

5 Synopsis

Die Komplexität der vorgelegten Arbeit resultierte nicht zuletzt aus den vielfältigen Vernetzungen und Interdependenzen einzelner untersuchter Felder mit anderen zunächst weniger relevant erscheinenden Parameter. Im Verlauf der Arbeiten zeigte sich jedoch, daß die isolierte Betrachtung einzelner Aspekte bestimmte Fragestellungen nicht hinlänglich beantwortete und bei der Bewertung von Steuerungsfaktoren wenig hilfreich war.

Der verfolgte breitgefächerte Ansatz bot zwar einerseits die Möglichkeit aus verschiedenen Blickwinkeln die Ausgangsfragestellung zu bearbeiten und zu betrachten, andererseits zwang die Fülle an Aspekten die Intensität für die einzelnen Teilaspekte auf ein im gesteckten Arbeitsrahmen handhabbares Maß zu reduzieren. Angesichts des skizzierten Dilemmas muß die vorliegende Arbeit als Ergebnis dieser Gratwanderung verstanden werden.

Neben interessanten Ergebnissen zu bestimmten Einzelaspekten bleibt zu hoffen, an verschiedenen Stellen die Stoßrichtung zukünftiger Forschungsarbeiten angerissen und damit zu einer ökologischen Betrachtungsweise dynamischer Prozesse innerhalb von Riffgemeinschaften beigetragen zu haben.

5.1 Abschlußbetrachtung

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). Während zahlreiche Arbeiten vor allem abiogene Faktoren als maßgeblich strukturbildend bei der Neuansiedlung von Korallenlarven auswiesen, (z.B. COLES 1984, ROBERTS ET AL 1991) konnten einige Untersuchungen die Bedeutung biogener Steuerungsfaktoren belegen, die im Einzelfall die abiogenen Restriktionen sogar überlagerten (z.B. VAN DEN HOEK & BREEMANN 1978, CARLTON & SAMMARCO 1987, SAMMARCO 1996).

Während der Einfluß der Ichthyofauna vornehmlich unter dem Aspekt der Bioerosion bearbeitet wurde (z.B. FRYDL & STEARN 1978) wurden andere Weidegänger, primär als nicht signifikante Erodierer eingestuft (z. B. Acanthuridae) und vornehmlich unter trophischem Aspekt des Biomasseumsatzes in Riffsystemen betrachtet (vgl. BRUGGEMANN 1994).

Die Ergebnisse und Beobachtungen der vorgelegten Untersuchung weisen jedoch deutlich auf die prägende Wirkung weidender Fische bei der Riffstrukturierung über die Steuerung der Neuansiedlung von Steinkorallenlarven hin (vgl. ENDEAN 1976; VAN TREECK et al.1996).

In folgenden Kapitel werden die Ergebnisse im Hinblick auf die Relevanz für die Betrachtung des „Gesamtsystems Korallenriff“ zusammengefaßt. Synökologische Interdependenzen werden untersucht sowie die daraus resultierenden Konsequenzen abgeleitet.

5.2 Zur Bedeutung des Steuerungsfaktors "Beweidung" auf die Ausprägung von Korallengemeinschaften

Synökologische Beziehungen von zwei oder mehr Arten können definiert werden als Einfluß einer Art auf mindestens eine Phase des Lebenszyklus der anderen. Dieser Einfluß kann sowohl unterstützend (z.B. Mutualismus) oder aber auch schädigend im Sinne von Praedation oder Konkurrenz um bestimmte Ressourcen sein. Während direkte Erscheinungsformen synökologischer Interaktionen in der Regel augenfällig sind, existieren in komplexen Systemen vielfach subtilere Beziehungen, die z.T. schwer erkennbar und zudem oft nicht ohne weiteres dem richtigen Agens zuzuordnen sind. Dennoch sind es zuweilen gerade diese Interaktionen, die bestimmte Gemeinschaften prägen (vgl. BIRKELAND 1988; SAMMARCO 1996).

Das Phänomen "Beweidung", welches sowohl ein bestimmtes Verhalten, als auch hierdurch verursachte Prozesse umschreibt, ist ein gutes Beispiel für solch einen subtilen Faktorenkomplex, der maßgeblich die Struktur von Riffgemeinschaften mitbestimmt (HATCHER 1983; HAY 1984; LEWIS 1986).

Beweidung ist unabdingbar für die Bereitstellung freier Siedlungsflächen für Korallenlarven und andere benthische Siedler mit larvalen Verbreitungsstadien (z. B. OGDEN & LOBEL 1978). Der steuernde Einfluss von Weidegängern wurde im Zuge des Massensterbens der Diademseeigel (*Diadema antillarum*) 1983 in der Karibik beispielhaft dokumentiert (z.B. HUGHES et al. 1987, LESSIOS 1995). Durch das Verschwinden der wichtigsten herbivoren Spezies wurde dem Algenwachstum kein Regulativ mehr entgegengesetzt. Freiflächen zur Neuansiedlung von Korallenlarven fehlten und ehemalige Riffstandorte verwandelten sich in wenigen Monaten zu Algen-dominierten Gemeinschaften (vgl. SMITH et al. 2001). Im Gegensatz hierzu werden bei hohen Weideintensitäten junge Kolonien quasi zufällig mit dem abgeweideten Aufwuchs entfernt bevor die kritische Koloniegröße erreicht werden kann. Die Wirkungsweise von Seeigeln und Fischen als Weidegänger auf die Korallenansiedlung ist identisch. Diese Beobachtungen sind um so bemerkenswerter als juvenile Korallen nicht zum Nahrungsspektrum der obligat herbivoren Seeigel und Fischen zählen.

Bei Seeigeln wurde Praedation von Korallengewebe beschrieben (BAK & VAN EYS 1975), in wie weit hier Artefakte eine Rolle spielen bleibt unklar. Die weidenden Fische sind, mit Ausnahme einiger Scaridae, obligat herbivor. Acanthuriden, Pomacentriden und Siganiden sind im Gegensatz zu Scariden auch juvenil bereits herbivor (BELLWOOD 1988, MONTGOMERY et al. 1989, CHOAT & BELLWOOD 1985, 1991).

Keine der Acanthuriden-Arten wurde bislang als corallivor beschrieben. Möglicherweise wurde deshalb ihr Einfluss auf juvenile Steinkorallen bislang übersehen. Die vorliegenden Ergebnisse belegen, daß neben den einschlägig bekannten Bioerodierern wie Scariden auch "Substratabbürster" – sogenannte Browser - wie beispielsweise Acanthuriden maßgeblich zum Weidedruck auf Riffgemeinschaften und Bioerosion von Riffkörpern im Untersuchungsgebiet bei Aqaba beitragen (vgl. NEUDECKER 1977, MORRISON 1988).

5.2.1 Moderate Weideintensität als Schlüssel für den Ansiedlungserfolg

Betrachtet man einen bestimmten Punkt auf einer Substratfläche, so definiert sich die Intensität des Weidedrucks über die Frequenz der Beweidung. Die Zeitspanne zwischen zwei Weideereignissen markiert das Zeitfenster, in welchem potentiell eine Besiedlung durch benthische Organismen stattfinden kann. Ein geeignetes Zeitfenster für die erfolgreiche Neuansiedlung einer Steinkoralle sollte klein genug sein, um ein Überwachsen durch Algen unmöglich zu machen und groß genug sein, um der Koralle selbst die Möglichkeit zu geben, die kritische Größe, ab der ein zufälliges Mitgefressenwerden unwahrscheinlich wird, zu erreichen.

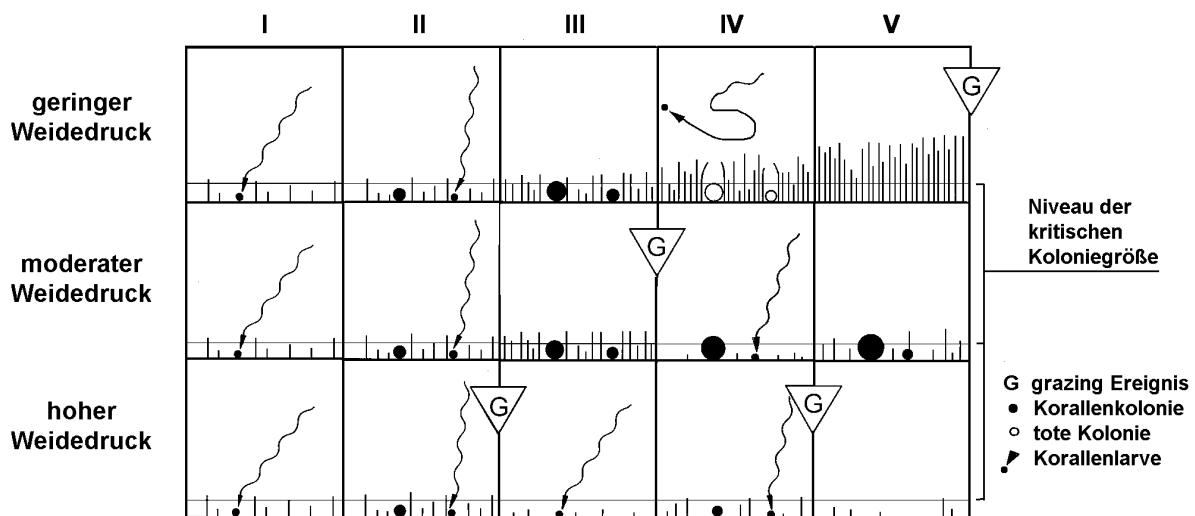


Abbildung 69: Schematische Darstellung der Besiedlung einer Rifffläche durch Steinkorallen und Algen unter verschiedenen Weideintensitäten. (Aufwuchsalgen als vertikale Schraffur stilisiert), (verändert nach VAN TREECK 1998).

Abb. 68 zeigt die Sukzession einer Freifläche bei unterschiedlichen Weideintensitäten. Die erste Zeile zeigt Entwicklungsstadien einer Lokalität mit sehr geringen Weideintensitäten. Dieses mag als Modell für die Situation in der Karibik nach dem Massensterben der Diademseeigel dienen. Letztendlich überwachsen die Algen die jungen Korallenkolonien (Spalte V) (vgl. OGDEN & LOBEL 1978, LITTLE & OHLHORST 1986).

Die zweite Zeile zeigt eine Situation mit moderaten Weideintensitäten. Die Frequenz der Beweidung erlaubt den jungen Korallen die kritische Größe zu erreichen. Das nächste Weideereignis unterstützt die bereits angesiedelte Kolonie, indem die

Aufwuchsalgen kurz gehalten werden. Die ganz jungen Kolonien werden in diesem Stadium zwar immer noch mit abgefressen, die älteren jedoch profitieren von dieser Freihaltung durch die Weidegänger.

Die letzte Zeile zeigt eine Situation mit sehr hohen Weideaktivitäten. Alle neu angesiedelten Korallen werden beim nächsten Weideereignis mit abgefressen. Riffgebiete, für die dieses Modell zutrifft, mögen hoch produktiv sein – allerdings können Steinkorallen sich in diesen Gebieten nicht über Larven vermehren. Fragmentation mag daher der Fortpflanzungs-Mechanismus der Wahl in diesen Riffarealen sein (HIGHSMITH 1982). Die Intensität der Beweidung allein entscheidet, ob dieser Steuerungsfaktor förderlich oder hemmend auf die Wiederbesiedlung durch Korallenlarven einwirkt (vgl. GLYNN 1996). Generelle Aussagen wie von OGDEN & LOBEL (1978) oder MCCLANAHAN (1995) übersehen den ambivalenten Charakter der Beweidung.

Wir schließen aus den bisherigen Überlegungen, daß der Habitus eines Korallenriffes als Produkt zu verstehen ist, maßgeblich geprägt aus der Fähigkeit von Korallen an einem bestimmten Platz zu siedeln und der Einflußnahme von Beweidung auf das betreffende Riffgebiet.

5.2.2 Prägung von Korallengemeinschaften durch Beweidung

Die Beispiele des vorangehenden Abschnittes mögen die Eckpunkte eines Spektrums markieren, in welches sich natürliche Riffsituationen einordnen lassen. Die strenge ja/nein Dichotomie wird in diesem Abschnitt um eine subtilere Hypothese ergänzt, die möglicherweise als Erklärungsansatz dienen könnte, wie kleinere Begünstigungen oder Benachteiligungen bestimmter Korallenarten langfristig das Erscheinungsbild ganzer Korallengemeinschaften verändern kann. Wie bereits angesprochen umfaßt Beweidung von Korallenriffen die Aspekte der Algenentfernung und damit der Aufnahme von Korallenbrut als auch die Erosion von Karbonatsubstraten und somit die Produktion von Sedimenten und Modifikation der Rifftopographie. All diese Facetten sind über Interdependenzen miteinander verknüpft. Unter der Annahme, daß Beweidung und zufällige Aufnahme von Jungkorallen nicht selektiv ist, kann angenommen werden, daß Arten mit hohen Nachkommenzahlen (r-Strategen) begünstigt werden. Die Lebenszyklen von r-Strategen unter den Korallen sind in der Regel kürzer als die von K-Strategen, so daß ihre Skelette mit großer Regelmäßigkeit der Bioerosion ausgesetzt werden. Darüber hinaus sind die meisten der opportunistischen r-selektierten Korallen verzweigte Arten die große Oberflächen ausbilden und damit der Bioerosion breite Angriffsflächen bieten. Wenn gleich die Kalkakkumulationsrate dieser Korallen vergleichsweise hoch ist, so ist ebenfalls die Bioerosion der Skelette als hoch anzusehen. Auf lange Sicht würde eine Korallengemeinschaft bestehend aus schnellwüchsigen r-Strategen zu einer egalisierten Rifftopographie führen (vgl. MILLER 1982). Stabile raumgreifende Strukturen, die differenzierte abiotische Gradienten generieren und somit eine Vielzahl unterschiedlicher Habitats für diverse

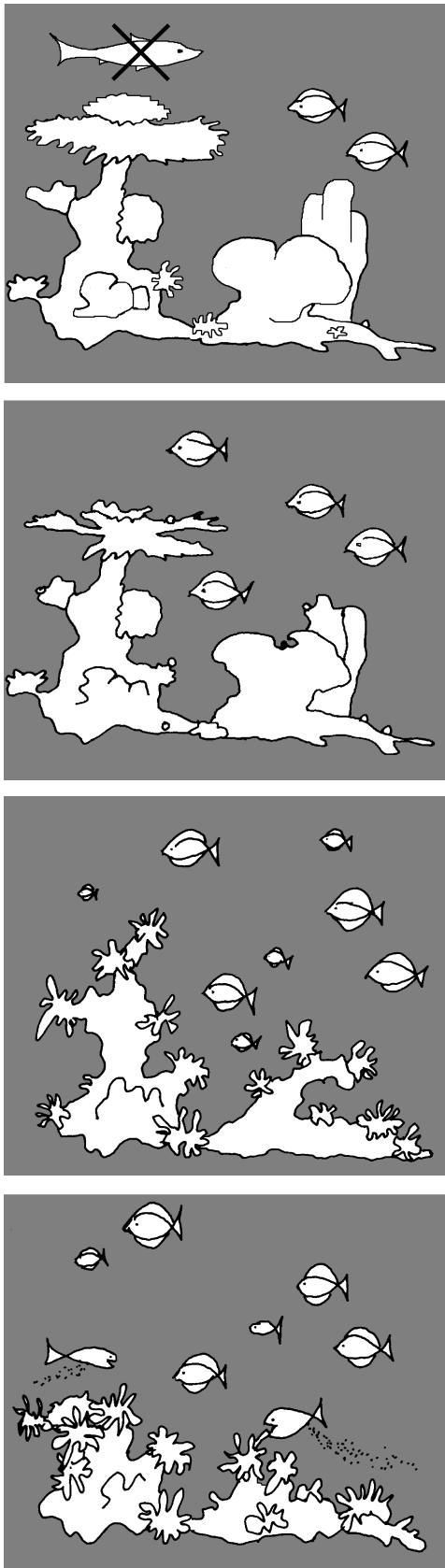


Abbildung 70: Hypothetisches Szenario der Veränderung einer Korallengemeinschaft in Folge einer Veränderung der Ichthyofauna (verändert nach VAN TREECK et al. 1996)

Riffgemeinschaften schaffen, könnten selten werden. Der Grad an Beweidung, der als förderlich für eine Korallenriffgemeinschaft angesehen werden kann, scheint sich innerhalb enger Grenzen zu bewegen. Wenn gleich Abweichungen von diesem Optimum nicht zwangsläufig in Totalverlusten münden müssen sind dennoch mit der Zeit dramatische Veränderungen der Gemeinschaftsstruktur zu erwarten. Ein hypothetisches Szenario soll diese Überlegungen illustrieren:

In einer fiktiven Riffgemeinschaft bricht die Praedatoren-Gilde der Fische zusammen. (Unabhängig davon, ob der Zusammenbruch natürliche Ursachen hat oder anthropogen induziert ist beispielsweise durch selektive Fischerei auf Top-Räuber)

Unter der Annahme, daß der Rückgang der Raubfische zu einem Anstieg der Weidegängerpopulation führt wird sich dieses Ereignis nicht nur in erhöhten Weideintensitäten niederschlagen, sondern gleichfalls die r-selektierten Opportunisten unter den Steinkorallen (z.B. Gattungen *Stylophora*, *Pocillopora* und *Acropora*) fördern. Damit wäre langfristig auch die Gemeinschaftsstruktur der Steinkorallen betroffen.

Nimmt man darüber hinaus an, daß die Skelette der verzweigten Korallenarten der Bioerosion weniger Widerstand entgegensetzen als massive Wuchsformen, wäre langfristig die Stabilität des Riffgerüstwerkes, das Karbonatbudget und damit das Riffwachstumspotential betroffen.

Den Einfluss des oben beschriebenen Faktorenkomplexes auf die Ausprägung eines rezenten Riffes ist nicht so ohne weiteres vom Erscheinungsbild selbst abzuleiten. Es scheint jedoch sehr wahrscheinlich, daß bislang weit verbreitete Standard-Parameter zur Bewertung des Gesundheitszustandes eines Riffes (z.B.

der Bedeckungsgrad mit lebenden Steinkorallen, z.B. BROWN (1988)) ungeeignet sind, kritische Zustände anzuzeigen. Der Gesundheitszustand eines Riffes (im Sinne des Potentials zumindest mittelfristig zu Überdauern) steht und fällt mit der Fähigkeit dauerhaft Karbonat in Gerüstwerk festzulegen. Angesichts des zu erwartenden Meeresspiegelanstiegs kommt diesem Aspekt neben der biologischen auch eine sehr praktische Bedeutung zu.

5.3 Korallenriffe - Regenwälder oder Savannen der Meere ?

Die Beweidung von Riffsubstraten durch Herbivore scheint einer der biogenen Schlüsselfaktoren für die Ausprägung von Korallenriffgemeinschaften zu sein. Diese starke Abhängigkeit mag nicht für alle Riffstandorte zutreffen, scheint jedoch weit größere Bedeutung zu haben als bislang angenommen.

Folgt man dieser These ist es naheliegend, bisher oft kolportierte Analogien von Korallenriffen mit anderen hoch biodiversen terrestrischen Systemen neu zu bewerten.

Mit Blick auf ihre phylogenetische Diversität wurden Korallenriffe oft als "Regenwälder der Meere" bezeichnet. Betrachtet man Korallenriffe jedoch im Hinblick auf prägende Steuerungsfaktoren, so ergibt sich eine neue Sichtweise.

Hermatypische Steinkorallen besetzen zweifellos den Platz der aspektbildenden Leitarten. Die Dominanz dieser Leitorganismen kommt jedoch nur dann zur Ausprägung, wenn andere Organismen, (im Fall der Korallenriffe Herbivore), durch wohl dosierte Steuerung für die Persistenz dieser Leitorganismen sorgen. Im Gegensatz hierzu würden tropische Regenwälder aller Wahrscheinlichkeit nach auch langfristig noch wie ein Regenwald oder zumindest wie ein Wald aussehen, wenn man die Weidegänger aus dem System entfernte.¹

An diesem Punkt wird die Analogie schwierig da ähnliches von Korallenriffen nicht erwartet werden kann. Das Statement von VAN DEN HOEK (1978) „No reefs without herbivory“ müssten wir nach unseren bisherigen Erfahrungen um „No growing reefs with too much herbivory“ ergänzen.

Folgen wir weiter der Hypothese einer über Beweidung kontrollierten Riffgemeinschaft sollte man nach Analogien zu anderen, von Herbivoren geprägten Systemen suchen. Beispiele aus dem terrestrischen Bereich sind die Savannen und Heideformationen, die zwar in Bezug auf ihre Diversität nicht mit Regenwäldern konkurrieren können (was Riffe nach dem heutigen Erkenntnisstand in absoluten Zahlen ebenfalls nicht können, (DONE et al. 1996)), aber gleichfalls maßgeblich durch Herbivore, in diesem Falle Großsäuger, geprägt sind (VAN DE KOPPEL & PRINS 1998, WATKINSON & ORMEROD 2001)², (siehe auch SINCLAIR & ARCESE 1995).

¹ Die komplexe Fortpflanzungsbiologie tropischer Baumarten wird nicht übersehen, die Argumentation folgt ausschließlich der Frage, ob der Wald immer noch Wald wäre.

² Ob Beweidung oder Feuer für die primäre Etablierung von Savannensystemen verantwortlich sind, wird hier nicht weiter betrachtet. Beide Faktoren tragen zur Stabilisierung der Savannensysteme bei.

Aus dem Blickwinkel der Funktion von Organismen innerhalb eines Systems sollten Korallenriffe besser mit Savannen oder Heiden verglichen werden. Eine Savanne definiert sich als "tropische Vegetationsformation bestehend im wesentlichen aus Grasarten und wenigen Bäumen." (BEGON et al. 1990) Weiterhin heißt es zu Savannen: "die Bedeutung des Klimas für die Ausprägung dieser Vegetation ist nahezu maskiert durch den Einfluß von weidenden Herbivoren". Auch hierzu lassen sich erstaunliche Analogien zu Korallenriffen ausmachen.

Die Heiden Europas sind weitere Beispiele für durch Beweidung induzierte Gemeinschaften. Im Gegensatz zu Savannen sind Heiden jedoch durch den Fraß von Weidevieh geformt und damit als anthropogene Bildung einzustufen.

Betrachtet man traditionelle Fischereimethoden (z.B. selektive Leinenfischerei auf Top- Räuber) und postuliert die bereits beschriebenen Auswirkungen auf die Riffgemeinschaft könnten viele der rezenten Riffe als "Heiden" der Meere beschrieben werden.

Der Vergleich von Korallenriffen mit Heiden oder Savannen mag angesichts ihrer überwältigenden Artenfülle konstruiert erscheinen, beschreibt jedoch ungleich besser als das Regenwaldparadigma die funktionellen Interdependenzen, die die Gemeinschaft in der jeweiligen charakteristischen Prägung erhalten. Unabhängig von den hoch interessanten theoretischen Konsequenzen und das veränderte Blickfeld bei der Betrachtung von Korallenriffen dürften eine Reihe von Auswirkungen auf Managementkonzept und andere praktische Ansätze zu erwarten sein.

Relevanz der Ergebnisse für die Therapien und Managementmaßnahmen für geschädigte Riffe

Angesichts des kritischen Zustandes vieler rezenter Riffgemeinschaften sollten die oben ausgeführten Überlegungen bei der Etablierung möglicher Renaturierungsmaßnahmen berücksichtigt werden. In degradierten Riffgebieten, in denen trotz ausreichender Larvendrift keine spontane Wiederbesiedlung zu beobachten ist, sollten Studien die Populationsdichten der Weidegänger kontrollieren (vgl. DONE 1995). Im Falle krasser Missverhältnisse könnten fischereiliche Maßnahmen möglicherweise eine positive Wirkung auf die Wiederbesiedlungsbilanz haben.

Im Rückgriff auf das Savannenbeispiel macht es aus ökologischer Sicht wahrscheinlich mehr Sinn (falls erforderlich) die Elefantenpopulation zu kontrollieren als Schirmakazien und Steppengräser zu pflanzen. Zurück zu den Riffen wäre die Rehabilitation der komplexen physischen Riffstruktur mit Versteckmöglichkeiten für standorttreue Lauerjäger (z.B. Zackenbarsche) eventuell schon ausreichend, um eine natürliche Bestandserholung der Korallengemeinschaften zu initiieren. Geschädigte Riffstandorte, an denen diese These experimentell überprüft werden könnte, sind heute bedauerlicherweise in großem Umfang verfügbar.