

4.3 Besiedlung der EES- Zylinder durch Bryozoa

Bryozoa stellen wichtige Komponenten der Aufwuchsgemeinschaften auf Hartsubstraten in praktisch allen marinen Lebensräumen (z.B. RYLAND 1970). Auch an tropischen Riffstandorten werden freie Substratflächen in der Regel recht schnell durch Bryozoen besetzt (WINSTON 1986). Als obligat heterotrophe Filtrierer dominieren Bryozoen beschattete Habitate, wo sie sich dem Konkurrenzdruck durch photoautotrophe Algenmatten entziehen können (MIHM et al. 1981; BAILEY- BROCK 1989)). Als kleine, oft krustige Organismen können sich Bryozoen langfristig nicht an Standorten intensiver Beweidung behaupten. Es wurden zahlreiche kleinräumige Interaktionen mit anderen Foulingformen beschrieben, die ebenfalls die räumlichen und zeitlichen Verteilungsmuster von Bryozoen beeinflussen (SCHOLZ 1991; HILLMER & SCHOLZ 1996; SCHOLZ & KRUMBEIN 1996)

Wie viele andere koloniale Organismen verfügen Bryozoen sowohl über vegetative als auch über sexuelle Vermehrungsmodi. Während die Erstbesiedlung in der Regel über freischwimmende Larven erfolgt, können sich später Teile von Zoarien abschnüren (spontan oder traumatisch) und so eigenständige Tochterkolonien bilden (z. B. SOULE & SOULE 1977).

4.3.1 Material

Auch im Untersuchungsgebiet stellen Bryozoen einen wichtigen Anteil der Pionierformen bei der Besiedlung neuer Substratflächen.

Um das Besiedlungspotential durch Bryozoen wie auch das lokale Artenspektrum zu erfassen, wurden in 4 Tiefenstufen „Muschelketten“ aus gereinigten Bivalvenklappen aufgehängt. Die Muschelketten wurden durch Maschendrahtgitter vor Beweidung geschützt.

Nach drei Monaten Expositionszeit wurden die Ketten entnommen, getrocknet und anhaftende Zoarien bestimmt. Die schwierige Taxonomie der Bryozoa machte die Hinzuziehung von Spezialisten erforderlich. Die kleinen Bivalvenschalen konnten, wenn nötig, *in toto* im Rasterelektromikroskop betrachtet werden, so daß auch taxonomisch problematische Formen identifiziert werden konnten.

Auf den Bivalvenklappen konnten insgesamt 583 Zoarien aus 45 Arten oder höheren Taxa unterschieden werden (vgl. Tab. 7). Elf Taxa wurden nur durch Einzelfunde belegt. Das Arteninventar des nördlichen Golfes von Aqaba umfasst geschätzt etwa 200 bis 300 Arten (SCHOLZ pers. Mitteilung). Für die beprobten Tiefenstufen kann das nachgewiesenen Artenspektrum aber durchaus als repräsentativ angesehen werden.

Die Muschelketten aus 20 m Tiefe wiesen mit 305 Zoarien aus 39 Taxa die dichteste und auch artenreichste Besiedlung auf. Taxa und Zoariendichte waren etwa doppelt so hoch wie bei den Proben aus 5, 10, und 15 m Tiefe.

Taxon	5m	10m	15m	20m
<i>Aetea truncata</i>	2:4 (6)	19:19 (38)	8:9 (17)	20:19 (39)
<i>Aetea</i> aff. <i>longicollis</i>			1:2 (3)	
<i>Arthropoma</i> cf. <i>cecillii</i>	0:2 (2)	0:2 (2)	0:2 (2)	3:3 (6)
<i>Bugula plumosa</i>	0:7 (7)		1:1 (2)	
<i>Caulibugula</i> cf. <i>dendrograpta</i>				0:1 (1)
<i>Cellaria</i> aff. <i>salicornioides</i>				1
<i>Celleporaria aperta</i>		1:3(4)	1:4(5)	0:3 (3)
<i>Celleporaria sibogae</i>				0:2 (2)
<i>Celleporaria tridenticulata</i>			0:1(1)	
<i>Celleporaria</i> sp.				0:1 (1)
<i>Celleporina lucida</i>	6:3 (9)	11:7 (18)	1:0 (1)	21:18 (39)
<i>Chorizopora brongniartii</i>				0:1 (1)
<i>Crepidacantha poissonii</i>				0:2 (2)
<i>Crisia cuneata</i>			13:11 (24)	
<i>Crisia kergulensis</i>			0:1 (1)	
<i>Drepanophora</i> cf. <i>indica</i>		0:1 (1)		0:1 (1)
<i>Disporella</i> cf. <i>hispida</i>	0:1 (1)			
<i>Escharina pesanseris</i>				0:1 (1)
<i>Escharoides</i> aff. <i>coccinea</i>				1:0 (1)
<i>Fenestrulina malusii</i>				1:8 (9)
<i>Hipporella multidentata</i>		0:1 (1)		
<i>Lagenipora</i> cf. <i>pinnacula</i>				4:7 (11)
<i>Microporella orientalis</i>				1:1 (2)
<i>Mucropetraliella</i> cf. <i>thenardii</i>				0:1 (1)
<i>Parasmittina</i> cf. <i>areolata</i>			1:0 (1)	1:1 (1)
<i>Parasmittina parsevalii</i>	4:10 (14)	6:22 (28)		8:28 (36)
<i>Parasmittina serrula</i>	0:1 (1)	2:3 (5)	0:4 (4)	7:8 (15)
<i>Parasmittina tropica</i>	1:0 (1)	3:11 (14)	2:9 (11)	5:5 (10)
<i>Parasmittina</i> n.sp.aff. <i>glomerata</i>				0:1 (1)
<i>Phonicosia circinata</i>				0:1 (1)
<i>Puellina harmeri</i>			0:1 (1)	1:18 (19)
<i>Puellina innominata</i>	0:1 (1)	0:2 (2)	0:1 (1)	8:33 (41)
<i>Pustolopora danziensis</i>				0:1 (1)
<i>Reteporellina</i> cf. <i>denticularta</i>				2:1 (3)
<i>Rhynchozoon</i> cf. <i>detectum</i>	1:2 (3)	2:12 (14)	0:1 (1)	0:14 (14)
<i>Rhynchozoon</i> cf. <i>haha</i>	0:1 (1)	0:2 (2)		2:0 (2)
<i>Savignella lafontii</i>	0:1 (1)		1:0 (1)	
<i>Chizomavella punctigera</i>				0:2 (2)
<i>Scrupocellaria spatulata</i>		0:1 (1)		0:1 (1)
<i>Smittina</i> cf. <i>crystallina</i>		1:0 (1)	1:1 (2)	2:5 (7)
<i>Smittoidea</i> sp. 1 aff. <i>pacifica</i>	0:1 (1)			
<i>Smittoidea</i> n. sp. 2 aff. <i>hyalina</i>		0:1 (1)		1:4 (5)
<i>Stomatopora</i> spec.			0:1 (1)	
<i>Tubulipora</i> cf. <i>concinna</i>		0:2 (2)	2:1 (3)	1:1 (2)
<i>Watersipora subtorquata</i>	0:1 (1)	0:1 (1)	1:0 (1)	5:6 (11)
Ancestrulae unbestimmt	1:0 (1)	0:1 (1)		0:10 (10)
Summe der Zoarien	15:35 (50)	45:91 (136)	33:49 (82)	95:210 (305)
Summe der Taxa	15	19	19	39

Tabelle 7: Arteninventar der Bryozoenfauna auf den Bivalvenschalen.

1. Wert = n der Zoarien auf der Außenseite der Muschelschalen,
2. Wert = n der Zoarien auf der Innenseite der Muschelschalen,
3. Wert = Gesamtzahl der Zoarien pro Taxon und Tiefenstufe.

Nach 6, 12, 18 und 30 Monaten Expositionszeit wurden aus jedem der 6 EES-Zylinder jeweils ein Probestück von 100cm² pro Sektor entnommen, getrocknet und unter dem Bionokular auf Besiedlung durch Bryozoen untersucht. Auf diese Weise ließ sich der Besiedlungsverlauf sowohl zeitlich als auch räumlich auflösen.

Die Zoarien auf den Probestücken wurden, soweit als mit optischen Hilfsmitteln möglich, bestimmt und kartiert. Insgesamt konnten 2362 Zoarien aus 17 Arten bzw. höheren Taxa angesprochen werden. Stark beschädigte Zoarien sowie Ancestrulae, wurden nicht berücksichtigt.

4.3.2 Zeitliche Muster der Besiedlung durch Bryozoa

Die Bryozoenfauna auf den 10 m-Proben wurde durch drei Gattungen dominiert (vgl. Tab.8). *Celleporaria*, *Parasmittina* und *Rhynchozoon* stellten mehr als 90 % der Kolonien. Die Gattung *Celleporaria* stellte allein 29% der Zoarien. Während *Celleporaria f. aperta* nur auf den Proben von 6 bis 18 Monaten nachweisbar war, siedelten *Parasmittina* und *Rhynchozoon* auch auf den Proben mit 30 monatiger Expositionszeit.

Die Bryozoenfana der 20 m- Proben umfaßte über die Taxa der 10 m- Proben hinaus zusätzlich die Gattungen *Puellina*, *Aetea*, *Crisia* und *Disporella* (vgl. Tab. 9).

Die Bryozoengemeinschaft war geprägt durch die Gattungen *Celleporina*, *Parasmittina*, *Rhynchozoon* und *Tubulipora*. Besonders die Proben mit langer Expositionszeit (18 und 30 Monate) waren durchweg dicht von *Rhynchozoon* besiedelt. Während die Besiedlungsdichte durch *Celleporina* und *Parasmittina tropica* nach 18 Monaten wieder zurückging, nahm die Abundanz von *Rhynchozoon* bis zum Ende der Versuchsreihe zu.

Proben aus 10 m Tiefe Zylinderkennung	6 Mon.			12 Mon.			18 Mon.			30 Mon.			Σ	%
	K1	K2	K3	K1	K2	K3	K1	K2	K3	K1	K2	K3		
Arten/Taxa														
<i>Arthropoma cecillii</i>			2								1		3	0,5
<i>Celleporaria f. aperta</i>		6	6	65	35	31	22	3	1				169	29
<i>Celleporina spec.</i>					2	14			2				18	3,1
<i>Parasmittina spec.</i>			2	8	1	2	1			17	9	6	46	7,9
<i>Parasmittina parsevalii</i>			1	3	15	23	4	19	11		2	3	81	13,9
<i>Parasmittina tropica</i>			5	4	28	33	3	3	3	1		1	81	13,9
<i>Rhynchozoon spec.</i>		1	9	16	14	9	23	23	19	8	5	30	157	26,9
<i>Tubulipora spec.</i>	1		1			4			7	1		13	27	4,2
<i>Watersipora subtorquata</i>		1											1	0,2
Summe der Taxa	1	3	7	5	6	7	5	4	6	4	4	5		
Summe der Zoarien	1	8	26	96	95	116	53	48	43	27	17	53	583	100

Tabelle 8: Bryozoen- Zoarien auf den EES- Proben aus 10 m Tiefe.

RISTEDT und SCHUHMACHER (1985) beschreiben den bemerkenswerten Erfolg von *Rhynchozoon larreyi* in Bezug auf Raumkonkurrenz mit Hilfe symbiontisch assoziierter Hydroiden der Gattung *Zanclaea*. *R. larreyi* kommt im Roten Meer ausschließlich in Symbiose mit *Zanclaea* vor und kann sich sogar gegen Scleractinia und die Hydro-Koralle *Millepora dichotoma* behaupten (RISTEDT & SCHUHMACHER 1985). Die hohen Abundanzen von *Rhynchozoon* besonders auf den EES- Zylindern aus 20 m Tiefe legen nahe, Raumkonkurrenz auch inter- phyletisch (z. B. mit Steinkorallen) zu betrachten (vgl. Tab. 9).

Proben aus 20m Tiefe	6mon			12mon			18mon			30mon			Σ	%
	K4	K5	K6	K4	K5	K6	K4	K5	K6	K4	K5	K6		
Zylinderkennung														
Arten/Taxa														
<i>Aetea spec.</i>		1			6								7	0,4
<i>Arthropoma cecillii</i>		1	1	1	2	3	3	1	1		5	2	20	1,1
<i>Celleporaria f. aperta</i>		2	1	6	7	17	1	5	3				42	2,4
<i>Celleporina spec.</i>	16	8	7	10	21	23	12	13	6	4	1	1	122	6,9
<i>Crisia spec.</i>				1									1	0,1
<i>Disporella cf. hispida</i>	1				1		4						6	0,3
<i>Microporella</i>			1										1	0,1
<i>Parasmittina spec.</i>	16	13	6	7	26	9	16	35	30	2	20	13	193	10,8
<i>Parasmittina parsevalii</i>	1	2	1	15	12	54	32	36	96	5	4	7	265	14,9
<i>Parasmittina serrula</i>					6								6	0,3
<i>Parasmittina tropica</i>	11	23	16	62	10	98	30	12	7	2	3	5	279	15,7
<i>Puellina harmeri</i>				1									1	0,1
<i>Puellina innominata</i>				4	5	1	4						14	0,8
<i>Rhynchozoon spec.</i>	9	2	16	22	15	66	58	57	101	101	63	79	589	33,1
<i>Smittinidae</i>			1										1	0,1
<i>Tubulipora spec</i>	17	12	4	9	27	16	26	26	10	14	26	16	203	11,4
<i>Watersipora subtorquata</i>	2	7			2		7	3	4		4		29	1,6
Summe der Taxa	8	10	10	11	13	9	11	9	9	6	8	7		
Summe der Zoarien	73	71	54	138	140	287	193	188	258	128	126	123	1779	100

Tabelle 9: Bryozoen - Zoarien auf den EES-Proben aus 20 m Tiefe.

4.3.3 Räumliche Muster der Besiedlung durch Bryozoa

Die Bauart der Zylinder bedingt abiotische Gradienten, die auch kleinräumig die Habitatcharakteristika der Versuchssubstrate bestimmen. Lichtangebot und damit die Ausgangsbedingungen der Raumkonkurrenz mit photoautotrophen Benthosorganismen, aber auch Exposition gegenüber Sedimentbelastung, Zugänglichkeit für Weidegänger und Nahrungsverfügbarkeit in Folge unterschiedlicher Durchströmung schaffen kleinräumige Kontinua, die die Ansiedlungsbedingungen von Bryozoenlarven prägen. Es war daher zu erwarten, dass die Zoarien nicht gleichmäßig über die Zylinderflächen verteilt sein würden.

Die Tabellen 10 und 11 zeigen die Diversität der Bryozoengemeinschaften auf den Probenstücken unter Berücksichtigung der Orientierung der Proben. Aufgetragen wurden die Taxazahlen nach Fundort. Die hellen Graphen zeigen die Taxazahlen auf

den Außenflächen, die dunklen Graphen zeigen die Taxazahlen auf den Innenflächen.

Die Proben aus 10 m Tiefe zeigten kein einheitliche Muster. Während nach 6 Monaten lediglich auf den Innenflächen Bryozoa siedelten wurden nach 12 Monaten auf allen Außenflächen, jedoch nur auf den Innenseiten von Zylinder K1 Bryozoa nachgewiesen.

Nach 18 Monaten befinden sich die meisten Taxa auf den Innenseiten (Ausnahme Zylinder K2), ein Trend der sich bis zum Ende der Beprobung fortsetzte.

Die Proben aus 20 m Tiefe zeigten ein einheitlicheres Bild. Die Diversität der Bryozoengemeinschaft nahm bis zur Probennahme nach 18 Monaten hin zu.

Die Proben nach 30 Monaten Expositionszeit zeigten etwa auf das Niveau der 6-monatigen Exponate reduzierte Diversitäten.

Die größte Artenvielfalt fand sich in der Regel auf den Proben aus den Innenflächen der oberen Zylindersegmente und auf den Unterseiten der Außenflächen. Die Außenflächen oben waren kaum besiedelt.

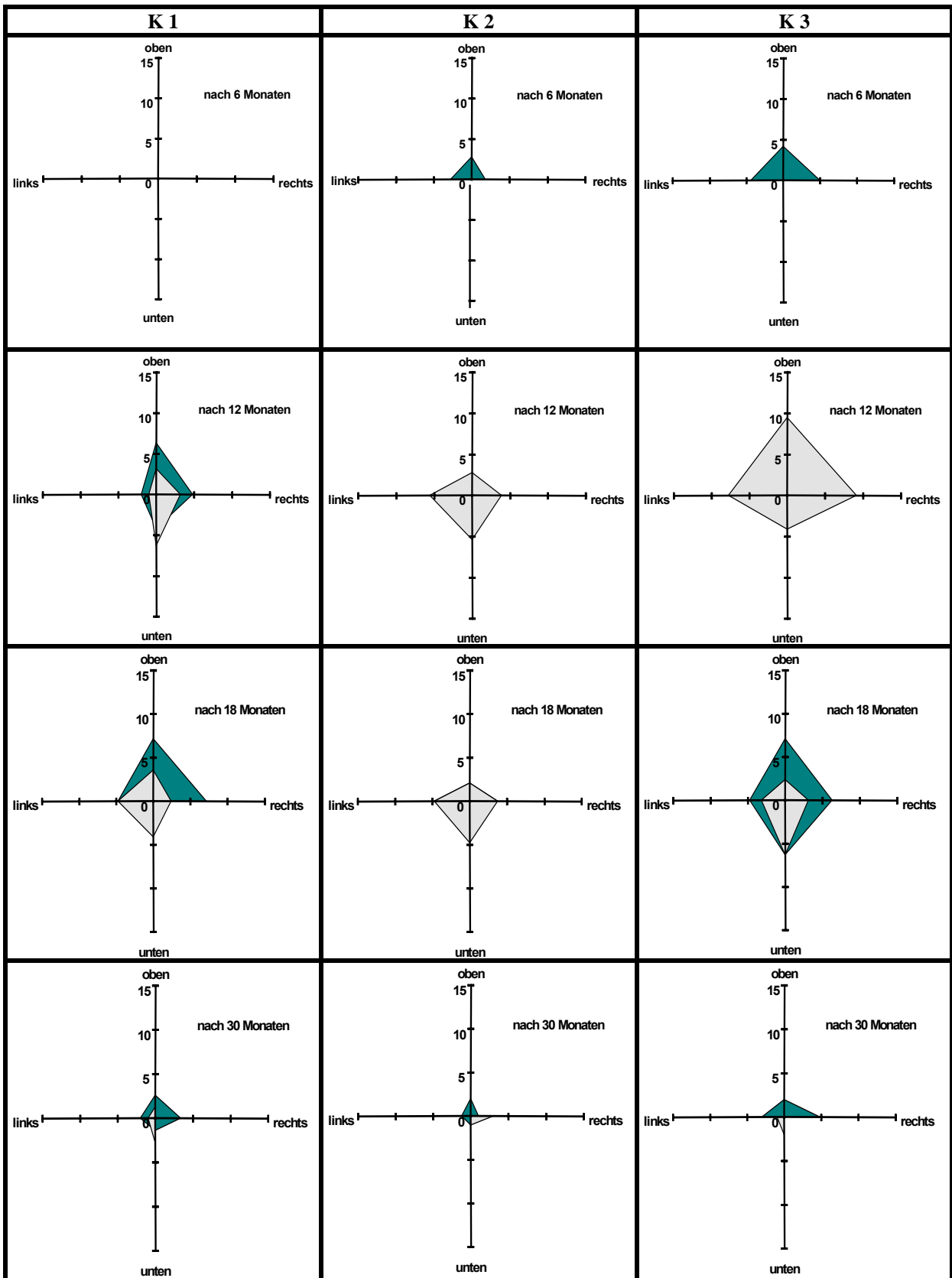


Tabelle 10: Verteilungsmuster der Bryozootaxa über die Expositionszeit für die Zylinder aus 10 m Tiefe. Hellgraue Signaturen kennzeichnen die Verteilungsmuster der Aussenflächen, dunkle Signaturen kennzeichnen die Besiedlungsmuster auf den Innenseiten der Zylinder.

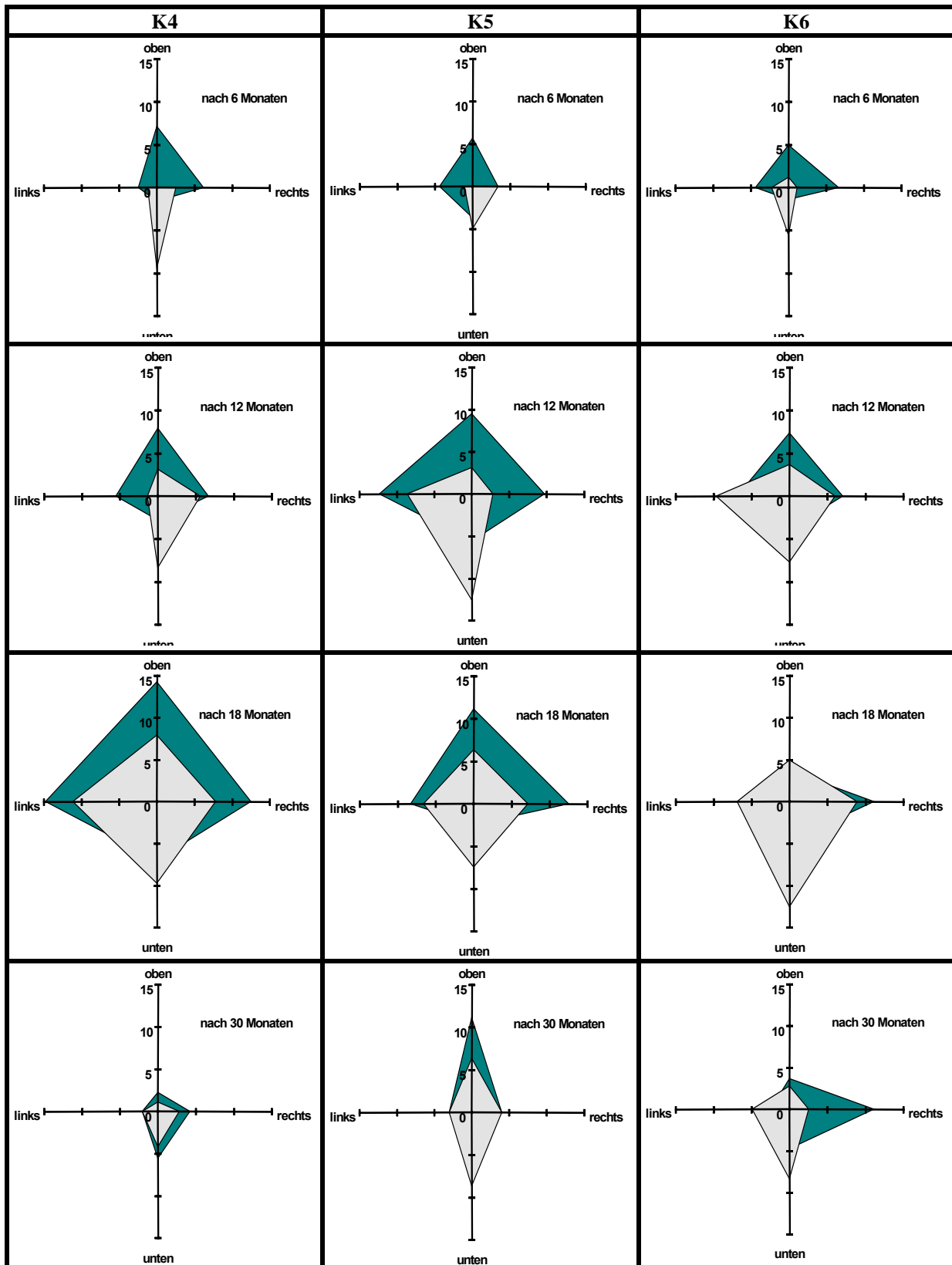


Tabelle 11: Verteilungsmuster der Bryozootaxa über die Expositionszeit für die Zylinder aus 20 m Tiefe. Hellgraue Signaturen kennzeichnen die Verteilungsmuster der Aussenflächen, dunkle Signaturen kennzeichnen die Besiedlungsmuster auf den Innenseiten der Zylinder.

4.3.4 Diskussion

Innerhalb natürlicher Benthosgemeinschaften ist die Verfügbarkeit von freien Siedlungsflächen essentielle Voraussetzung für die Persistenz von Arten (JACKSON 1977, RISTEDT & SCHUHMACHER 1985). Der Zwang zur Behauptung an einem bestimmten Standort führte bei vielen Organismen nicht nur zur Ausbildung von chemischen oder ethologischen Abwehrmechanismen, sondern zum Teil auch zu zeitlichem Ausweichen innerhalb komplexer Lebensstrategien, Einnischung oder Rückzug an Standorte, die andern Formen weniger zugänglich sind.

Bryozoa als heterotrophe Filterfänger nutzen das Plankton als Nahrungsressource und sind damit weitgehend unabhängig vom Lichtangebot. Verbreitungsschwerpunkte liegen im Bereich beschatteter Habitate (RYLAND 1960), wo die Raumkonkurrenz durch schnellwüchsige Turf-Algen von untergeordneter Bedeutung ist (SCHOLZ 1995). Gegenüber Biofilmen und Mikrobenmatten haben Bryozoen dennoch zum Teil ausgefeilte Abwehrstrategien entwickelt, die von der Bildung antibiotischer Substanzen bis zur Ausbildung erhabener Wachstumsränder reicht (SCHOLZ 1995, vgl. Abb. 53).

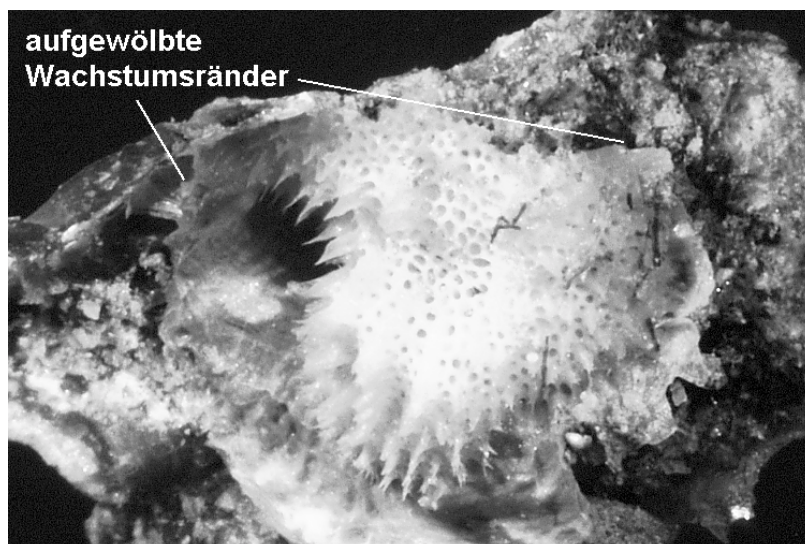


Abbildung 53:

Disporella- Zoarium auf EES-Zylinder mit stark aufgewölbten Wachstumsrändern.

Mutualistische Assoziationen mit wehrhaften Hydroiden wie bei der Symbiose von *Rhynchozoon larreyi* und *Zanclaea spec.* (RISTEDT & SCHUHMACHER 1985) stellen eine besonders hoch entwickelte Form der Konkurrenzabwehr dar.

Einige der angesprochenen Strategien beeinflussten möglicherweise auch die Verteilung der Bryozoenfauna auf den EES der vorliegenden Untersuchung. Darüber hinaus waren sicher noch zwei weitere Steuerfaktoren prägend für das Verbreitungsmuster: Sedimentexposition (vgl. SCHUHMACHER 1977) und Weidedruck (VAN TREECK et al 1996). Beide Faktoren wirken zusammen auf die gleichen Flächen. Sediment kann sich besonders auf den annähernd horizontal orientierten Substratflächen ablagern. Im Falle der Zylinder sind das die Außenflächen oben (AO) und die Innenflächen unten (IU). Proben dieser Orientierung wiesen vergleichsweise wenig Zoarien auf (vgl. Tabellen 10 und 11). Auf den AO ist aufgrund des Lichtangebots die höchste Produktion der epi- und endolithischen Algen zu erwarten.

Die Verdrängung der Bryozoa aus diesen Bereichen wird jedoch nicht auf Konkurrenzsituationen mit den photoautotrophen Formen zurückgeführt, sondern ist vermutlich im Zusammenhang mit dem erhöhten Weidedruck durch Fische auf die belichteten Flächen zu interpretieren (vgl. Abb. 54).

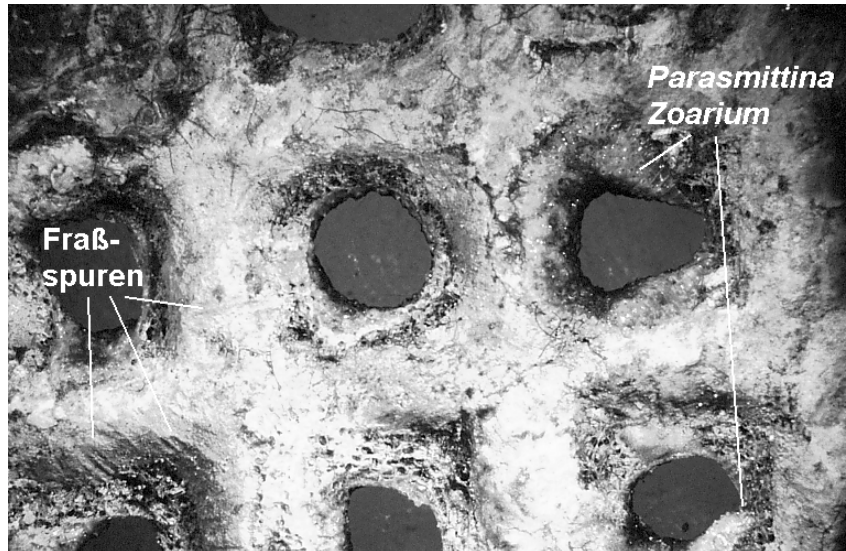


Abbildung 54:
Probe einer EES- Zylinder Außenfläche nach 30 Monaten. *Parasmittina*-Zoarien siedeln an den Innenseiten der Maschendraht-öffnungen. Fraßspuren und angefressene Zoarien sind deutlich zu erkennen.

Bryozoa folgen in ihrer Verteilung scheinbar dem selben Muster, welches sich schon für die Verteilung der Scleractinia abgezeichnet hat (vgl. Kap. 4.2.4). Belege dafür werden u. a. im relativen Erfolg von Arten mit starken Abwehrmechanismen gegenüber Fraß wie z. B. *R. larreyi* gesehen. 64 % aller nach 30 Monaten auf den Proben aus 20 m Tiefe nachgewiesenen Zoarien gehörten zur Gattung *Rhynchozoon*. In 10 m Tiefe war dieser Befund weniger deutlich. Möglicherweise führt ein allgemein höheres Niveau an Beweidung in 10m Tiefe zu einer höheren Dynamik der Substratflächen.

Die *Parasmittina*- Arten zeigten typische Verteilungsmuster von Pionierformen mit starkem Zuwachs in der Anfangsphase und deutlichem Einbruch nach 18 Monaten. Arten der Gattung *Parasmittina* sind in der Lage, schnell große Flächenanteile zu besetzen, indem die Wachstumsränder der Zoarien sich als verkalkte dünne Basalmembran über die Substratoberfläche schieben. Die Feinstruktur der Zooide bildet sich erst später heraus. Dieser Wachstumsmodus mit seiner morphologischen Anpassung der „Giant buds“ kann als Anpassung an r-selektierte Lebensstrategie interpretiert werden. Im Gegensatz zu der eher K-selektierten „Verteidigerstrategie“ der *Rhynchozoon*- Arten mittels der wehrhaften *Zanclaea* Hydroiden werden Raumkonkurrenten von *Parasmittina*, wenn möglich, einfach überwachsen.

Die Beispiele zeigen, daß innerhalb von Foulingformen, die gemeinhin als Pioniere und damit oft pauschal als r-selektierte Formen angesehen werden, durchaus unterschiedliche Strategien ausgebildet sein können. Es ist zu erwarten, dass somit auch in frühen Sukzessionsstadien Abfolgen ausgebildet werden, die entscheidend durch Raumkonkurrenz und Weidedruck determiniert werden.