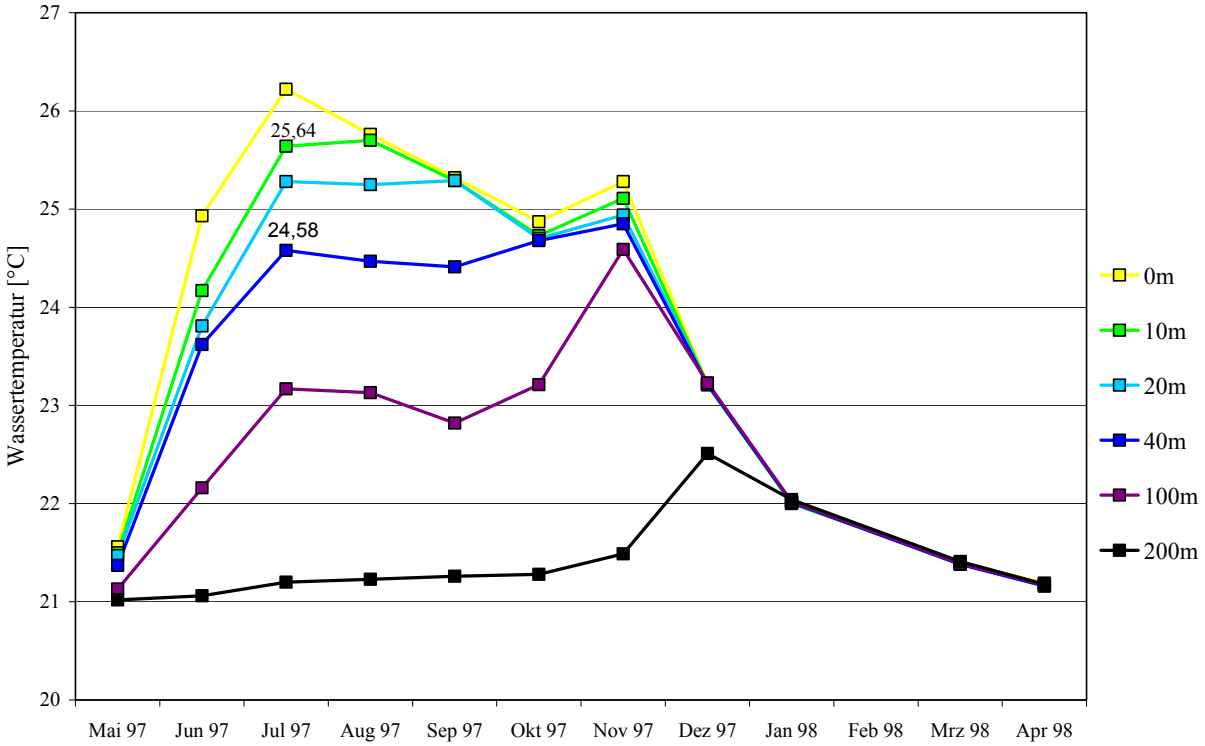


Abbildung 27 Jahresgang der Wassertemperaturen in verschiedenen Tiefenstufen (0, 10, 20, 40, 100, 200 m) von Mai 1997 bis April 1998 im Golf von Aqaba (Manasreh 1998).

4.2.1.4 Zusammenfassende Bewertung / Gewichtung der Steuerungsfaktoren

Saisonale Änderungen im Angebot an heterotropher partikulärer Nahrung (Biomasse) scheinen unter den Bedingungen von Aqaba für den Energiehaushalt der untersuchten Korallen kaum Auswirkungen zu haben, da sich die Änderungen des POM-Angebotes nicht in den Karbonatproduktionsraten niederschlagen. Das Biomasseangebot spielt damit in Aqaba keine maßgebliche Rolle bei der Steuerung der jahreszeitlichen Änderungen der Karbonatproduktionsraten. Es kann jedoch in keiner Weise eine Aussage darüber getroffen werden, in wie weit sich das heterotrophe Nahrungsangebot auf andere Leistungen der Koralle, wie Grundstoffwechsel, Biomasseproduktion oder Gametenproduktion (Reproduktion), auswirkt.

Während Strahlung in bathymetrischer Abhängigkeit einen deutlichen Einfluß auf die Karbonatproduktionsraten der Korallen ausübt, zeigt sie mit ihren jahreszeitlichen (saisonalen) Schwankungen nur eine untergeordnete Kontrollfunktion für das Korallenwachstum. Die Änderungen der Strahlung (Photonenflußdichte) entlang des bathymetrischen Gradienten sind deutlich größer (1200 -20 µE m^{-2} s^{-1}) als die saisonalen Änderungen (Tabelle 4, Abbildung 10). Die verfügbaren Photonenflußdichten bis 20 m Tiefe liegen ganzjährig bei oder über der Lichtintensität die die Korallen für eine maximale Photosyntheserate (I_K-Lichtintensität) benötigen (Tabelle 23, Abbildung 26). Ausschließlich in 40 m Tiefe sinkt die verfügbare Photonenflußdichten im Winter unter die I_K-Lichtintensität. Das bedeutet, daß bis 20 m Tiefe jahreszeitliche Schwankungen der Lichteinstrahlung keinen Einfluß auf die Photosyntheseleistungen und damit auf die Karbonatproduktion der Korallen haben.

Die Wassertemperatur in 10 m Tiefe zeigt, im Gegensatz zu den anderen untersuchten Parametern, eine hoch signifikante Korrelation zu den jahreszeitlichen Änderungen der Karbonatproduktionsraten in 10 m Tiefe. In allen anderen Tiefenstufen (3, 20, 40 m) zeigen die Karbonatproduktionsraten ähnlich ausgeprägte Korrelation mit der Temperaturentwicklung in 10 m.

Die temperaturinduzierte Steigerung der Karbonatproduktion beruht auf sich temperaturabhängig ändernde Stoffwechselkinetiken der verschiedenen, an der Karbonatproduktion beteiligten biochemischen Prozesse. Jenseits des optimalen Temperaturbereiches schlägt sich eine weitere Erhöhung der Temperatur jedoch nicht mehr in weiter steigende Karbonatproduktionsraten nieder. Auf welche physiologische Funktionen der Karbonatproduktion sich eine erhöhte Temperatur besonders auswirkt, ist nicht zu entscheiden. Jaques & Pilson (1983) konnten zeigen, daß sich die Temperaturoptima der verschiedenen physiologischen Prozesse, wie zum Beispiel die Photosynthese oder die Karbonatpräzipitation, deutlich voneinander unterscheiden. Erkennbar ist mit der hier eingesetzten Methodik nur der summarische Gesamteffekt auf die Karbonatproduktion.

Die Photosynthese setzt sich aus einem lichtabhängigen photochemischen und einem temperaturabhängigen enzymatischen Reaktionskomplex zusammen (Richter 1988). Das bedeutet, daß die Photosyntheseleistungen der Zooxanthellen im Bereich der Lichtsättigung maßgeblich durch die Temperatur beeinflußt werden. Unter Schwachlichtbedingungen ist die Verfügbarkeit von Licht der limitierende Faktor für die Photosyntheseraten. Für den enzymatischen Reaktionsbereich der Photosynthese wird in der Literatur (Richter 1988) ein typischer Q_{10}-Wert von 2 angegeben. In der vorliegenden Arbeit wurde für die Karbonatproduktionsraten ein Q_{10}-Wert von 2,2 ermittelt. Dies und die Tatsache, das über weite Bereiche die Photosynthese der Zooxanthellen (Abbildung 26) je nach Tiefe im oder kurz unter dem Lichtsättigungsbereich abläuft, legt die Vermutung nahe, daß die temperaturinduzierte Steigerung der Karbonatproduktion vor allem durch eine temperaturinduzierte Erhöhung der Photosyntheseleistungen der cytosymbiontischen Zooxanthellen hervorgerufen wird. Diese Vermutung müßte mit weitergehenden Versuchen untermauert werden. Es sollten Karbonatproduktionsmessungen im Dunkeln oder unter Schwachlicht bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen durchgeführt werden. Alternativ dazu könnte

die Karbonatproduktion bei unterschiedlichen Temperaturbedingungen unter Einfluß von Photosyntheseblockern gemessen werden.

Es ist zu vermuten, daß es zumindest in den Tiefenstufen 20 und 40 m (Photonenflußdichte < I_K) zu synergistischen Effekten durch Strahlung (Photosynthese) und Temperatur bezüglich der Karbonatproduktionsraten kommt. Das heißt, daß durch den Anstieg der Lichtintensität und der Temperatur die Karbonatproduktionsraten ansteigen. Nachdem jedoch eine Lichtsättigung für die Photosynthese in weiten Bereichen erreicht wurde, steigen die Karbonatproduktionsraten weiter an, da die Wassertemperatur zunimmt. In jedem Fall ist die Temperatur hierbei der stärkere Steuerungsfaktor für die Änderungen der Karbonatproduktionsraten im Jahresgang.

Abbildung 22 zeigt, daß die Faktoren Temperatur und Licht bei unterschiedlicher Gewichtung (3:1) eine resultierende Funktion ergeben, die besser mit der Wachstumskurve zur Deckung zu bringen ist als die Einzelfunktionen alleine. Es ergibt sich daraus die Überlegung, daß die Temperatur unter den Bedingungen von Aqaba der dominierende Steuerungsfaktor (Faktor 3) für die jahreszeitlichen Änderungen der Karbonatproduktion ist. Dies wird besonders deutlich durch die zeitliche Synchronisation der maximalen Karbonatproduktion im Sommer mit den maximalen Wassertemperaturen. Beim Karbonatproduktionsminimum im Februar verschiebt sich der Schwerpunkt etwas zu Gunsten der Lichtsituation. Hier sorgt die wieder ansteigende Photonenflußdichte für eine Kompensation der noch sinkenden Wassertemperatur. Dies hat zur Folge, daß die Karbonatproduktionsraten schon ab Februar wieder ansteigen, obwohl erst im März die tiefsten Wassertemperaturen erreicht werden.

Das läßt vermuten, daß die Änderung der Karbonatproduktionsraten im Sommer vor allem durch die Temperatur gesteuert werden. Im Winter (Jan. - März) gewinnt das tägliche Photonenangebot an Bedeutung, so daß die Karbonatproduktion trotz noch sinkender Temperaturen schon wieder steigen kann.

Es ist möglich, daß es neben den externen Kontrollfaktoren der Karbonatproduktionsrate auch noch endogene Steuerungsprozesse gibt. Hier kommt besonders die Saisonalität der Gametenproduktion als möglicher Steuerungsfaktor in Frage. Die Gametenproduktion würde einen Teil der zur Verfügung stehenden Energie beanspruchen, welche damit nicht mehr für die Kalzifizierung herangezogen werden könnte. Wäre diese Gametenproduktion innerhalb des Jahresverlaufes zeitlich zwischen den verschiedenen Arten und Einzelkolonien synchronisiert, wie es von anderen Riffen z.B. Okinawa (Hayashibara et al. 1993), Guam (Richmond 1990), Palau (Kenyon 1995) und vor allem West-Australien (Harrison et al. 1984) bekannt ist, so wäre in diesem Zeitraum mit einem deutlichen Rückgang der Karbonatproduktionsraten zu rechnen. Aus dem Roten Meer ist keine Synchronisation der Gametenproduktion bekannt, daher konnten im untersuchten Riffbereich keine auf wenige Tage begrenzte Anhäufungen von Gameten in der Wassersäule beobachtet werden. Es ließen sich lediglich im Frühjahr gelegentlich an einigen Kolonien der Ausstoß von Gameten beobachten. Leider gelang diese Beobachtung nicht bei einer der Kolonien aus den Karbonatproduktionsversuchen, so daß die geschlechtliche Fortpflanzung nicht mit der weiteren Entwicklung der Karbonatproduktionsrate einer

bestimmten Kolonie korreliert werden konnte. Nach Rinkevich & Loya (1979) sowie Schlesinger& Loya (1985) kommt es im Golf von Aqaba bei den meisten Arten zum Gametenausstoß in der Phase ansteigender Wassertemperaturen. Es ist also denkbar, daß es im Frühjahr zu einer verlangsamten Zunahme der Karbonatproduktionsraten kommt, da in dieser Zeit noch ein bedeutender Teil der Stoffwechselenergie in der Gametenproduktion verbraucht wird. Betrachtet man die Karbonatproduktionsraten der einzelnen Arten in Abbildung 20, so ist zumindest bei zwei Arten (*Acropora variabilis* und *Stylophora pistillata*) eine Stagnation des Anstieges der Karbonatproduktionsraten im Frühjahr zu beobachten. In diesem Zeitraum, von April bis Juli, zeigt sich bei allen untersuchten Arten ein uneinheitlicher Anstieg der Karbonatproduktionsraten, was auf einen erhöhten Energieaufwand für die Gametenproduktion zurückgeführt werden könnte.

Marubini & Davies (1996) konnten zeigen, daß ein erhöhtes Stickstoffangebot zu reduzierten Karbonatproduktionsraten führt. Auf Grund der höheren Verfügbarkeit von Stickstoff wird der vorhandene Kohlenstoff nicht ins Skelett eingebaut, sondern für den Aufbau von Biomasse verwendet. Sollte der Anstieg des Stickstoffangebotes auch in Aqaba zu reduzierten Wachstumsraten führen, so müßte dies in den Monaten April und Mai zu beobachten sein. In dieser Zeit ist jedoch höchstens ein etwas abgeschwächter Zuwachs der Karbonatproduktion zu beobachten. Ansonsten spricht nichts dafür, daß andere endogene Steuerungsfaktoren für die jahreszeitlichen Schwankungen der Karbonatprodution von Bedeutung sind.

4.2.2 Korrelation zwischen Karbonatproduktion und Sauerstoffproduktion.

Wie bereits Kawaguti & Sakumoto (1948) sowie Goreau (1959, 1961, 1963) zeigten, setzt sich die Gesamtkarbonatproduktion von zooxanthellaten Steinkorallen aus der Dunkelkalzifizierung und der lichtverstärkten Kalzifizierung zusammen. In der Vergangenheit (Chalker & Taylor 1975, 1978) und so auch in dieser Arbeit wurde gezeigt, daß durch die Erhöhung der Photosynthese gleichzeitig die Karbonatproduktion gesteigert werden kann. Die genauen Mechanismen des Zusammenspiels von Photosynthese und Karbonatproduktion sind noch weitgehend unbekannt (Wood 1999).

Stellt man die Gesamtkarbonatproduktionsraten (Summe aus Dunkelkalzifizierung und lichtinduzierte Kalzifizierung) und die O_2-Produktionsraten der verschiedenen Korallenarten eines Tiefenbereiches einander gegenüber (Abbildung 28), so ist zu erkennen, daß die Karbonatproduktion mit Sauerstoffproduktion abnimmt.

Es zeigt sich also, daß die Karbonatproduktion über die Photosyntheseleistung durch Licht gesteigert werden kann. Es gibt jedoch keine Abhängigkeit von Photosynthese und Karbonatproduktion, die für alle Korallenarten gilt. Das bedeutet, daß jede zooxanthellate Korallenart auf eine erhöhte Bestrahlung mit einer gesteigerten Photosyntheserate reagiert, welche dann wiederum zu einer gesteigerten Karbonatproduktion führt. In welchem Maße die Karbonatproduktionsraten durch eine erhöhte Photosyntheserate gesteigert werden kann, unterscheidet sich deutlich bei den einzelnen Arten. Dies könnte verschiedene

Ursachen haben. Die hier eingesetzte Methodik erlaubt keine Differenzierung zwischen Dunkelkalzifizierung und lichtverstärkter Kalzifizierung. Es ist daher möglich, daß Effekte auf die lichtverstärkte Kalzifizierung durch unterschiedliche hohe Anteile an Dunkelkalzifizierung verdeckt werden. Eine genauere Untersuchung der Abhängigkeiten zwischen Photosyntheserate und Karbonatproduktion ist erst dann möglich, wenn an einzelnen Kolonien das Verhältnis von lichtverstärkter Kalzifizierung und Dunkelkalzifizierung untersucht würde. Gleichzeitig müßte die Photosyntheserate dieser Kolonie ermittelt werden. Erst mit derartigen Versuchsansätzen könnte es gelingen, direkte kausale Verknüpfung der lichtverstärkten Kalzifizierung mit der Photosyntheserate der verschiedenen Korallenarten nachzuweisen.

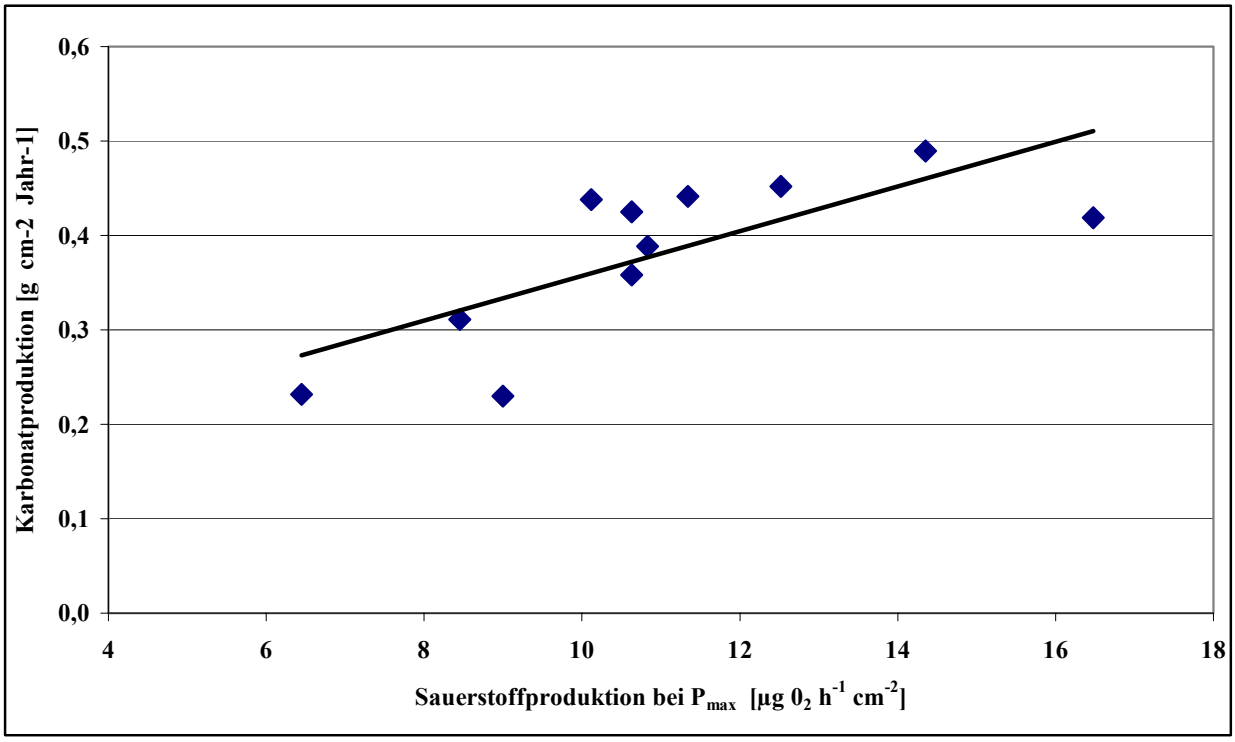


Abbildung 28 Darstellung der Karbonatproduktion (bezogen auf die Korallenoberfläche) im Verhältnis zur Sauerstoffproduktion (bei maximaler Sauerstoffproduktion P_{max}) der untersuchten Korallenarten

Rinkevich & Loya (1984) versuchten durch gezielte Beleuchtung eines klar umgrenzten Teils einer Kolonie in diesem Bereich eine erhöhte Karbonatproduktion zu induzieren. Es gelang nicht, in den bestrahlten Bereichen signifikant höhere Karbonatproduktionsraten hervorzurufen.

Daraus ergibt sich, daß der Ort der Photosynthese nicht auch zwangsläufig der Ort der höchsten Karbonatproduktion ist. Die Energie (Ionen) kann also innerhalb der Kolonie transportiert werden, d.h. der Ort der Bereitstellung der Energie (z.B. Photosynthese im basalen Bereich der Korallenastes) und der Ort des Energieverbrauchs (Wachstum in den Astspitzen) können voneinander getrennt sein. Vor allem bei ästigen und foliosen Korallenarten liegen die Orte der Karbonatproduktion und der Photosynthese weit auseinander. Die Karbonatproduktion erfolgt zum Großteil nur in den terminalen Spitzen des Astes bzw. in der Peripherie des Blattes und gerade diese Bereiche sind nahezu zooxanthellenfrei (Abbildung

4). Nur bei den massiven und flächig wachsenden Arten deckt sich die photosynthetisch aktive Fläche mit der karbonatproduzierenden Fläche. Innerhalb der Kolonien ist jedoch meist auch ein Gradient zwischen proximaler und distaler Karbonatproduktionsrate (Abbildung 20 und Tabelle 13) zu beobachten. Ob auch die Photosyntheseraten entsprechende Unterschiede aufweisen, müßten weitere Untersuchungen klären. Die Vermutung liegt jedoch nahe, daß aufgrund der erhöhten Zooxanthellen- / Chlorophyllkonzentration in den basalen Bereichen der Kolonien, diese auch eine erhöhte Photosynthese zeigen.
Der Energiegehalt der Korallen ist jedoch nicht ausschließlich von der Photosynthese der Zooxanthellen abhängig, sondern kann auch, zumindest teilweise (saisonale oder tägliche Rhythmen sind denkbar), durch die heterotrophen Ernährungswege beeinflußt werden. Es ist davon auszugehen, daß die Kolonien die Schwerpunkte der Ernährung in gewissem Umfang an das heterotrophe und phototrophe Nahrungsangebot anpassen können.

4.3 Bedeutet Korallenwachstum auch Riffwachstum ?

Bei der Betrachtung der Karbonatproduktionsraten der untersuchten Korallenarten stellt sich die Frage, welche mittelbaren und unmittelbaren Auswirkungen die Karbonatproduktion der zooxanthellaten Steinkorallen für die Erhaltung und das Wachstum eines Riffes hat. Um diese Frage beantworten zu können, muß man, ausgehend von den oben dargestellten Karbonatproduktionsraten, Hochrechnungen der jährlichen Karbonatproduktion eines definierten Riffabschnittes erstellen.
Der Zustand und die weitere Entwicklung eines Riffes wird, wie in Abbildung 29 dargestellt, durch die Wechselwirkung von drei Prozessen bestimmt:

1. Produktion des Kalziumkarbonates.
2. Interner Umbau also Mobilisierung und Imobilisierung des Kalziumkarbonates innerhalb des Riffes.
3. Abbau und Export des Kalziumkarbonates, daß nach der Veränderung innerhalb des Riffes noch in mobiler Form vorliegt.

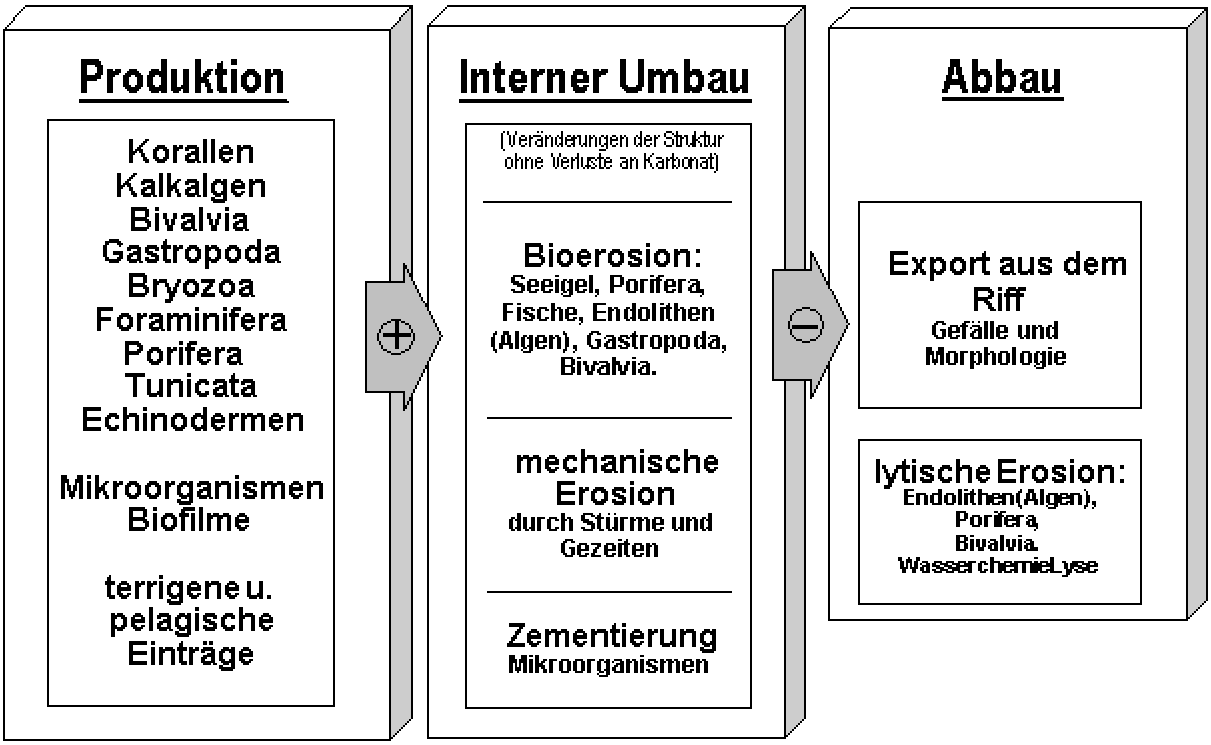


Abbildung 29 Zusammenfassende Darstellung der zentralen Einflußfaktoren für das Karbonatbudget eines tropischen Korallenriffes.

4.3.1 Karbonatproduktion

Auf der Produktionsseite ist bekannt, daß neben den Korallen vor allem noch die Kalkalgen eine wichtige Rolle für die Karbonatproduktion am Riff spielen. Nicht näher quantifizierte Beobachtungen am untersuchten Riffabschnitt weisen darauf hin, daß der Beitrag der Kalkalgen zur Karbonatproduktion im Riff mit der Tiefe sinkt. Alle anderen Beiträge zum Karbonatbudget des Riffes wie Karbonat durch Mollusken, Echinodermen, Foraminiferen sowie terrigene Einträge machen (geschätzt) nicht mehr als 10 – 20 % des gesamten Karbonateintrages im Riff aus. Das bedeutet, ein Großteil des Riffkörpers von Korallenriffen wird durch Kalziumkarbonat von Steinkorallen gebildet.

Betrachtet man die Beiträge der verschiedenen Korallenarten zum Riffwachstum, d.h. ihre Karbonatproduktion pro Quadratmeter Riffläche (Tabelle 20 und Abbildung 25) so fällt auf, daß die Werte erstaunlich dicht beieinander liegen. Hieraus ergibt sich, daß für die Karbonatproduktion des Riffes weniger die Artenzusammensetzung von Bedeutung ist, als vielmehr die insgesamt mit lebenden Korallen bedeckte Fläche. Eine Änderung der Artzusammensetzung zu Gunsten der einen oder anderen Art auf 50 % der Gesamtbedeckung würde eine maximale Änderung des Karbonateintrages in das Riff um 10 % nach sich ziehen. Umgekehrt würde im Tiefenbereich von 10 bis 20 m eine zehn prozentige Erhöhung der Korallenbedeckung nahezu eine Verdopplung des Karbonateintrages ins Riff bedeuten. Es zeigt sich also,

daß der Bedeckungsgrad des Riffes mit Steinkorallen ein wichtigerer Faktor für die Beurteilung der Stabilität und des Wachstumspotentials eines Riffes ist als die Artzusammensetzung der Korallenpopulation.

Dabei ist natürlich nicht zu vergessen, daß die hohe Diversität der Korallen im Ökosystem Riff durch ein hohes Maß an Spezialisierung der Korallen an die verschiedenen Habitate (Mikrohabitate) des Riffes entsteht. Die Diversität der Korallenbedeckung ist mit einer gewissen Stabilität und Anpassungsfähigkeit des Systems verknüpft und hat somit auch Bedeutung für das gesamte Riff. Die Bedeutung der Diversität der Steinkorallenpopulation für das Riffwachstum an sich ist jedoch vergleichsweise klein (siehe oben).

4.3.2 Abbau / Erosion

Wenden wir uns jetzt dem nächsten wichtigen Aspekt im Karbonatbudget, der Veränderung des gebildeten Karbonats innerhalb des Riffes, zu. Sie kann unter zwei Oberbegriffe zusammengefaßt werden: Zum einen wird das gebildete massive Karbonat **erodiert** (mobilisiert, Bruchstücke, Sand) oder mobiles Karbonat **fixiert**.

Erosion erfolgt in den unterschiedlichsten Ausprägungen. Ein sehr kleiner Teil wird durch reine Lyse des gebildeten Kalziumkarbonates in Meerwasser sowie durch biologisch induzierte Lyse eleminiert. Letzteres vor allem durch bohrende Organismen wie endolithische Algen (*Ostreobium ceceetei*). Der lytische Karbonatabbau ist ein Sonderfall, da hier das Karbonat nicht nur verändert wird, sondern ganz dem Riffkörper verloren geht.

In allen anderen Fällen wird das Karbonat zerkleinert und dadurch mobilisiert. Zum einen gibt es die rein mechanische Erosion durch Strömung und Brandung, welche an der Riffkrone am höchsten ist und mit der Tiefe abnimmt. Zum anderen die Bioerosion, zu der vor allem Scariden (Papageifische), Schwämme (*Cliona sp.*) und Seeigel beitragen. Bak et al. (1984) zeigte in der Karibik, daß *Diadema antillarum* für bis zu 88 % der Gesamterosion im Riff verantwortlich sein kann. In Tabelle 24 sind einige Literaturwerte zu Erosion dargestellt. Die Daten aus dem Golf von Aqaba von Kroll (1995), van Treeck (1996, 2002) und Hassan (1997) zeigen Erosionsraten von 1,24 kg m^{-2} $Jahr^{-1}$ bis 2,74 kg m^{-2} $Jahr^{-1}$. Diese Erosionsraten stehen einer mittleren Karbonatproduktion von ca. 2.3 kg m^{-2} $Jahr^{-1}$ gegenüber. Das bedeutet, daß etwa 50 bis 100 Prozent des gebildeten Karbonats auch erodiert, aber nicht zwangsläufig exportiert wird. Die Erosion durch Scariden und Seeigel erfolgt vorwiegend an abgestorbenen Korallen, wodurch auch die Populationsdynamik des Riffes bzw. das Verhältnis von lebender zu toter Oberfläche beeinflußt wird. Durch das regelmäßige Abweiden des Hartsubstrates wird die Ansiedlung neuer Korallenkolonien deutlich erschwert. Es bleibt den nachwachsenden Korallen nicht genug Zeit, um zu einer ausreichenden „Überlebensgröße“ heranzuwachsen. In diesem Zusammenhang spielen nach van Treeck (1998, 2002) neben den klassischen Erodierern (Diadema- Arten und Scaridae) auch die Fischarten (*A. scopas*, *C. paucifasciatus*, Demoisellen und Labridae), die sich durch das Abweiden fester Substrate ernähren, eine bedeutende Rolle. Durch eine hohe Abundanz dieser Tiere, zum Beispiel durch Überfischung der Prädatoren, kann wie bereits oben beschrieben die Ansiedlung von Planulalarven und damit die

Entstehung neuer Kolonien verhindert werden, was sich langfristig auf die Karbonatproduktionsrate des Riffes auswirkt.

Tabelle 24 Flächenbezogene Bioerosionsdaten verschiedener erodierender Tierarten aus Aqaba und der Karibik.

Erodierer	**Erosionsrate [kg m^{-2} $Jahr^{-1}$]**	**Tiefe [m]**	**Ort**	**Autor**
Diadema antillarum	8,90		Barbados	Stearn 1977
Diadema antillarum	9,70		Karibik	Hunter 1977
Diadema antillarum	2,90		Karibik	Bak 1984
alle *Echinoiden*	4,55		Morea	Bak 1990
Scaridae	7,00		Curacao	Bruggemann 1994
Keine genaue Differenzierung möglich, vermutlich vorwiegend *Diadema, Scaridae, Acanthuridae*	1,24 0,39 1,25 2,09 2,11	mittel 2 – 10 10 – 16 16 – 20 20 – 36	Aqaba	Hassan 1997
Diadema sestosum	1,28 (3,5 g m^{-2} Tag^{-1}) 1,475 0,922	7 10 20	Aqaba	Kroll 1995
Diadema sestosum *Echinometra mathaei*	0,72 0,16	6 - 8	Aqaba	Mokady 1996
Polyspezifische Schulen herbivorer Fische (*Scaridae, Acanthuridae*)	2,74		Aqaba	van Treeck 1996
Bioerosion durch Fische	2,241 2,421	10 20	Aqaba	van Treeck 2002

Zunehmend gewinnen auch anthropogene, erosionsfördernde Faktoren wie Schwimmer, Taucher, ankernde Boote aber auch Landgewinnung und Gewinnung von Baumaterial an Bedeutung als mögliche Erosionsfaktoren.

Wenden wir uns nun nach der Mobilisierung der zweiten Möglichkeit der Karbonatveränderung innerhalb des Riffes zu, der Fixierung von partikulärem Kalziumkarbonat. Hier spielen Kalkalgen, Bryozoen und Biofilme (Matten aus Mikroorganismen) eine wichtige Rolle. Das durch Erosion entstandene partikuläre Material wird durch sie wieder zementiert und damit im Riff konserviert.

In Abbildung 30 zeigt sich, daß die realen Karbonatproduktionsraten (flächenkorrigiert) deutlich über den in Aqaba beobachteten Bioerosionsraten liegen. Bei den Bioerosionsdaten der Fische liegt eine gewisse Unschärfe, da bei van Treeck (2002) eine Flächenfaktor von 0,64 angenommen wird. Dieser Faktor

müßte in den verschiedenen Tiefenstufen angepaßt werden. Es können leider keine Aussagen zu den anderen in Frage kommenden Erosionsfaktoren gemacht werden. Anhand der vorliegenden Daten kann man davon ausgehen, daß bei einer 50 prozentigen Bedeckung (Tabelle 6, Tabelle 19) des Riffes mit den untersuchten Korallenarten mehr Karbonat gebildet wird als durch Fische oder *Diadema* erodiert werden kann.

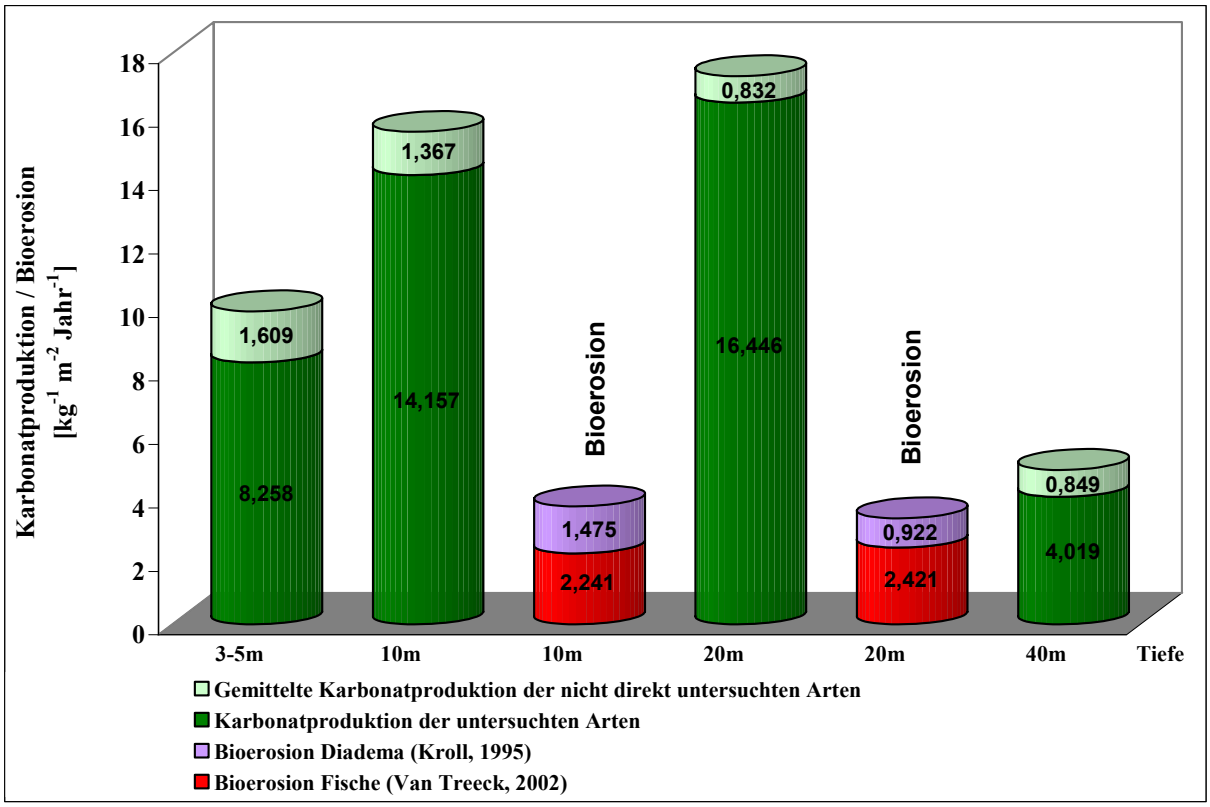


Abbildung 30 Effektive Karbonatproduktion, korrigiert durch die effektive Bedeckung des Riffes mit den untersuchten Arten in den verschiedenen Tiefenstufen (Tabelle 6, Tabelle 19). Bioerosionsdaten von Kroll (1995) und van Treeck (2002).

4.3.3 Verlust / Export

Der „mechanische“ Export, d.h. der Abtransport des Kalziumkarbonates aus dem Riff, erfolgt zum größten Teil entlang des Riffgefälles in tiefere Regionen des Vorriffes und im Golf von Aqaba noch weiter bis auf mehrere hundert Meter Tiefe. In diesen Bereichen leistet das Karbonat keinen unmittelbaren Beitrag mehr zum Aufbau des eigentlichen Riffkörpers und muß daher als „Verlust“ für den Riffkörper betrachtet werden. Es wird vorwiegend das partikuläre mobile Karbonat (Sand u. Bruchstücke) aus dem Riff transportiert. Ausschlaggebend für die Menge der Exportes aus dem Riff ist vor allem die Morphologie des Riffes. Die Steilheit des Riffhanges und die Ausbildung von Sandrutschen, auf denen der Sand schnell abtransportiert werden kann, sind dabei von großer Bedeutung. Neben der Morphologie des Riffes spielt auch die Körnung des Sandes und die Größe des Korallenbruches ein wichtige Rolle. Vergleichsweise feines, rundes und lockeres Material kann schnell exportiert werden.

4.3.4 Synökologische Wechselwirkungen

Keiner der oben beschriebenen Faktoren Karbonatproduktion, Erosion und Karbonatexport kann isoliert betrachtet werden. Es sollen hier nur einige Beispiele aus dem Netz der Wechselwirkungen genannt werden, die auch schon im Golf von Aqaba untersucht wurden.

In einer Langzeitstudie der Universität Essen in Aqaba wurde in 13 m Tiefe ein 25 m² große Riffoberfläche (U7; 200 m südlich des untersuchten Riffabschnittes) untersucht. Es konnte eine Langzeitdynamik der Anthozoenfauna beobachtet werden (Mergner et al. 1992). In Tabelle 25 sind die Veränderungen des Bedeckungsgrades durch Anthozoen aus den Jahren 1976 und 1989 dargestellt.

Tabelle 25 Der Einfluß veränderter Riffbedeckung auf die Karbonatproduktion eines 25 m² umfassenden Testareals (U7, 13 m Tiefe) im Golf von Aqaba. Abundanzdaten aus Mergner et al., 1992 und Karbonatproduktionsdaten aus der vorliegenden Arbeit

	1976	**1989**
Anthozoa	42,2%	29,8%
Alcyonaria	20,6%	1,4%
Scleractinia	21,6%	28%
Karbonatproduktion	50,6 kg	65,6 kg

Berechnet man die Karbonatproduktion ausgehend von einer mittleren Karbonatproduktion von 9,36 kg m^{-2} $Jahr^{-1}$ (Tabelle 19) in 13 m Tiefe für die Gesamtfläche von 25 m², so betrug sie im Jahr 1976 50,6 kg und im Jahr 1989 65,6 kg. Das bedeutet, durch eine Zunahme der Bedeckung mit Scleractinia um nur 6,4 % stieg die Karbonatproduktion in diesem Riffabschnitt um ca. 30 %. Dieses Beispiel zeigt, wie stark die Karbonatproduktion durch die Riffbedeckung mit Steinkorallen beeinflußt wird. Es zeigt jedoch auch, wie sehr das ökologisch stabile, scheinbare statische Riffökosystem fortwährenden dynamischen Veränderungen unterworfen ist.

Ein weiterer Faktor ist, daß durch die reduzierte Flächendeckung mit Alcyonaren (Weichkorallen) der zur Verfügung stehende Siedlungsraum für Steinkorallen größer wird. Aus dieser Betrachtung ergibt sich die große Bedeutung der Raumkonkurrenz zwischen Kalkproduzenten (Scleractinia) und Arten, die nicht oder nur unwesentlich zur Karbonatproduktion (Alcyonaria) im Riff beitragen. Überall dort, wo Rifflächen nicht mehr für eine Neubesiedlung durch Steinkorallen zur Verfügung stehen, kann kein Karbonat gebildet werden. Wichtig sind hier vor allem Sandflächen, da diese auch längerfristig für eine Neubesiedlung nicht mehr zur Verfügung stehen, sowie Flächen die durch Algen, Weichkorallen, Schwämme, Anemonen etc. besetzt sind. Um diesen Faktor auch entlang einer Zeitschiene genauer erfassen zu können, müßte die mittlere Korallenbesiedlungszeit der Riffläche (z.B. Besiedlungsjahre / Jahrhundert) ermittelt werden.

Eine weitere schon bei den Erosionsfaktoren genannte synökologische Wechselbeziehung stellt das Grazing von Fischen (vorwiegend Scaridae und Acanthuridae) dar. Van Treeck (1995, 2002) zeigte, wie durch Grazing das Überleben nahezu aller sich festsetzender Korallenlarven verhindert wird. Nur in

Bereichen, in denen junge Kolonien geschützt sind, kann es zur Bildung überlebensfähiger Korallenkolonien kommen.

Eine zu niedrige Grazingrate führt zu einer erhöhten Algendichte. Gegen diesen schnell wachsenden benthischen Turf können sich die langsam wachsenden jungen Korallenkolonien nur schwer behaupten.

Ein ähnlicher Effekt ergibt sich auch durch eine erhöhte Eutrophierung des Wassers, wodurch es zu starken Algenblüten kommt (Littler et al., 1991; Hunte, 1992).

Diese Beispiele machen deutlich, daß neben der Karbonatproduktion noch eine Reihe anderer Faktoren für die Entwicklung des Riffes verantwortlich sind: Vor allem Faktoren wie Erosion, Umlagerung und Export. Die Regulation des Riffwachstums ergibt sich also aus verschiedensten Wechselwirkungen biotischer, abiotischer und synökologischer Faktoren.

4.3.5 Potential für vertikales Riffwachstum

Ausgehend von der oben erwähnten Überschlagsrechnung bezüglich der Karbonatproduktion im Riff ergeben sich vertikale Zuwachsraten (Dichteabhängig 2,5 - 1,5) von ca. 0,95 – 1,6 mm pro Jahr oder 0,95 bis 1,6 Metern in 1000 Jahren.

Geologische Untersuchungen Holocener Riffe auf Mayotte und La Réunion (Dullo, 1996) zeigten, daß in den letzten zweitausend Jahren maximale Riffwachstumsraten von ca. 0,9 mm $Jahr^{-1}$ erreicht wurden, was sich in etwa mit den hier gefundenen potential zum Riffwachstum deckt. Leider gibt es für den untersuchten Riffabschnitt im Golf von Aqaba weder verläßliche Literaturdaten zum Riffwachstum der letzten 5000 Jahre, noch Angaben zum effektiven Karbonatexport aus dem Riff. Nimmt man an, daß die gesamte Karbonatproduktion im Riff verbliebe, so bedeutete dies ein vertikales Wachstumpotential von ca. 1-1,5 m pro Jahrtausend. Bohrungen im untersuchten Riffabschnitt müßten zeigen, ob dieses Wachstumpotential realisiert wurde. Bei kleineren Wachstumsraten könnte man auch den Karbonatexport aus dem Riff abschätzen.

Daraus ergibt sich, daß Riffe mit vergleichbaren Karbonatproduktionsraten nicht zwangsläufig vergleichbare Riffwachstumsraten aufweisen. Bei der Beurteilung von Riffwachstum muß immer berücksichtigt werden, in welchen Wechselbeziehungen die einzelnen Einflußgrößen miteinander stehen.

Wie diese Einzelfaktoren im Detail aussehen und gewichtet werden, hängt von der jeweiligen Situation des Riffes ab. Dabei darf nicht vergessen werden, wie stark Korallenriffe dynamischen Prozessen unterworfen sind, die sich nur schwer mit den Kurzzeitbeobachtungen der vorliegenden Untersuchung darstellen lassen. Das Rechenbeispiel von U7 (siehe oben) zeigt, daß die für das Riffwachstum relevanten Wechselwirkungen innerhalb des Riffes auch immer über die zeitliche Dimension bewertet werden müssen.

5 Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurde die Saisonalität und Tiefenabhängigkeit der Karbonatproduktion verschiedener riffbildender Steinkorallenarten im Golf von Aqaba (nördliches Rotes Meer) untersucht. Gleichzeitig galt es, Faktoren zu erfassen, die möglicherweise die saisonalen und tiefenabhängigen Änderungen der Karbonatproduktion steuern. Hierzu wurden als abiotische Umweltfaktoren die Temperatur und die Photonenflußdichte berücksichtigt. Als biotischer Faktor wurde das heterotrophe Nahrungsangebot in Form von partikulärem organischen Material (POM) im Sediment und Seston erfaßt. Um Aussagen über die Verknüpfung von Karbonatproduktion und Photosyntheseleistung der symbiontischen Gemeinschaft aus Koralle und Zooxanthellen machen zu können, wurden mit den gleichen Arten, die auch in den Untersuchungen zur Karbonatproduktion eingesetzt wurden, mittels Respirations- Produktionsmessungen die photokinetischen Parameter des Systems untersucht.

Die Untersuchungen lieferten keine Hinweise darauf, daß die Änderungen der Karbonatproduktion im Jahresgang durch das Angebot an heterotropher partikulärer Nahrung gesteuert sein könnten. Es konnte keine Korrelation zwischen den Wachstumsraten im Jahresgang und dem Sediment- und Sestonaufkommen bzw. ihrem Gehalt an Kohlenstoff, Stickstoff und Phosphor im Jahresverlauf gefunden werden.

Im Gegensatz dazu korrelierten Temperatur und Strahlung mit den im saisonal und tiefenabhängig ändernden Wachstumsraten. Die Korrelation der Temperatur mit den sich jahreszeitlich ändernden Wachstumsraten ist dabei sehr ausgeprägt. Der Faktor Temperatur hat den wesentlich stärkeren Einfluß auf das Wachstum im Jahresgang als das Licht. Die Gewichtung der Faktoren Temperatur und Licht verschieben sich jedoch im Jahresverlauf. Im Winter gewinnt der Faktor Licht an Bedeutung im Vergleich zum Sommer. Es kommt im Jahresgang bereits wieder zur Steigerungen der Wachstumsraten bei zunehmenden Lichtangebot, obwohl die Temperatur noch sinkt. Die Temperaturmessungen erfolgten in 10 m Tiefe. Die Korrelation zu den Wachstumsraten ist jedoch in allen Tiefenstufen (3 - 5 m, 10 m, 20 m, 40 m) zu beobachten. Wassertemperaturmessungen anderer Autoren (Kimor, 1977; Klinker et al, 1976; Levanon-Spanier et al, 1979; Reiss & Hottinger, 1984; Genim et al., 1995; Manasrh, 1998[LK26]) im Golf von Aqaba zeigen, daß sich auch in den Tiefenstufen 3 - 5 m, 20 m und 40 m jahreszeitliche Temperaturänderungen finden lassen, die annähernd synchron mit den jahreszeitlichen Temperaturänderungen aus 10 m Tiefe verlaufen. Es reduziert sich jedoch in größeren Tiefenstufen die Amplitude der Temperaturentwicklung im Jahresgang. In 40 m Tiefe ist die jährliche Temperaturamplitude mit 3,5°C ca. 1°C kleiner als in 10 m Tiefe.

Bei einigen Arten ist im Frühjahr darüber hinaus zu beobachten, daß der Anstieg der Wachstumsraten zum Sommer hin im April und Mai zeitweise stagniert. Da es in diesem Zeitraum bei den meisten Korallenarten im Roten Meer zur Gametenproduktion kommt, kann man vermuten, daß in dieser Zeit weniger Energie für die Karbonatproduktion zu Verfügung steht. Ein weiterer denkbarer Grund ist, daß durch das zu dieser Zeit erhöhte Stickstoffangebot die Karbonatproduktion, wie von Marubini (1996) beschrieben, reduziert wird. In Zeiten von gestiegenem Stickstoffangebot wird ein Großteil der

verfügbaren Energie in die Produktion von Gewebe und nicht in die Produktion von Kalziumkarbonat gesteckt. Weitergehende Versuche müßten klären, welcher der beiden beschriebenen Faktoren hier zum Tragen kommt.

Betrachtet man die Änderung der Karbonatproduktion entlang des Tiefengradienten (3-40 m), so wird deutlich, daß hier im Gegensatz zu den jahreszeitlichen Änderungen die Photonenflußdichte der wichtigste steuernde Faktor ist. Die Karbonatproduktion nimmt mit der Tiefe bei sinkender Photonenflußdichte deutlich ab. Die hier vorgestellten Stoffwechseluntersuchungen sowie vergleichbare Untersuchungen von Kampmann (2002) zeigten, daß sich der Photosyntheseapparat an die unterschiedlichen Lichtbedingungen der jeweiligen Tiefenstufen anpaßt.

Beim Vergleich der Stoffwechselleistungen der verschiedenen Korallenarten mit ihren Karbonatproduktionsraten konnte keine Korrelation festgestellt werden. Dies bedeutet, daß eine Koralle, die über gute Photosyntheseleistungen verfügt, nicht automatisch auch große Karbonatproduktionsraten aufweist.

Betrachtet man die Karbonatproduktion bezogen auf die Gewebefläche, die das Karbonat effektiv abscheidet, so wird deutlich, daß die Karbonatproduktionsraten der foliosen Art *Mycedium elephantotus* um den Faktor 12 höher liegt als die der massiven Arten. Die Karbonatproduktionsraten der ästigen Arten liegen immer noch um den Faktor 3 höher als die der massiven Arten. Die Effizienz der Karbonatproduktion pro Quadratzentimeter effektiv produzierenden Gewebes unterscheiden sich also deutlich bei den verschiedenen Korallenarten. Bei der Interpretation von Karbonatproduktionsdaten ist es also von größerer Bedeutung, welcher Wuchsform (folios, ästig, massiv) die Kolonie angehört, als zu welcher Art sie gehört. Die Karbonatproduktionsraten des produzierenden Gewebes des gleichen morphologischen Typs unterscheiden sich nur unwesentlich. Die Unterschiede in der Karbonatproduktion zwischen den verschiedenen Wuchsformen der Korallenkolonien bzw. den verschiedenen Arten verringern sich deutlich, wenn andere Bezugsgrößen herangezogen werden.

Bei der Kolonieoberfläche als Bezugsgröße gleichen sich die Karbonatproduktionsraten schon deutlich an. Setzt man jedoch die Projektionsfläche der Kolonie im Riff als Bezugsgröße ein, also die Fläche, die die Kolonie effektiv im Riff einnimmt, so reduzieren sich die Unterschiede zwischen den verschiedenen Wuchsformen der Korallenarten noch weiter.

Für die Erfassung (Quantifizierung) der Karbonatproduktion durch zooxanthellate Steinkorallen im Riff ist weniger die Artenzusammensetzung von Bedeutung. Entscheidend ist vielmehr der Bedeckungsgrad des Riffes mit lebenden Steinkorallen. Eine Hochrechnung der Karbonatproduktionsraten im untersuchten Transekt (1 m breit, 129 m lang, von 0 bis 40 m Tiefe) zeigt, daß dort in einem Jahr etwa 310 kg Kalziumkarbonat durch Steinkorallen produziert werden, was einer Masse von 2,4 kg m^{-2} entspricht. Diese Produktion bedeutet ein Zuwachspotential von maximal 0,95 - 1,5 mm $Jahr^{-1}$ bei mittleren Dichten von 2,5 - 1,5 $g^{-1}cm^{-3}$. Es sind hierbei keine Karbonatverluste durch Export von Kalziumkarbonat aus dem Riffkörper berücksichtigt. Geologische Untersuchungen holocäner Riffe (Mayotte u. La Réunion) zeigten, daß in den letzten zweitausend Jahren maximale Riffwachstumsraten von ca. 0,9 mm $Jahr^{-1}$ erreicht wurden. Untersuchungen am Riff von Aqaba lassen vermuten, daß dort die Rate zumindest in

Flachwasserbereich noch deutlich niedriger bzw. nahe Null liegt. Lägen die Wachstumsraten im Golf von Aqaba in vergleichbaren Größenordnungen, so würde das bedeuten, daß in Aqaba kein Karbonat das Riff verlassen würde. Ausgeprägte Sandrutschen weisen jedoch darauf hin, daß ein nicht unerheblicher Teil des Kalziumkarbonates in Form von Sand aus dem Riff transportiert wird. Also muß die Riffwachstumsrate deutlich unter 0,9 mm Jahr^{-1} liegen.

Die vorliegende Arbeit zeigte, daß im Golf von Aqaba, im Bereich der nördlichen Verbreitungsgrenze tropischer Korallenriffe die Karbonatproduktion der zooxanthellaten Steinkorallen vergleichbar ist mit Karbonatproduktionsraten an weiter äquatorial gelegenen Standorten. Die Arbeit erfaßte erstmals effektive Massenzuwächse der Korallen über den gesamten Jahresverlauf mit gleichzeitiger Messung möglicher saisonaler Steuerungsfaktoren. Vergleichbare Untersuchungen in der Vergangenheit erfaßten immer nur einzelne Arten über kurze Zeiträume oder unter Laborbedingungen, ohne dabei die natürlichen Standortbedingungen mit zu erfassen. Durch den hier gewählten methodischen Ansatz wurden erstmals saisonale Schwankungen der Karbonatproduktion in einem kleinen Zeitraster erfaßt, um sie mit den parallel ermittelten Steuerungsfaktoren (Licht, Temperatur und heterotrophes Nahrungsangebot) zu korrelieren. Es zeigte sich hierbei, daß der Faktor Temperatur unter den Bedingungen von Aqaba eine stärkere Rolle spielt als bisher durch Laborversuche oder Kurzzeituntersuchungen anderer Autoren gezeigt werden konnte.

6 Abstract

The Reefs in the Gulf of Aqaba (29°30') are located on the Northern most boundary of photic tropical / subtropical reef zone. This area was chosen to analyse the influence of abiotic and biotic factors on the carbonate deposition of hermatypic corals. Coral growth, water temperature, photon flux density and the amount of POM (Particular Organic Material) were determined.

The buoyant-weight technique (JOKIEL et al., 1978) was used for measuring the net growth (carbonate deposition) of whole coral colonies.

Growth rates were measured for 14 coral species, growing in depths of 3 - 5, 10, 20 and 40 m. The corals were weighted every three weeks over a period of two years. During the same time, the water temperature, the light intensity and the amount of available POM (sediment and seston) were measured.

The results of the two-years studies indicate a wide variability in the growth rates of different coral species. The average carbonate production of the investigated reef was 2.4 kg m^{-2} $Jahr^{-1}$. The growth rates of all species decreased with increasing depth. The growth rates of all species showed a significant seasonality. The highest rates of carbonate production were observed during the summer months (August, September, October) and the winter months (January, February, March) showed a 20-40% lower carbonate production.

The correlation of seasonal growth rates and the availability of POM (sediment and seston) showed no significant influence of heterotrophic nutrition upon coral growth.

Also the seasonal changes of photon flux density and the daily illumination period were not significantly correlated to the carbonate production rates of the investigated corals species.

Only the seasonal changes of water temperature were significantly correlated to the seasonal changes of carbonate production. This indicates that the water temperature was the main trigger for the seasonal changes of carbonate production.

The decreasing photon flux density turned out to be the main trigger for the reduction of coral growth along the bathymetric gradient.

The photon flux density, the daily illumination period and the temperature seem to be the main controlling factors of scleractinian growth in the Gulf of Aqaba.

Besides the carbonate production the primary production (O_2-production) and respiration of five coral species in three different depths (5 m, 10 m, 20 m) was investigated. All species showed reduced photosynthesis rates with increasing depth. The reduction of the photosynthesis is not linearly correlated with the reduction of photon flux density along the bathymetric gradient. This incited, at least in higher depths, strategies of photosynthetic adaptation to the reduced photon flux densities. Most of the coral species showed the highest photosynthetic efficiency (α-Slope) at 10 m depth. Only *Mycedium elephantotus* had the highest efficiency at 20 m depth. The compensation light intensity (I_C) and the saturation light intensity (I_K) of all species decreased with increasing depth.

7 Bibliographie

Bak R.P.M., 1973
Coral weight increment in situ. A new method to determine coral growth
Mar. Biol. 20, 45-49

Bak R.P.M., M.J.E. Carpay; E. de Ruyter van Steveninck , 1984
Densities of the sea urchin *Diadema antillarum* before and after mass mortalities on the coral reefs of Curacao.
Marine Ecology Progress Series, 17, 105-108

Baker P. A., J. N. Weber, 1975
Coral growth rate: variation with depth.
Earth Plantet. Sci. Lett., 27, 57-61

Barnes D.J., 1972
The structure and formation of growth-ridges in scleractinian coral skeletons
Proc. R. Soc. Lond. B., 182, 331-350

Barnes D.J., B. E. Chalker, 1990
Calcification and photosynthesis in reef-building corals and algae.
In: Coral Reefs, Z. Dubinsky (ed.), Elsevier, Amsterdam

Barnes D.J., C.J. Crossland, 1977
Coral calcification: Sources of error in radio isotopic techniques
Mar. Biol., 42, 119-129

Barnes D.J., C.J. Crossland, 1980
Diurnal and seasonal variations in the growth of a staghorn coral measured by time lapse photography
Limnol. Oceanogr., 25, 1113-1117 Prüfen

Barnes D.J., C.J. Crossland, 1982
Variability in the calcification rate of *Acropora acuminata* measured with radioisotopes.
Coral Reefs, 1, 53-57

Birkeland C., 1996
Life and death of coral reefs.
Chapman & Hall; New York

Brazeau D.A., H.R. Lasker, 1992
Growth rates and growth strategy in a colonial marine invertebrate, the Caribbean Octocoral Briareum asbestinum
Biol. Bull., 183, 269-277

Brown E.B., 1996
Disturbances to Reefs in Recent Times.
Limnol. Oceanogr., 25, 1113-1117 Prüfen

Bruggemann J. H., 1995
Parrotfish grazing on coral reefs.
Phd. Universität Groningen Niederlande, ISBN 90-9007984-X

Buddemeier R.W., R. A. Kinzie, 1976
Coral growth
Oceanogr. mar. biol. A. Rev., 14, 183-225

Buddemeier R.W., J.E. Maragos, D.K. Knutson, 1974
Radiographic studies of reef coral exoskeletons: Rates and patterns of coral growth
J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 14, 179-200

Chalker B.E., 1980
Modelling light saturation curves for photosynthesis: an exponential function
J. Theo. Biol. 84,205-215

Chalker B.E., 1981
Simulating light-saturation curves for photosynthesis and calcification by reef-building corals
Mar. Biol., 63, 135-141

Chalker B. E., et al, 1988
Light and reef-building corals.
Interdisciplinary Sci. Rev., Vol13(3), 222-237

Chalker B.E., D.L. Talor, 1975
Light-enhanced calcification, and the role of oxidative phosphorylation in the calcification of the coral *Acropora cervicornis*
Proc. R. Soc. Lond. B., 190, 323-331

Chalker .E., D.L. Talor, 1978
Rhythmic variations in calcification and photosynthesis associated with the coral *Acropora cervicornis* (Lamark)
Proc. R. Soc. Lond. B., 201, 179-189

Clausen C.D., 1971
Effects of temperature on the rate of 45calcium uptake by *Pocillopora damicornis*
In: Experimental coelenterate biology, H.M. Lenhoff, L. Muscatine, L.V. Davis, Honolulu, University of Hawaii Press, 246-259

Clausen C.D., A.A. Roth, 1975
Estimation of coral growth rates from laboratory 45Ca-incorporation rates
Mar. Biol., 33, 85-91

Clausen C.D., A.A. Roth, 1975
Effect of temperature and temperature adaptation on calcification rate in the hermatypic coral *Poicillopora damicornis*
Mar. Biol., 33, 93-100

Coles S.L., 1988
Limitations on reef coral development in the Arabian Gulf: temperature or algal competition.
Proceedings of the 6rd International Coral Reef Symposium, Australia, 3, 211-216

Coles S.L. & P.L. Jokiel, 1977
Effects of temperature on photosynthesis and respiration in hermatypic corals
Mar. Biol., 43, 209-216

Coles S.L. & P.L. Jokiel, 1978
Synergistic effects of temperature, salinity and light on photosynthesis on the in hermatypic coral *Montipora verrucosa*
Mar. Biol., 49, 187-195

Coles S.L. & H.Y. Fadlallah, 1991
Reef coral survival and mortality at lower temperature limits
Coral Reef, 9, 231-237

Cortes J., I.G. Macintyre, P.W. Glynn, 1994
Holocene growth history of an eastern Pacific fringing reef; Punta Islotes, Costa Rica
Coral Reef, 13, 65-73

Crossland C.J., 1981
Seasonal growth of *Acropora cf. Formosa* and *Pocillopora damicornis* on the high latitude reef (Houtman Abrolhos, West Austarlia)
Proceedings of the 4rd International Coral Reef Symposium, Manila, 1, 663-668

Crossland C.J., 1984
Seasonal variation in the rates of calcification and productivity in the coral *Acropora formosa* on a high-latitude reef
Mar. Ecol. Prog. Ser., 15, 135-140

Crossland C.J., D.J. Barnes, 1977
Coral calcification: Variations in apparent skeletal incorporation of radioisotopes due to different methods of processing.
Mar. Biol., 43, 57-62

Dana J.D., 1843
On the temperature limiting the distribution of corals.
Am. J. Sci., 45, 130-131

Darke W.M., D.J. Barnes, 1993
Growth trajectories of corallites and ages of polyps in massive colonies of reef building corals of the genus *Porites*
Mar. Biol., 117, 321-326

Davis, 1928
The coral reef problem
Special Publication American Geographic Society, 9, New York

Dodge R.E., S.C. Wyers, H.R. Frith, A.H. Knap, S.R. Smith, C.B. Cook, T.D. Sleeter, 1984
Coral calcification rates by the buoyant weight technique: effects of Alizarin staining
J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 75, 217-232

Doge R.D., J. Thomson, 1974
The natural radiochemical and growth records in contemporary hermatypic corals from the Atlantic and Caribbean
Earth planet. Sci. Lett., 23, 313-322

Downing N., 1985
Coral reef communities in an extreme environment: the north western Arabian Gulf
Proceedings of the 5rd International Coral Reef Congress, Tahiti, 6, 343-346

Drew E. A., 1973
The biology an physiology of alga-invertebrate symbioses. III. In situ measurements of photosynthesis an calcification in some hermatypic corals
J. exp. mar. Biol. Ecol., 13, 165-179

Dubinsky Z., T. Berman, 1981
Photosynthesis efficiencies in aquatic ecosystems.
Verh. Int. Verin. Limnol., 21, 237-243

Dubinsky Z., P.G. Falkowski, D. Scharaf, 1983
Aspects of adaptation of hermatypic corals on their endosymbiotic zooxanthellae to light.
Bull. Inst. Oceanogr. Fish., Arab Repub. Egypt; 9, 124-234

Dubinsky Z., P.G. Falkowski, J.W. Porter, L. Muscatine, 1984
Absorption and utilization of radiant energy by light- and shade-adapted Colonies of the hermatypic coral *Stylophora pistillata*.
Proc. R. Soc. Lond., 222, 203-214

Dullo W.-C., A. Esenhauer, G.A. Heiss, D. Wischow, G.F. Camoin, M. Colonna, L. Mantaggioni, 1996
Coral and reef growth in the western Indian Ocean (La Reunion, Mayotte and Seychelles)
In: Globale und regionale Steuerungsfaktoren biogener Sedimentation. J. Reitner, F. Neuweiler, F. Gunkel (ed), Göttinger Arb. Geol. Paleont., Sb2, 23-27

Erez J., 1977
Influence of symbiotic algae on the stable isotope composition of hermatypic corals: a radioactive tracer approach.
Proceedings of the 3rd International Coral Reef Symposium, Miami USA, 2, 563-569

Fabricius K.E., 1995
Nutrition and community regulation in tropical reef-inhabiting soft corals (Coelenterata: Octocorallia)
Dissertation; ISBN 3-8265-0572-7; Verlag Shaker

Falkowski P.G., Z. Dubinsky, 1981
Light-shade adaptation of *Stylophora pistillata*, a hermatypic coral from the Gulf of Eilat
Nature, 289, 172-174

Falkowski P. G., P. L. Yokiel, R. E. Kinzie, 1990
Irradiance and corals.
In: Coral reefs. Z. Dubinsky (ed.), 89-107

Franzisket L., 1964
Die Stoffwechselintensität der Riffkorallen und ihre ökologische, physiologische und soziologische Bedeutung.
z. Vergleich, Phys.,49, 91-113

Franzisket L., 1969
Riffkorallen können auch autotroph leben.
Naturwissenschaften, 56, 144

Freudental .H. D., 1962
Symbodinium gen. Nov. and *Symbiodinium microadriaticum* sp. nov., a zooxanthellae: taxonomy, life cycle and morphology.
Journal of Protozoology, 9, 45-52

Fricke H. W., H. Schuhmacher, 1983
The depth limits of Red Sea stony corals: an ecophysiological problem.
Mar. Ecol.; 4, 163-194

Gattuso J.P., 1985
Features of depth effects on *Stylophora pistillata*, a hermatypic coral in the Gulf of Aqaba (Jordan, Red Sea)
Proc. Fifth. Int. Coral Reef Cong., Tahiti, 2, 144-149

Gattuso J.P., 1987
Ecomorphologie, metabolisme, croissance et calcification du scleractiniaire a zooxanthelles *Stylophora pistillata* (Golfe d' Aqaba, Mer Rouge) - influence de l'eclaiement.
These de Docteur, Universite d' Aix-Marseille 11, France.

Genin A., B. Lazar, S. Brenner, 1995
Vertical mixing and coral death in the Read Sea following the eruption of Mount Pinatubo
Nature; 377, 507-510

Glynn P.W., R.H. Stewart, 1973
Distribution of coral reefs in the Pearl Island (gulf of Panama) in relation to thermal conditions.
Limnol. Ocenogr. ; 18, 367-378

Goreau T. F., 1959
The physiology of skeleton formation in corals. I. A method of measuring the rate og. calcium deposition by corals under different conditions.
Biol. Bull., 116, 59-75

Goreau T. F., 1961
On the relation of calcification to primary production in reef-building organisms.
In: Biology of Hydra and some other coelenterates. Lenhoff H. M. and Loomis W. F. (eds.), University of Miami Press, Florida.

Goreau T. F., 1963
Calcium carbonate deposition by coralline algae and corals in relation to their roles as reef builders.
Ann. N.Y. Acad. Sci., 117, 127-167

Goreau T. F., N. I. Goreau, C. M. Yonge, 1971
Reef corals: Autotrophs or heterotrophs?
Biol. Bull., 141, 247-260

Goreau T. F., N. I. Goreau, 1959
The physiology of skeleton formation in corals. II.Calcium deposition by hermatypic corals under various conditions in the reef
Biol. Bull. mar. biol. Lab., 117, 239-250

Grasshoff K., 1976
Methods of seawater analysis
Verlag Chemie; Weinheim / New York; 1976

Handbook of Chemistry and Physics 1974-1975
Handbook of Chemistry and Physics 1974-1975
CRC Press Inc. 1974

Harriott V.J., 1998
Growth of the staghorn coral *Acropora Formosa* at Houtmann Abrolhos, West Australia
Mar. Biol., 132, 319-325

Harrison P.L., R.C. Babcock, G.D. Büll, J.K. Oliver, C.C. Wallace, B.L. Willis, 1984
Mass spawning in tropical reef corals.
Science, 223, 1186-1189

Harrod J.J., R.E. Hall, 1962
A method for determining the surface areas of various aquatic plants
Hydrobiologia, 20, 173-178

Hassan M., 1997
Modification of carbonate substrata by bioerosion and bioaccretion on coral reefs of the Red Sea
Shaker Verlag, ISBN3-8265-3286-4

Hatcher B.G., 1990
Coral reef primary productivity: A hierarchy of pattern and process
Ecology and Evolution, 5, pp.149-155

Hayashibara T., K. Shimoike, T. Kimura, S. Hjosaka, H. Heyward, P. Harrison, K. Kudo; M. Omori, 1993
Patterns of coral spawning at Akajima Island, Okinawa, Japan.
Mar. Ecol. Progr, Ser., 101, 253-262

Heiss G.A., 1994
Coral reefs in the Red Sea: Growth, production and stable isotopes
GEOMAR REPORT, 32

Highsmith R.C., 1979
Coral growth rates and environmental control of density banding
Can. J. Bot., 57, 1332-1334

Hiscox J.D.; G.F. Israelstam, 1979
A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without **maceration**
J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 37, 105-125

Hoegh-Guldberg O., 1988
A method for determining the surface area of corals
Coral Reef, 7, 113-116

Houck J. E., R. W. Buddemeier, S. V. Smith, P. L. Jokiel, 1977
The response of coral growth rate and skeletal strontium content to light intensity and water temperature.
Proc. 3rd. Int. Coral. Reef Symp., Vo. 2, 425-431

Hubbard D.K., D. Scaturo, 1985
Growth rates of seven species of scleractinean corals from Cane Bay and Salt River, St. Croix, USVI
Bull. Mar. Sci., 36, 325-338

Hudson H.J., 1981
Growth rates in *Montastrea annularis*: a record of environmental change in Key Largo corral reef marine sanctuary, Florida
Bull. Mar. Sci., 3, 444-459

Hudson H.J., E.A. Shinn, R.B. Hally, B. Lidz, 1976
Sclerochronology: A tool for interpreting past environments
Geology 4, 361-364

Hudson H.J., G.V.N. Powell, M.B. Robblee, T.J. Smith, 1989
A 107-year-old coral from Florida Bay: barometer of natural and man induced catastrophes?
Bull. Mar. Sci., 44, 283-291

Hunte W., M. Wittenberg, 1992
Effects of eutrophication and sedimentation on juvenile corals
Mar. Biol., 114, 625-631

Hutson M., 1985
Variation in coral growth rates with the depth at Discovery Bay, Jamaica.
Coral Reefs, 4, pp19-25

Jaques T.G., E.Q. Pilson, 1980
Experimental ecology of the temperate scleractinian coral *Astrangia danae* I. Partition of respiration, photosynthesis and calcification between host and symbionts
Mar. Biol., 60, 167-178

Jaques T.G., E.Q. Pilson, 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

Jeffrey S.W., G.F. Humphrey, 1975
New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae, and natural phytoplankton
Biochem. Physiol. Pflanzen (BPP), 167, 191-194

Johannes R.E., 1983
Latitudinal limits of coral reef growth
Mar. Ecol. Prog. Ser., 11, 105-111

Jokiel R.L., J.E. Maragos; L. Franzisket, 1978
Coral growth: buoyant weight technique
Monogr. oceanogr. Methodol. (UNESCO), 5, 177-182

Kampmann H., 2002
Photobiologische, energetische und genetische Aspekte des mutualistischen Zusammenlebens von Zooxanthellen (*Sysmbiodinium sp.*) und Steinkorallen im Golf von Aqaba, Jordanien
Promotion, im Fachbereich Biologie an der Math.-Nat. der Universität zu Köln (in Vorbereitung)

Kawaguti S., D. Sakumoto, 1948
The effect of light on the calcium deposition of corals.
Bulletin of the Oceanographic Institute of Taiwan, 4, 65-70

Kenyon J.C., 1995
Latitudinal differences between Palau and Yap in coral reproductive synchrony.
Pac. Sci., 49, 156-164

Kimor B., B. Golandsky, 1977
Microplankton of the Gulf of Eilat: Aspects of seasonal and bathymetric Distribution
Mar. Biol., 42, 55-67

Klein R., Y. Loya, 1991
Skeletal growth and density patterns of two *Porites* corals from the Gulf of Eilat, Red Sea
Mar.Ecol. Prog. Ser., 77; 253-259

Klein R., J. Pätzold, G. Wefer, Y. Loya, 1992
Seasonal variations in the stable isotopic composition and the skeletal density pattern of the coral Porites lobata (Gulf of Eilat, Red Sea)
Mar. Biol., 112, 159-263

Klinker J., Z. Reiss, C. Kropach, I. Levanon, H. Harpaz, Y. Shapiro, 1978
Nutrients and biomass distribution in the Gulf of Aqaba (Eilat), Red Sea
Mar. Biol., 45, 53-64

Klinker J., Z. Reiss, C. Kropach, I. Levanon, H. Harpaz, E. Halicz , 1976
Observations on the circulation pattern in the Gulf of Elat (Aqaba) Red Sea.
Israel J. Earth-Sci., 25, 85-103

Koroleff F., 1968
Titel noch prüfen
ICES, paper C.M./C. 33

Kroll D.K., 1995
Bioerosion bygrazing Diadema sea urchins.
In: Factors of controlling Holocene reef growth: an interdisciplinary approach. H. Schumacher et al. (ed.) FACIES: 170-184

Lamberts A.E., 1978
Coral growth: Alizarin method
In: Coral reefs: research methods. Stoddart D.R., & R.E. Johannes (ed), (UNESCO), 523-527

Levanon-Spanier, I., E. Padan, Z. Reiss, 1979
Symbiosis between large Foraminifera and unicelular alge in the gulf of Eilat, Red Sea.
Micropaleont. Bull., 15, 27-34

Lewis J.B., F. Axelson, I. Goodbody, C. Page, G. Chislett, 1968
Comparative growth rates of some reef corals in the Caribbean
Marine Science Manuscript Report, McGill Universety 10, 1-27

Littler M.M., D.S. Litter, E.A. Tityanov, 1991
Comparisons of N- and P-limited productivity between height granitic islands versus low carbonate atolls in the Seychelles Archipelago: a test of the relative-dominance paradigm
Coral Reef, 10, 199-209

Loeblich A. R., III and J. L. Shely, 1979
Obsevations on the theca of the motil phase of free living and symbiotic isolates of Zooxanthella microadriatic (Freudenthal) comb. Nov.
J. of the Mar. Biol. Ass. of the U. K., 51, 227-234

Lough J.M., D.J. Barns, 1992
Comparision of skeleton density variations in Porites from the central Great Barrier Reef
J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 155, 1-25

Lough J.M., D.J. Barns, 1997
Several centuries of variation in skeletal extension, density and calcification in massive *Porites* colonies from the Great Barrier Reef: A proxy for seawater temperature and a background of variability against which to identify unnatural change
J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 211, 29-67

Loya Y., 1976
The Red Sea coral *Sylophora pistillata* is an r strategist
Nature, 259, 478-480

Loya Y., L.B. Slobodkin, 1971
The coral reefs of Eilat (Gulf of Eilat, Red Sea)
Symp. Zool. Soc. Lond., 28, 117-139

Lüning K., 1985
Meeresbotanik
Georg Thieme Verlag Stuttgart / New York; ISBN 3-13-667501-0

Manasreh R.S., 1998
Circulation of the Jordanian waters of the Gulf of Aqaba, Red Sea
Yarmouk University Jordanian

Margos J.E., 1972
A study of the ecology of Hawaiian reef corals.
Ph.D. Thesis, University of Hawaii, Honolili, 292

Marubini F., P.S. Davies, 1996
Nitrate increases zooxnathellae population density and reduces skeletogenesis in corals.
Marine Biology 127: 319-328.

McCloskey L.R., L. Muscatine, 1984
Production and respiration in the Red Sea coral *Stylophora pistillata* as a function of depth.
Proc. R. Soc. Lond., 222, 215-230

Mergner H., H. Schuhmacher, D.K. Kroll, 1992
Long-term changes in the coral community of a fore reef area near Aqaba (Red Sea): 1976-1989
Proceedings of the 7rd International Coral Reef Symposium, Guam, 1, 104-113

MERK,
Die chemische Untersuchung von Wasser
E. Merck; Darmstadt

Miller D., J. E. N. Veron, 1990
Biochemistry of a special realationship.
New Sci., 44-49

Muscatine L., 1971
Endosymbiosis of algae and coelenterates.
In: Experimental Coelenterate Biology. H.M. Lenhoff, L. Muscatine, L. V. Davis (eds)., Honolulu: University of Hawaii Press, 179-191

Muscatine L., 1973
Nutrition of corals.
In: Biology an Geology of Coral Reefs. O. A. Jones and R. Endean (eds),
Academic Press, New York, 2, Biology 1, 77-115

Muscatine L., 1974
Endosymbiosis of cnidarians and algae.
In: Coelenterate Biology: Reviews and New Perspectives. L. Muscatine and H. M. Lenhoff (eds), Academic Press, New York, 359-395

Muscatine L., 1990
The role of symbiotic algae in the carbon and energy flux in reef corals.
In: Coral Reefs, Z. Dubinsky (ed.), Elsevier, Amsterdam

Muscatine L., J. W. Porter, 1977
Reef corals: Mutualistic symbiosis adapted to nutrient-poor environments.
Bioscience, 27, 454-460

Porter J. W., 1974
Zooplankton feeding by the Caribbean reef-building coral. *Montastrea cavernosa*.
Proc. 2nd Int. Coral Reef Symp. Brisbane, 1, pp.111-125

PorterJ. W., L. Muscatine, Z. Dubinsky, P. G. Falkowski, 1984
Primary production and photoadaptation in light- and shade-adapted colonies of the symbiotic coral, *Stylophora pistillata.*
Proc. R. Soc. Lond. B, 222-161

Reiss Z., L Hottinger, 1984
The Gulf of Aqaba, Ecological Micropaleontology
Springer Verlag Berlin

Richmond R.H., 1990
Relationships among reproductive mode, biogeographic distribution patterns evolution in scleractinian corals.
In: Advances in invertebrate reproduction. M. Hoshi and O, Yamashita (eds.) 5, 317-322

Richter G., 1988
Stoffwechselphysiologie der Pflanzen
Thieme Verlag, ISBN 3 13 442005 8

Rinkevich B., Y. Loya, 1979
The reproduction of the Red Sea coral *Stylophora pistillata*. I. Gonads and planulae
Mar. Ecol. Prog. Ser., 1, 133-144

Riegl B., G.M. Branch, 1995
Effects of sediment on the energy budgets of four scleractinian (Bourne 1900) and five alcyonacean (Lamouroux 1816) corals
J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 186, 259-275

Rinkevich B., Y. Loya, 1984 a
Does light enhance calcification in hermatypic corals
Mar. Biol., 80, 1-6

Rinkevich B., Y. Loya, 1985
Coral isomone: a proposed chemical signal controlling intraclonal growth patterns in a branching coral.
Bull. Mar. Sci., 36, 319-324

Rinkevich B., Y. Loya, 1984 b
Coral illumination through an optic glassfiber: incorporation of 14C photosynthesis.
Mar. Biol., 80, 7-15

Roberts H.H., J.N. Suhayda, 1983
Wave-current interactions on a shallow reef (Nicaragua, Centarl America)
Coral Reef, 1, 209-214

Roberts H.H., S.P. Murray, J.N. Suhayda, 1977
Physical processes on a fore-reef shelf environment.
Proceedings of the 3rd International Coral Reef Symposium, Miami USA, 2, 507-516

Roman M.R., M.J. Furnas, M.M. Mullin, 1990
Zooplankton abundance and grazing at Davies Reef, Great Barrier Reef, Australia
Mar. Biol., 105, 73-82

Rosen B.R., 1971
The distribution of reef corals genera in the Indian Ocean
Symp. Zool. Soc. Lond., 28, 263-299

Rosen B.R., 1984
Reef corals biogeography and climate through the Late Cainozoic: just islands in the sun or a critical pattern of islands?
In: Fossils and climate, P. Brenchley (ed.), Wiley, New York, 201-262

Schlesinger Y., Y. Loya, 1985
Coral community reproductive patterns: Red Sea versus the Great Barrier Reef
Science, 228, 1333-1335

Shinn E.A., 1966
Coral growth rate, and environmental indicator
Journal of Paleontology 40, 233-240

Shinn E.A., 1976
Coral reef recovery in Florida and the Persian Gulf
Environ. Geol., 1, 241-254

Smith S.V. , 1973
Carbon dioxide dynamics: a record of organic carbon production, respiration, and calcification in the Eniwetok reef flat community
Limnol. Oceanogr., 18, 106-120

Smith S.V. , 1981
The Houtman Abrolhos Islands: carbon metabolism of coral reefs at hight latitude.
Limnol. Oceanogr., 26, 612-621

Smith D., L. Muscatine, D. Lewis, 1969
Carbohydrate movements from autotrophs to heterotrophs in parasitic and mutualistic symbiosis.
Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 44, 17-90

Smith S.V., G.S. Key, 1975
Carbon dioxide and metabolism in marine environments
Limnol. Oceanogr., 20, 493-495

Sohn J.J., 1977
Changes in morphology and abundance of *Stylophora pistillata* and *Acropora variabilis* (Anthozoa, Hexactiniaria) with respect to depth at Elat, Red Sea.
Int. Revue ges. Hydrobiol.; 62, 157-160

Sorokin, Y.I, 1993
Coral Reef Ecology, Ecological Studies
Springer-Verlag. Berlin.

Spencer Davies P., 1989
Short-term growth measurements of corals using an accurate buoyant weighing technique
Mar. Biol., 101, 389-395

Spencer Davies P., 1990
A rapid method for assessing growth rates of corals in relation to water pollution
Mar. Pol. Bul., 21, 346-348

Spencer Davies P., 1991
Effect of daylight variations on the energy budgets of shallow-water corals
Mar. Biol., 108, 137-144

Stoddart D.R. , 1969
Ecology and morphology of recent coral reefs
Biological Reviews of the Cambridge Society, 44, 433-498

Svoboda A., 1978
In situ monitoring of oxygen production and respiration in Cnidaria with an without zooxanthellae.
In: Physiology and behaviour of marine organisms. D.s. McLusky & A.J. Berry (ed.), Pergamon Press Oxford, 387-405

Svoboda A., T. Porrmann, 1980
Oxygen production and uptake by symbiotic *Aiptasia diaphana* (Rapp), (Anthozoa Coelenterata) adapted to different light intensities.
In: Nutrition in the lower Metazoa. D.C. Smith & Y Tiffon (ed.), Pergamon Press, New York, 87-99

Taylor D. L., 1973
Symbiotic pathways of carbon in coral reef ecosystems. Present status and future prospectives.
Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, 24, 276-283

Taylor D. L., 1971 a
Patterns of carbon translocation in algal-invertebarte symbiosis. In K. Nisizawa (ed.), Proceedings of the Seventh International Seaweed Symposium.
Tokyo: University of Tokyo Press, 590-607

Taylor D. L., 1971 b
Ultrastructure of the „zooxanthellae“ Endodinium Chatonii in situ.
J. of the Mar. Biol. Ass. of the U. K., 59, 195-205

Vago R., Z. Dubinsky, A. Genin, M. Ben□Zion, Z. Kizner, 1997
Growth rates of three symbiotic corals in the Red Sea
Limnol. Oceanogr., 42, 1814-1819

van Treeck P., 1998
Bioerosion - Riffgestaltung mit Säure und Meißel
Meer und Museum, 14, 44-51

van Treeck P., 2001
Beiträge zur Wiederbesiedlung natürlicher, seminatürlicher und künstlicher Riffsubstrate durch Steinkorallen und andere marine Invertebraten
Promotion, im Fachbereich Biologie an der Math.-Nat. der Universität zu Essen

van Treeck P., H. Schuhmacher, M. Paster, 1996
Grazing and bioerosion by herbivorous fishes- Ky processes structuring coral reef communities.
In: Globale und regionale Steuerungsfaktoren biogener Sedimentation. J. Reitner, F. Neuweiler, F. Gunkel (ed), Göttinger Arb. Geol.Paläont. Sb2, 133-137

Vandermeulen J. H., L. Muscatine, 1974
Influence of symbiotic algae on calcification in reef corals: critique and progress report
In: Symbiosis in the sea, W. B. Vernberg (ed.). Columbia, 1-18

vandermeulen J. H., N. Davis, L. Muscatine, 1972
The effect of inhibitors of photosynthesis on zooxanthellae from corals and other invertebrates.
Mar. Biol., 16, 185-191

Vaughan T.W., 1918
Temperature of the Florida coral-reef tract
Carnegie Inst. Washington Publ., 213, 321-339

Vaughan T.W., 1919
Corals and the formation of coral reefs
Smithson. Inst. Annu. Rep., 189-238

Vaughan T.W., J.W. Wells, 1943
Revision of suborders, families, and genera of Scleractinia
Spec. Pap. Geol. Soc. Am., 44, 1-363

Weber J.N., E.W. White, 1974
Activation energy for skeletal aragonit deposited by the hermatypic coral *Platygyra spp.*.
Mar. Biol., 26, 353-359

Weber J.N., E.W. White, P.H. Weber, 1975
Correlation of density banding in reef corals with environmental parameters: The basis of interpretation of chronological records preserved in the coralla of corals
Paleobiology 137-149

Weiser W., 1951
Über die quantitative Bestimmung der algenbewohnenden Mikrofauna felsiger Meeresküsten
Oikos, 3, 124-131

Wells J.W., 1954
Recent Corals of the Marshall Islands
United States Geological Survey Professional Paper, 200-I, 285-486

Wells J.W., 1957
Coral reefs
Memoirs of the Geological Society of America, 67, 609-631

Wood R., 1999
Reef Evolution
Oxford University Press, ISBN 0-19-854999-7

Yonge C. M., 1930
Studies of the physiology of corals. I. Feeding mechanisms and food.
Scientific Report of the Great Barrier Reef Expedition, 1928-29 British Museum (Natural History), 1, 13-57

Yonge C. M., 1931
The significance of the relationship between corals an Zooxanthellae.
Nature, 128, 309-311

Yonge C. M., 1940
The biology of reef-building corals.
Scientific Report of the Great Barrier Reef Expedition, 1928-29 British Museum (Natural History), 1, 353-91

Yonge C. M., 1944
Experimental analysis of the association between invertebrates and unicellular algae.
Biological Reviews of the Cambridge philosophical Society, 19, 68-80

Yonge C. M., 1957
Symbiosis.
Memories of the Geological Society of America, 67, 429-442

Yonge C. M., 1958
Ecology and physiology of reef-building corals.
In: Perspectives in Marine Biology. A.A. Buzzati-Traverso (ed.), Berkley, University of California Press, 117-135

Yonge C. M., 1963
The biology of coral reefs.
Advances in Marine Biology, Vo. 1, 209-260

Yonge C. M., 1968
Living corals.
Proc. R. Soc. Lond. B, 169, 329-344

Yonge C. M., 1973
Coral reef project -- papers in memory of Dr. Thomas F. Goreau. 1. The nature of reef-building (hermatypic) corals.
Bulletin of Marine Science, 23, 1-15

Yonge C. M., M. J. Yonge, A. G. Nicholles, 1932
Studies on the physiology of corals. VI. The relationship between respiration in corals and the production of oxygen by their zooxanthellae.
Scientific Report of the Great Barrier Reef Expedition, 1928-29 British Museum (Natural History), 1, 213-251

Yonge C. M., A. G. Nicholles, 1931
Studies on the physiology of corals. V. The effects of starvati on, in light and in darkness, on the relationship between corals and zooxanthellae.
Scientific Report of the Great Barrier Reef Expedition, 1928-29 British Museum (Natural History), 1, 177-211

8 Anhang:

8.1 Karbonatproduktion

Tabelle 26 Karbonatproduktion korrigiert mit der Flächendeckung der Korallen, berechnet über den Gesamtverlauf des Transsektes für alle untersuchten Korallenarten, sowie aus Mittelwerten für die nicht untersuchten Korallenarten.

Karbonatproduktion (reale Bedeckung) in der jeweiligen Tiefe des Profils intapoliert (kg Jahr^{-1})														
	vertikale Strecke [m]	Tiefe [m]	*Acropora variabilis*	*Acxropra squarosa*	*Stylophora pistillata*	*Mycedium elephantotus*	*Porites solida*	*Porites lutea*	*Favites peresi*	*Goniastrea retiformis*	*Plategyra lamelina*	nicht untersuchte Korallen	Summe aller Korallen	vertikaler Riffzuwachs in mm
	0,0	0,0	0,000	0,000	0,000		0,000		0,000	0,000	0,000	0,000	**0,000**	
	2,0	0,2	0,0825	0,0058	0,0174		0,0063		0,0019	0,0014	0,0026	0,1609	**0,279**	0,0561
	3,9	0,6	0,2475	0,0174	0,0523		0,0190		0,0057	0,0042	0,0077	0,4828	**0,837**	0,1708
	5,9	0,7	0,2888	0,0202	0,0610		0,0221		0,0066	0,0049	0,0090	0,5632	**0,976**	0,1954
	7,9	1,0	0,4126	0,0289	0,0872		0,0316		0,0095	0,0069	0,0129	0,8046	**1,394**	0,2820
	9,9	0,7	0,2888	0,0202	0,0610		0,0221		0,0066	0,0049	0,0090	0,5632	**0,976**	0,1974
	11,9	0,6	0,2475	0,0174	0,0523		0,0190		0,0057	0,0042	0,0077	0,4828	**0,837**	0,1675
	13,9	0,5	0,2063	0,0145	0,0436		0,0158		0,0047	0,0035	0,0065	0,4023	**0,697**	0,1396
	14,9	0,5	0,1031	0,0072	0,0218		0,0079		0,0024	0,0017	0,0032	0,2012	**0,349**	0,1394
	15,9	0,5	0,1031	0,0072	0,0218		0,0079		0,0024	0,0017	0,0032	0,2012	**0,349**	0,1394
	16,9	0,5	0,1031	0,0072	0,0218		0,0079		0,0024	0,0017	0,0032	0,2012	**0,349**	0,1394
	17,9	0,5	0,1031	0,0072	0,0218		0,0079		0,0024	0,0017	0,0032	0,2012	**0,349**	0,1394
	17,9	1,5	0,3094	0,0217	0,0654		0,0237		0,0071	0,0052	0,0097	0,6035	**1,046**	2,0913
	18,9	1,3	0,2682	0,0188	0,0567		0,0205		0,0062	0,0045	0,0084	0,5230	**0,906**	0,3700
	20,8	1,5	1,5472	0,1085	0,3269		0,1185		0,0356	0,0260	0,0484	3,0173	**5,228**	0,4269
	21,4	0,7	0,1444	0,0101	0,0305		0,0111		0,0033	0,0024	0,0045	0,2816	**0,488**	0,3253
	23,4	0,5	0,2063	0,0145	0,0436		0,0158		0,0047	0,0035	0,0065	0,4023	**0,697**	0,1401
	25,4	0,5	0,2063	0,0145	0,0436		0,0158		0,0047	0,0035	0,0065	0,4023	**0,697**	0,1394
	27,4	0,5	0,2063	0,0145	0,0436		0,0158		0,0047	0,0035	0,0065	0,4023	**0,697**	0,1394
	28,2	1,1	0,2269	0,0159	0,0479		0,0174		0,0052	0,0038	0,0071	0,4425	**0,767**	0,3834
	30,0	1,9	0,7839	0,0550	0,1656		0,0601		0,0180	0,0132	0,0245	1,5287	**2,649**	0,5781
	32,0	2,1	0,8664	0,0607	0,1831		0,0664		0,0199	0,0146	0,0271	1,6897	**2,928**	0,5885
	33,9	2,6	1,0727	0,0752	0,2266		0,0822		0,0247	0,0180	0,0336	2,0920	**3,625**	0,7488
	35,9	2,8	1,1552	0,0810	0,2441		0,0885		0,0266	0,0194	0,0362	2,2529	**3,904**	0,7847
	37,9	2,9	1,1965	0,0839	0,2528		0,0917		0,0275	0,0201	0,0374	2,3334	**4,043**	0,8097
	39,9	3,2	1,3203	0,0926	0,2790		0,1011		0,0304	0,0222	0,0413	2,5747	**4,462**	0,9025
	41,9	2,9	1,1965	0,0839	0,2528		0,0917		0,0275	0,0201	0,0374	2,3334	**4,043**	0,8179
Haupt-Produktionsbereich mit 62% der Gesamtproduktion in 47% des gesamten Riffabschnittes	43,6	3,9	1,6091	0,1128	0,3400	0,0000	0,1233	0,0000	0,0370	0,0271	0,0504	3,1380	**5,437**	1,2557
	45,6	4,4	1,5810	0,1471	0,3953	0,0066	0,1180	0,0362	0,0469	0,0329	0,0599	3,1862	**5,610**	1,1588
	47,5	4,8	1,5117	0,1785	0,4418	0,0131	0,1096	0,0724	0,0559	0,0380	0,0682	3,1539	**5,643**	1,1519
	49,5	5,2	1,4424	0,2099	0,4884	0,0197	0,1011	0,1085	0,0649	0,0432	0,0765	3,1217	**5,676**	1,1587
	51,5	5,4	1,4077	0,2256	0,5117	0,0230	0,0969	0,1266	0,0694	0,0457	0,0806	3,1055	**5,693**	1,1443
	53,4	5,8	1,3384	0,2569	0,5583	0,0296	0,0885	0,1628	0,0784	0,0509	0,0889	3,0733	**5,726**	1,1688
	55,4	6,0	1,3038	0,2726	0,5815	0,0328	0,0843	0,1809	0,0829	0,0535	0,0930	3,0572	**5,742**	1,1543
	57,4	6,3	1,2518	0,2962	0,6165	0,0378	0,0780	0,2080	0,0896	0,0573	0,0992	3,0330	**5,767**	1,1667
	59,4	6,4	1,2345	0,3040	0,6281	0,0394	0,0759	0,2171	0,0918	0,0586	0,1013	3,0249	**5,776**	1,1566
	61,4	6,5	1,2171	0,3119	0,6398	0,0411	0,0738	0,2261	0,0941	0,0599	0,1034	3,0169	**5,784**	1,1582
	63,4	6,5	1,2171	0,3119	0,6398	0,0411	0,0738	0,2261	0,0941	0,0599	0,1034	3,0169	**5,784**	1,1568
	65,4	6,8	1,1652	0,3354	0,6747	0,0460	0,0674	0,2532	0,1008	0,0637	0,1096	2,9927	**5,809**	1,1750
	67,3	6,5	1,2171	0,3119	0,6398	0,0411	0,0738	0,2261	0,0941	0,0599	0,1034	3,0169	**5,784**	1,1700
	69,2	7,3	1,0785	0,3746	0,7329	0,0542	0,0569	0,2985	0,1120	0,0702	0,1199	2,9524	**5,850**	1,2766
	71,2	7,5	1,0439	0,3903	0,7562	0,0575	0,0527	0,3165	0,1165	0,0727	0,1241	2,9362	**5,867**	1,1792
	73,2	7,6	1,0265	0,3982	0,7678	0,0591	0,0506	0,3256	0,1188	0,0740	0,1261	2,9282	**5,875**	1,1765
	75,2	7,5	1,0439	0,3903	0,7562	0,0575	0,0527	0,3165	0,1165	0,0727	0,1241	2,9362	**5,867**	1,1748
	77,1	7,9	0,9746	0,4217	0,8028	0,0640	0,0443	0,3527	0,1255	0,0779	0,1323	2,9040	**5,900**	1,2043
	79,0	8,5	0,8706	0,4688	0,8726	0,0739	0,0316	0,4070	0,1390	0,0856	0,1448	2,8556	**5,949**	1,2473
	80,8	9,5	0,6973	0,5473	0,9891	0,0903	0,0105	0,4974	0,1614	0,0984	0,1654	2,7750	**6,032**	1,3931
	82,5	10,5	0,5841	0,5774	1,0085	0,1826	0,0000	0,5456	0,1670	0,1029	0,1712	2,6812	**6,021**	1,3904
	84,4	9,9	0,6280	0,5787	1,0356	0,0969	0,0021	0,5336	0,1704	0,1036	0,1737	2,7427	**6,065**	1,2716
	86,2	10,8	0,5682	0,5720	0,9853	0,2331	0,0000	0,5474	0,1637	0,1018	0,1685	2,6491	**5,989**	1,3413
	88,2	11,1	0,5523	0,5665	0,9620	0,2836		0,5492	0,1603	0,1006	0,1658	2,6170	**5,957**	1,2051
	90,2	10,9	0,5629	0,5702	0,9775	0,2499		0,5480	0,1626	0,1014	0,1676	2,6384	**5,978**	1,2017
	92,1	11,1	0,5523	0,5665	0,9620	0,2836		0,5492	0,1603	0,1006	0,1658	2,6170	**5,957**	1,1975
	94,0	11,8	0,5151	0,5538	0,9077	0,4013		0,5533	0,1525	0,0979	0,1594	2,5421	**5,883**	1,2561
	95,7	12,8	0,4621	0,5356	0,8302	0,5695		0,5593	0,1413	0,0941	0,1504	2,4351	**5,778**	1,3343
	97,7	13,1	0,4461	0,5302	0,8070	0,6200		0,5610	0,1379	0,0929	0,1476	2,4030	**5,746**	1,1623
	99,5	14,0	0,3984	0,5138	0,7372	0,7713		0,5664	0,1278	0,0895	0,1395	2,3068	**5,651**	1,2655
	101,3	14,8	0,3559	0,4993	0,6752	0,9059		0,5711	0,1188	0,0864	0,1322	2,2212	**5,566**	1,2146
	103,3	15,2	0,3347	0,4921	0,6442	0,9732		0,5735	0,1143	0,0848	0,1286	2,1784	**5,524**	1,1275
	105,2	15,8	0,3028	0,4812	0,5977	1,0741		0,5771	0,1076	0,0825	0,1231	2,1142	**5,460**	1,1448

Tabelle 26 Karbonatproduktion korrigiert mit der Flächendeckung der Korallen, berechnet über den Gesamtverlauf des Transsektes für alle untersuchten Korallenarten, sowie aus Mittelwerten für die nicht untersuchten Korallenarten.

Karbonatproduktion (reale Bedeckung) in der jeweiligen Tiefe des Profils intapoliert (kg Jahr^{-1})															
	vertikale Strecke [m]	**Tiefe [m]**	***Acropora variabilis***	***Acxropra squarosa***	***Stylophora pistillata***	***Mycedium elephantotus***	***Porites solida***	***Porites lutea***	***Favites peresi***	***Goniastrea retiformis***	***Plategyra lamelina***	**nicht untersuchte Korallen**	**Summe aller Korallen**	**vertikaler Riffzuwachs in mm**
	107,0	16,6	0,2604	0,4666	0,5357	1,2087		0,5818	0,0986	0,0794	0,1159	2,0286	**5,376**	1,1731
	107,9	18,4	0,1648	0,4339	0,3962	1,5114		0,5925	0,0784	0,0725	0,0995	1,8361	**5,185**	2,3792
	109,5	19,6	0,1012	0,4121	0,3032	1,7133		0,5996	0,0650	0,0679	0,0886	1,7077	**5,059**	1,2646
	111,2	20,7	0,0773	0,3920	0,2643	1,7540		0,5860	0,0593	0,0646	0,0830	1,6661	**4,947**	1,1846
	112,9	21,8	0,0732	0,3717	0,2520	1,7122		0,5610	0,0574	0,0619	0,0797	1,6679	**4,837**	1,1583
	114,5	22,9	0,0692	0,3514	0,2396	1,6703		0,5359	0,0555	0,0593	0,0765	1,6698	**4,728**	1,1321
	115,7	24,5	0,0632	0,3219	0,2217	1,6095		0,4995	0,0527	0,0554	0,0719	1,6725	**4,568**	1,5228
	117,3	25,7	0,0587	0,2998	0,2083	1,5639		0,4722	0,0506	0,0525	0,0684	1,6745	**4,449**	1,1122
	118,5	27,3	0,0528	0,2703	0,1903	1,5031		0,4358	0,0479	0,0486	0,0637	1,6772	**4,290**	1,4299
	120,0	28,6	0,0480	0,2463	0,1757	1,4537		0,4062	0,0456	0,0454	0,0599	1,6794	**4,160**	1,0949
	121,4	30,1	0,0424	0,2187	0,1589	1,3967		0,3721	0,0430	0,0418	0,0555	1,6819	**4,011**	1,2128
	122,4	31,8	0,0361	0,1874	0,1399	1,3321		0,3334	0,0401	0,0377	0,0506	1,6847	**3,842**	1,4586
	123,9	33,1	0,0312	0,1634	0,1253	1,2827		0,3038	0,0378	0,0345	0,0468	1,6869	**3,712**	0,9770
	125,3	34,6	0,0257	0,1357	0,1085	1,2256		0,2696	0,0352	0,0309	0,0424	1,6894	**3,563**	1,0774
	126,5	36,2	0,0197	0,1062	0,0905	1,1648		0,2332	0,0324	0,0270	0,0377	1,6921	**3,404**	1,1346
	128,0	37,5	0,0149	0,0823	0,0759	1,1154		0,2036	0,0302	0,0238	0,0339	1,6943	**3,274**	0,8618
	129,3	39,0	0,0093	0,0546	0,0591	1,0584		0,1695	0,0276	0,0202	0,0295	1,6968	**3,125**	0,9449
	130,7	40,4	0,0041	0,0288	0,0434	1,0052		0,1376	0,0251	0,0168	0,0254	1,6992	**2,986**	0,8362
	Mittelwert :		**0,578**	**0,244**	**0,393**	**0,642**	**0,050**	**0,374**	**0,064**	**0,045**	**0,073**	**1,926**	**4,029**	**0,947**
	Median :		**0,398**	**0,226**	**0,264**	**0,284**	**0,051**	**0,372**	**0,051**	**0,045**	**0,068**	**2,092**	**4,837**	**1,154**
	Max :		**1,609**	**0,579**	**1,036**	**1,754**	**0,123**	**0,600**	**0,170**	**0,104**	**0,174**	**3,186**	**6,065**	**2,379**
	Min :		**0,004**	**0,006**	**0,017**	**0,000**	**0,000**	**0,000**	**0,002**	**0,001**	**0,003**	**0,161**	**0,279**	**0,056**
	Summe :		**44,541**	**18,750**	**30,276**	**32,754**	**2,453**	**19,086**	**4,953**	**3,498**	**5,600**	**148,320**	**310,2**	
	Rang :		**1**	**5**	**3**	**2**	**9**	**4**	**7**	**8**	**6**			
	Hauptproduktion :		**191,1**	**kg m^{-2} Jahr^{-1}**			**62%**			**im Mittel :**		**2,373**	**kg m^{-2} Jahr^{-1}**	
	Streckenbereich :		**43,6m -105,2m**		**61,6 m**		**47%**	**vertikales Riffwachstum :**				**0,949**	**mm Jahr^{-1}**	
		Tiefenbereich :	**3,9m - 15,8m**				**29%**				**Dichte :**	**2,5**	**g cm^{-3}**	

8.2 Eichgerade zur Bestimmung der Korallenoberflächen

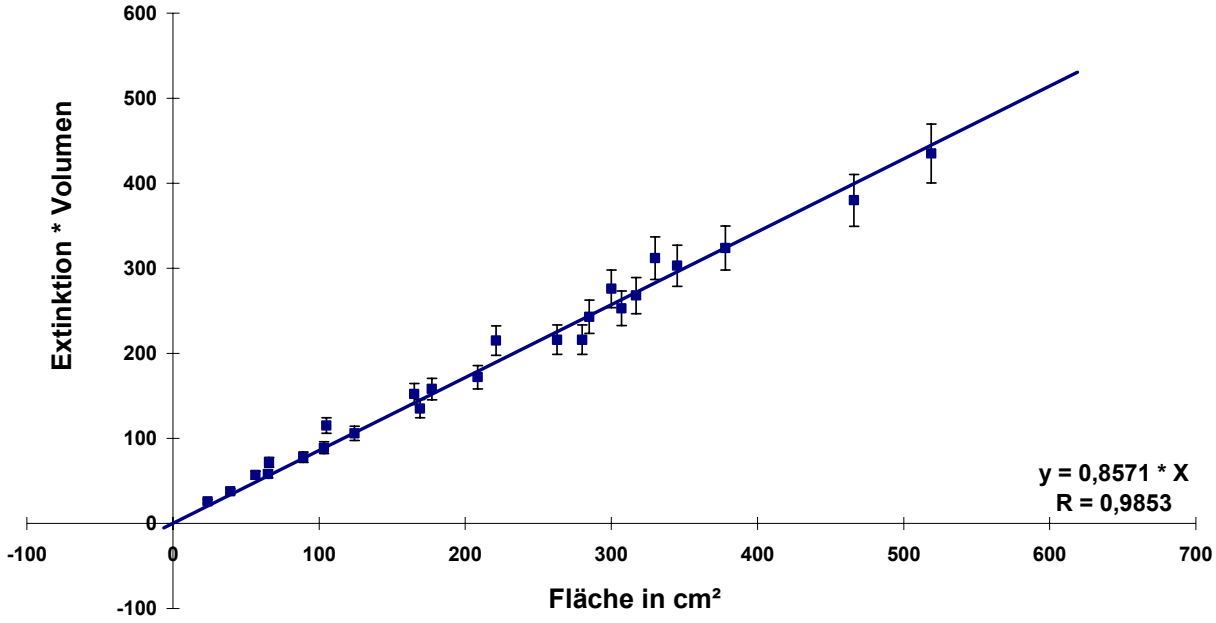


Abbildung 31. Eichgerade zur Bestimmung von Korallenoberflächen (n=7). Es wird hier die mit dem Spülvolumen multiplizierte Extinktion (660nm) der Spüllösung gegen die Oberfläche (cm²) der Eichkörper aufgetragen.

8.3 Eichgerade zur Bestimmung des Phosphatgehaltes

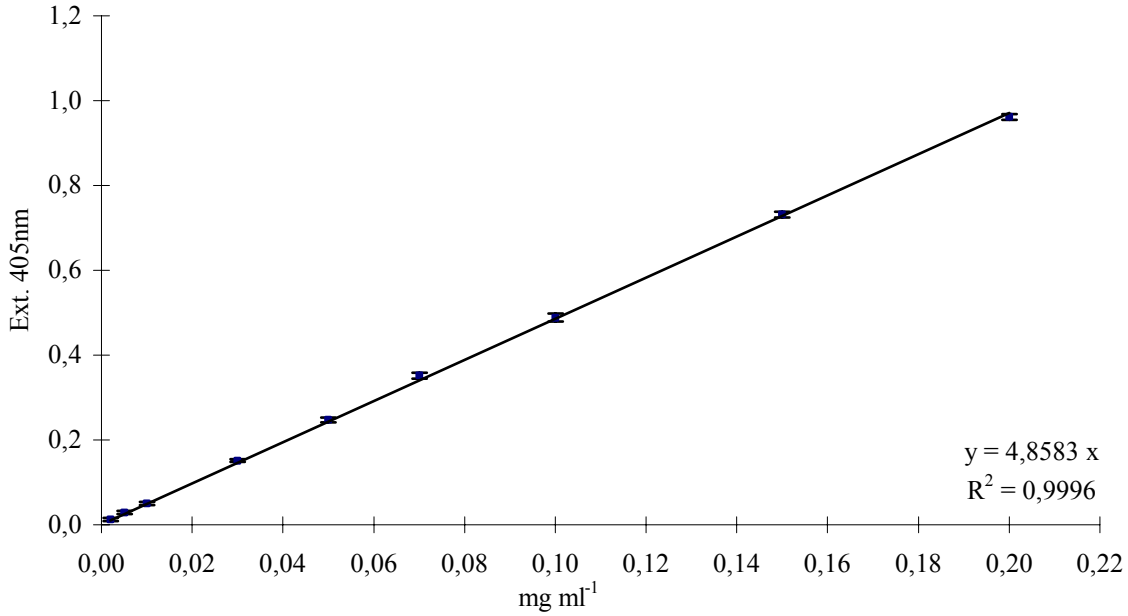


Abbildung32 Eichgerade zur Bestimmung der Phosphatkonzentration. Extinktion bei 405nm.

9 Dank

Herrn Prof. Dr. D. Schlichter, Universität zu Köln, danke ich für die Anregung zur Bearbeitung des Themas und die Möglichkeit in seiner Gruppe zu arbeiten. Seine Unterstützung bei der Planung und Umsetzung der Feldarbeit in Aqaba war unersetzlich. Ich danke ausdrücklich für die freundschaftliche und geduldige Begleitung besonders während der Endphase der Erstellung der vorliegenden Arbeit.

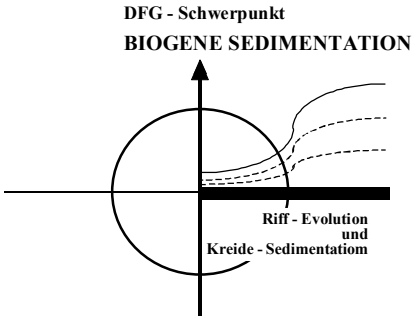
Besonderen Dank schulde ich Frau Heike Kampmann aus der Arbeitsgruppe Schlichter, die ein immer währender Quell für Anregungen in inhaltlichen Diskussionen war und mich zum anderen während unzähliger Tauchgänge wachsam im Auge hielt.

Der Arbeitsgruppe Schuhmacher, Universität Essen, und hier namentlich Herrn Dr. Götz Reinicke, Herrn Peter van Treeck sowie nicht zuletzt Herrn Dieter Kroll und Herrn Markus Paster danke ich für die stets freundschaftliche und konstruktive Zusammenarbeit im Verlauf der langen Aufenthalte in Aqaba unter doch teilweise recht komplizierten Bedingungen. Sie waren darüber hinaus immer wichtige Gesprächspartner bei vielen anregender Diskussionen.

Herrn Dr. Svoboda möchte ich für Überlassung der in situ Meßapparatur danken, sowie für die Einweisung in die Grundtechniken und Probleme der in situ Sauerstoffproduktionsmessungen.

Herrn Prof. Dr. C. Dullo, GEOMAR Kiel, möchte ich für die Möglichkeit danken, die gesamte Analytik der Kohlenstoff- und Stickstoffbestimmung am GEOMAR in Kiel durchführen zu können.

Die Durchführung der Untersuchungen und Auslandsaufenthalte wurden von der DFG im Rahmen des Schwerpunktprogramms „Biogene Sedimentation –Riffevolution“ in dankenswerter Weise unterstützt (AZ. Schl 115/8,1 – 8,3)



10 Erklärung:

Ich versichere, daß ich die von mir vorgelegte Dissertation selbständig 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.

.....
Martin Ludwig Kuhrau

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 Aproach
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 Dependance upon the Availability of Food and the Trophic Potential of Endolithic Algae
Göttinger Arb. Geol. Paläont., Sb2, 111-118

11 Lebenslauf

Name :	**Kuhrau**
Vorname :	**Martin Ludwig**
Geboren am :	12.03.1964
in :	Köln
Wohnsitz :	Intzestr. 162 42859 Remscheid

Schulausbildung :

Grundschule: **Sep. 1970** Einschulung in die katholische Grundschule Volberger Weg (Köln Rath)
Jul. 1971 Umzug nach Jakarta Indonesien und erneute Einschulung in die Grundschule der Deutschen Schule Djakarta.
Sep. 1974 Rückkehr nach Köln und Weiterführung der Grundschulausbildung an der katholische Grundschule Volberger Weg (Köln Rath).

Gymnasium: **Sep. 1975** Besuch der IGS Holweide (Köln).

Abitur: **Mai 1984** Erlangen der allgemeinen Hochschulreife.

Studium :

Grundstudium: **Okt. 1984** Beginn des Studiums im Fachbereich Biologie an der Universität zu Köln.

Vordiplom: **Feb. 1987** Bestehen der Vordiplomsprüfungen im Fachbereich Biologie.

Hauptstudium: **Apr. 1987** Beginn des Hauptstudienganges Biologie.

Arbeiten während des Studiums:
Jun. 1988 - Mai 1989 Zeitangestellter (18 Semesterwochenstunden) in der Wissenschaftsredaktion der Westdeutschen Rundfunks (WDR). Vorwiegend mit Recherchen und redaktioneller Arbeit beschäftigt.
Sep. 1989 - Mai. 1990 Zeitangestellter bei der Firma GEOS GmbH Dr. Weggen & Partner. Hauptaufgabe war die Probennahme im Rahmen der Erstellung von Bodengutachten.

Diplomprüfung: **Sep. 1990** Bestehen der Diplomhauptfachprüfungen im Hauptfach Zoologie und den Nebenfächern Biochemie und Pharmakologie.

Diplomarbeit: **Okt. 1990** Beginn der Diplomarbeit am Ökophysiologischen Lehrstuhl des Zoologischen Instituts der UNI Köln in der Arbeitsgruppe von Prof. Dr. D. Schlichter.

Diplom: **Feb. 1992** Fertigstellung der Diplomarbeit ("Anpassung der zooxanthelaten Seeanemone *Anemonia sulcata* an unterschiedliche Lichtbedingungen") und Erhalt des Diplomzeugnisses.

Promotion: **Feb. 1992** Beginn der Promotion im Rahmen des DFG-Schwerpunktes: **"Globale und Regionale Steuerungsprozesse biogener Sedimentation"**. In der Arbeitsgruppe von Prof. Dr. D. Schlichter.

Anstellung an der Universität zu Köln von Feb. 1992 - Sep. 1994 Anstellung als Wissenschaftlicher Mitarbeiter an der UNI Köln.

Forschungsaufenthalte:

28.02.92 - 16.06.92 16.09.92 - 18.12.92
26.05.93.- 30.09.93 06.01.94 - 16.04.94
18.11.95 - 03.12.95
An der Marine Science Station in Aqaba, Jordanien im Rahmen der Promotion.

Anstellung: **Jan. 1996** bei der Firma GEOS GmbH Dr. Weggen & Partner. Hauptaufgabe war die Probennahme im Rahmen der Erstellung von Bodengutachten.

Selbstständig: **Juni. 1996** Gründung des Umweltberatungsbüros Althoff & Kuhrau Arbeitsschwerpunkte sind Erkennen und Bewerten von Umweltschäden in Boden, Wasser, Luft, Risikoabschätzungen, Entsorgungs- und Sanierungskonzepte.

Anstellung: **Apr. 1999** bei der Firma ITB-AG. Die Hauptaufgaben liegen hier beim Projektmanagement im Rahmen der Einführung von Krankenhausinformationssystemen.