

1 Einleitung

"When we pick out anything by itself,
we find it hitched to everything else in the universe"
(JOHN MUIR 1911)

Natürliche Absterbe- und Wiederbesiedlungsraten sind ausschlaggebende Kenngrößen der Populationsdynamik riffbildender Korallenbestände.

Von entscheidender Bedeutung hierbei sind die Steuerfaktoren während und nach der Ansiedlung von Steinkorallen (CONNELL 1973, 1985; HARRISON & WALLACE 1990). Von besonderem Interesse ist, welche und wie viele Korallenlarven zum Bodenleben übergehen und unter welchen Ansiedlungsbedingungen sie sich erfolgreich entwickeln können. Diese elementaren Grundprozesse bilden langfristig die Basis für die weitere Dynamik der Rifforganismen und damit der Persistenz des Rifffes überhaupt.

Während die Identifikation und Hierarchisierung der vielzähligen Steuerfaktoren zunächst vornehmlich auf rein wissenschaftlichem Interesse in Annäherung an das "System" Korallenriff fußte (BIRKELAND et al. 1981; BABCOCK 1985, 1988; FITZHARDINGE 1985, 1988; Übersicht bei HARRISON & WALLACE 1990 sowie RICHMOND 1997), rückte die dramatische Verschlechterung des Zustandes vieler rezenter Riffe in den letzten Jahrzehnten die Frage nach den Hauptsteuerfaktoren der Wiederbesiedlung in den Focus auch der angewandten Riff-Forschung (GRITTINGS et al. 1988; DONE et al. 1988; RINCKEVICH 1995; GUZMAN 1991; SAMMARCO 1996; YAP 2000). Maßnahmen zum aktiven Riffschutz und zur Riffrehabilitation können nur dann nachhaltig greifen, wenn diese den herrschenden Steuerfaktoren nicht zuwider laufen oder die Faktoren im Rahmen der Maßnahme auf ein förderliches Maß hin modifiziert werden können.

Zahlreiche Arbeiten verschiedener Autoren wiesen verschiedene Habitatcharakteristika als Grundbedingungen oder als maßgeblich strukturbildend bei der Neuansiedlung von Korallenlarven aus. Neben abiogenen Faktoren wie Lichtexposition, Substratbeschaffenheit (HIXON & BROSTOFF 1985), Rauigkeit (CARLTON & SAMMARCO 1987), Substratorientierung (BIRKELAND et al. 1981; FITZHARDINGE 1985), Sedimentation (MAGUMI 1985; SCHUHMACHER 1974) wurden auch chemische Oberflächeneigenschaften des Substrates sowie die Bedeutung des mikrobiellen Milieus und hierdurch bedingte Stimuli (MORSE & MORSE 1992) für die Habitatselektion metamorphosebereiter Larven zum Teil artspezifisch differenziert.

Darüber hinaus gab es Hinweise auf Aggregationsverhalten von Korallenplanulae (GOREAU et al. 1981).

Viele dieser Arbeiten betrachteten die Steuerungsfaktoren der Ansiedlung selbst als Superfaktor der Wiederbesiedlung.

Obwohl das Festsetzen einer Korallenlarve zweifellos den Startpunkt einer Neu- oder Wiederbesiedlung markiert, ist die weitere Betrachtung der kritischen Phase bis zur Etablierung einer neuen Kolonie innerhalb einer bestehenden Gemeinschaft aus dem Blickwinkel des Systems Korallenriff von entscheidender Bedeutung.

HARRISON und WALLACE (1990) differenzieren "Besiedlung" mit Bezug auf verschiedene Autoren (KEOGH & DOWES 1982 oder CONNELL 1985) in "Settlement" und "Recruitment".

"Settlement" im Sinne von HARRISON und WALLACE bezeichnet das Festsetzen einer metamorphose-bereiten Korallenlarve auf einem bestimmten Untergrund. Im Gegensatz hierzu beschreibt "recruitment" die Ansiedlungsphase ab der die junge Kolonie als Bestandteil einer neuen oder bereits bestehenden Gemeinschaft sichtbar wird. Dieser Status kann von den meisten Korallenarten etwa acht bis zehn Monate nach dem Festsetzen erreicht werden (HARRISON & WALLACE 1990).

Eine Unterscheidung von "Settlement" und "Recruitment" besonders unter Freilandbedingungen ist nicht immer einfach und hängt nicht zuletzt von der Auflösung der verwendeten Methodik ab. Trotz der Schwierigkeiten ist die Differenzierung notwendig, da nicht nur die relevanten Steuerungsfaktoren unterschiedlich sind, sondern auch die jeweiligen "Akteure".

Beim Festsetzen (Settlement) der Korallenlarve ist die Larve selbst der agierende Part. Jedes Individuum entscheidet aufgrund taktiler, chemischer oder intrinsischer Stimuli ob, und gegebenenfalls wo es sich festsetzt. Nach diesem, in der Regel nicht reversiblen Prozess, sind die Larven den Steuerungsfaktoren an dem jeweiligen Standort ausgeliefert. Veränderungen abiotischer Rahmenparameter, nachträgliches Auftreten von Raumkonkurrenten oder auch Predation entscheiden ab jetzt maßgeblich, ob aus der jungen Kolonie ein Mitglied der Gemeinschaft wird und es so zum "Recruitment" kommt oder nicht.

Für die Betrachtung von Wiederbesiedlungsprozessen ist das erfolgreiche Durchlaufen beider Ansiedlungsstadien erforderlich.

Besonders unter Freilandbedingungen ist "Settlement" ungleich aufwendiger nachzuweisen als "Recruitment". Während erfolgreiches "Recruitment" gleichzeitig die Existenz adäquater Ansiedlungsbedingungen und damit erfolgreiches "Settlement" belegt, ist dies umgekehrt nicht der Fall.

Speziell zum Themenkomplex "Settlement" liegen zahlreiche Laborstudien vor (Übersicht bei HARRISON & WALLACE 1990).

Der Transfer von Ergebnissen aus Laborexperimenten zum „Settlement“ auf rezente Riffgemeinschaften hat teilweise zu Paradigmen geführt, die erst in letzter Zeit auf der Basis von *in situ* Beobachtung relativiert bzw. revidiert werden konnten.

Befunde von Freilanduntersuchungen deuten darauf hin, dass bei der Betrachtung von Wiederbesiedlungsprozessen die Steuerungsfaktoren der unmittelbaren Ansiedlung im Vergleich zu den Post- Ansiedlungsbedingungen überbewertet wurden (MILLER et al. 2000).

Nicht nur durch die Wahl des Untersuchungsgebietes im Riffgebiet bei Aqaba (Jordanien) an der nördlichen Verbreitungsgrenze rezenter Korallenriffe ist die vorliegende Arbeit in das Spannungsfeld traditioneller Betrachtungsweisen und vereinfachender Grundannahmen geraten. So kann beispielsweise angenommen werden, daß in den hohen Breiten des Golfes von Aqaba abiogene Restriktionen (z.B. Wassertemperatur) einem allzeit reichen Larvenangebot entgegenstehen (FISHELSON 1995). Das "allzeit reiche Larvenangebot" ist möglicherweise eine Fiktion, die heute pauschal nicht mehr aufrechtzuerhalten ist (HARRISON & WALLACE 1990). Die Plastizität der Fortpflanzungsstrategien von Steinkorallen, insbesondere die Bedeutung vegetativer Fortpflanzungsmodi besonders in Grenzstandorten wie dem nördlichen Golf von Aqaba (SCHLESINGER & LOYA 1985), sind erst in den letzten Jahren in das Blickfeld der Forschung geraten (BOTHWELL 1981; HUGHES 1999). Diese Fortpflanzungsmodi werden jedoch bei Experimenten mit Besiedlungssubstraten in der Regel nicht abgebildet.

Unter den biogenen Steuerungsfaktoren der Wiederbesiedlung nehmen die Themenkomplexe Raumkonkurrenz und Weidedruck eine herausragende Stellung ein (OGDEN & LOBEL 1978; NEUDECKER 1979; RUSS 1980; MILLER 1982; HATCHER 1983; LEWIS 1986; STENEK 1988). Die Relevanz des Weideverhaltens von Diademseeigeln für die Ausbildung von Protoriffgemeinschaften (SCHUHMACHER 1974, 1977, 1988; SAMMARCO et al. 1974; SAMMARCO 1980, 1982; CARPENTER 1986) wird allgemein kaum in Frage gestellt. Die zusammenfassende Betrachtung kombinierter Effekte durch andere wichtige Weidegänger aus der Gilde der herbivoren Fische wurde selten unternommen (HAY 1984; HAY & TAYLOR 1985)).

Der Einfluß der Ichthyofauna wurde vornehmlich unter dem Aspekt der Bioerosion bearbeitet (z.B. FRYDL & STEARN 1978; BELLWOOD & CHOAT 1990). Andere, primär nicht als Erodierer eingestufte Weidegänger wie z. B. die Acanthuridae betrachtete man meist unter trophischem Aspekt des Biomasseumsatzes in Riffsystemen (vgl. NEUDECKER 1977; MORRISON 1988; BRUGGEMANN 1994).

Obwohl immer wieder Teilaspekte biogener Steuerungsfaktoren detailliert bearbeitet wurden, fehlen bislang weitgehend Versuche, diese zu einem Gesamtgefüge zu integrieren.

Das Zusammenspiel aller Weidegänger formt möglicherweise einen "Superfaktor", der potentiell eine Reihe anderer biogener und abiogener Faktoren überdeckt (VAN DEN HOEK & BREEMANN 1978; CARLTON & SAMMARCO 1987) und in vielfältiger Weise elementare Prozesse der Riffdynamik entscheidend mitgestaltet (CHAZOTTES et al. 1995; SAMMARCO 1996).

Die Palette der Prozesse, die direkt oder indirekt durch Beweidung beeinflusst werden, reicht vom Ansiedlungserfolg benthischer Organismen - und damit langfristig der Artenzusammensetzung und Struktur der Riffgemeinschaft - über die Bioerosion von Riffsubstraten und Modifikation Ihrer Topographie bis zum Karbonatbudget und damit zum Persistenzpotential von Riffkomplexen im Allgemeinen. Folgt man dieser Argumentation in Hinblick auf sekundäre Implikationen, beispielsweise Veränderungen der Riffstruktur und damit der Kleinhabitate für typische Riffbewohner, wird zum einen die Komplexität des Systems Korallenriff offenbar. Andererseits zeigt sich die Unmöglichkeit, einzelne Faktoren isoliert zu betrachten oder diese verbindlich zu bewerten.

Erfahrungsgrundlage für die Ansiedlungsexperimente auf Hartsubstraten waren Langzeitbeobachtungen von SCHUHMACHER an Granitblöcken (Hafenmolen) bei Eilat sowie an elektrochemisch erzeugten Präzipitaten bei Calvi (Korsika) (SCHUHMACHER & SCHILLAK 1994). SCHUHMACHER konnte zeigen, dass unweit des hier vorgestellten Untersuchungsgebietes bei Eilat, noch wenige Jahre vor Beginn der hier vorliegenden Untersuchung die Spontanbesiedlung freier Substratflächen innerhalb von Jahresfrist den Status einer Protoriffgemeinschaft erreichen konnte und so in vergleichsweise kurzer Zeit die Untersuchung der Interaktionen zwischen den Besiedlern zulassen würde (SCHUHMACHER 1974, 1977, 1988).

Die rasche Besiedlung elektrochemisch erzeugten Krusten im Mittelmeer (SCHUHMACHER & SCHILLAK 1994) nährte die Erwartung, daß auf diesem neuartigen Substrat im Roten Meer in wenigen Jahren ebenfalls eine diverse, rifftypische Besiedlung erfolgen würde.

Während die Bedeutung des Weidedrucks durch Diademseeigel bekannt und bei der Konzeption der Experimente berücksichtigt wurde (SCHUHMACHER 1974, KROLL in DULLO et al. 1995), war die Bedeutung weidender Fische in diesem Riffgebiet bislang nicht bearbeitet und somit weitgehend unbekannt. Sowohl die Versuche zur Langzeitdynamik von Korallengemeinschaften (MERGNER et al. 1994), als auch die Phänologie der betreffenden Riffabschnitte (MERGNER & SCHUHMACHER 1974; MERGNER & SCHUHMACHER 1981; SCHUHMACHER & MERGNER 1985) zeigten keine Hinweise auf die herausragende Bedeutung des Steuerungsfaktors "Fischfraß" für das betreffende Untersuchungsgebiet. Dies mag nicht zuletzt an dem ambivalenten Charakter des Faktors Weidedruck liegen.

Die Beweidung von kurzfädigen Algen durch Fische oder Echinodermen und die hierdurch geschaffenen Freiflächen sind zweifellos Bedingung für die erfolgreiche

Ansiedlung von gerüstbildenden Steinkorallen und damit für den Fortbestand rezenter Riffe (z.B. OGDEN & PHILIP 1978, LIDDLE & OHLHORST 1986). Dieser den Riffaufbau fördernde Einfluß wird aber mit steigender Weideaktivität relativiert, da beim Weiden quasi unbeabsichtigt auch die Larven von Benthosorganismen mit abgeweidet werden. Das Wechselspiel hemmender bzw. förderlicher Einflüsse von Beweidung bei der Strukturierung von Korallengemeinschaften scheint nur unter Berücksichtigung der Weideintensität abschätzbar zu sein (VAN TREECK et al. 1996).

Die vorliegende Untersuchung setzt bei der Wiederbesiedlung von Riffsubstraten durch Steinkorallen an und geht den Hinweisen zur Bedeutung des Steuerungsfaktors Beweidung nach, soweit dies im gesteckten Rahmen möglich war.

Die vorliegende Arbeit als Essenz von mehr als 5 Jahren Freilandarbeit stellt daher ein Mosaik verschiedener Teilaspekte vor, deren Ergebnisse, gemeinsam betrachtet, einen Beitrag leisten, bislang schwer erklärbaren Phänomene der Rifforschung aus einer neuen Perspektive zu betrachten.