

ÜBER KORALLEN UND KORALLENRIFFE DES WESTLICHEN INDISCHEN OZEANS UND DER KARIBISCHEN REGION—EINE VERGLEICHENDE STUDIE*

DIETRICH H. H. KÜHLMANN

*Museum für Naturkunde an der Humboldt—Universität zu Berlin,
Deutsche Demokratische Republik*

ABSTRACT

The genesis and evolution of coral reefs of the West Indies is to be seen in connection with the glacial influence, when the corals were killed by the cool water. Therefore the Caribbean coral reefs are situated in the midst of the coastal banks and they are young in comparison to the coral reefs of the Indo-Pacific.

In connection with this we have to see the following facts :

1. The number of species of reef building corals is only small in the West Indies, but high in the Indo-Pacific.
2. In the reefs of the Caribbean Region the vertical reef walls are occupied by a small number of coral species only. In the reefs off the East African Coast it is personally observed that many different species can settle on such localities.
3. In the West Indies there are no fishes with such a high affinity to corals, that they cannot live without them. On the contrary in the Indo-Pacific, fishes such as *Dascyllus* live between branching corals.

Thus, besides the greater species diversity among corals, the fishes living between corals in the Indo-Pacific have had a lot of time for their evolution. In the short time of its existence, such an evolution and specific adaptation was not possible for the corals or the fishes of the West Indies. Other differences are the day and night activity and the resistance against water movements of the Indo-Pacific corals in contradictory to that of the West Indies. All corals are sensitive to fresh water, but rainfall and little ephemeral coastal rivers have nearly no action in this case in the West Indies.

ÜBER DIE BEDEUTUNG DER RIFFORSCHUNG

NACH Beendigung des zweiten Weltkrieges trat die Korallenriff-Forschung immer mehr in den Blickpunkt des Interesses. War sie in vorausgegangenen Zeiten mehr an das Phänomen des Korallenriffes als 'Wunderwelt' des Ungewöhnlichen, Schönen, Farbigen, Organismen—und Formenreichen geknüpft (Haeckel, 1876), gaben nunmehr praktische oder futurologisch bedeutsame Gesichtspunkte den Ausschlag für eine Intensivierung der Rifforschung :

1. Die Korallenriffe sind die Ökotope (Lebensräume) innerhalb des Meeres, die mit 10-25 g Trockensubstanz pro Quadratmeter die höchste Produk-

* Presented at the 'Symposium on Indian Ocean and Adjacent Seas—Their Origin, Science and Resources' held by the Marine Biological Association of India at Cochin from January 12 to 18, 1971.

tion an Biomasse hervorbringen und vergleichbar nur mit tropischen terrestrischen Formationen, wie Regen- und Mangrovewäldern oder Agrargebieten mit mehrfacher Jahresernte (Odum, 1963). Sie sind schon heute als wichtige, bewirtschaftbare Reservoirs für die ständig wachsende menschliche Bevölkerung der Erde zu werten, die außer reicher proteinhaltiger Nahrung auch pharmazeutische Grundstoffe anbieten. Wie die jetzt von statten gehende und immer mehr um sich greifende Vernichtung ausgedehnter Korallenriffgebiete durch *Acanthaster planci* Linne im West-Pazifik zeigt, muß der ökologische Kausalnexus aller wichtigen physikochemischen und biogenen Faktoren in seiner Funktion der gegenseitigen Einflußnahme schnellstens ergründet werden, bevor anthropogene Eingriffe die während einer Jahrtausende langen Entwicklung entstandene aufeinander abgestimmte Balance der anorganischen und organischen Wirkungsgruppen zerstören. Gemeint ist letzten Endes die Erarbeitung eines funktionierenden Modelles, das präzise Antwort auf die Frage nach dem Effekt eines bestimmten anthropogenen Einflusses gibt. (Die Notwendigkeit einer schnellen und sicheren Erarbeitung derartiger Modelle ist eine Existenzfrage der Menschheit geworden und gilt für alle wichtigen Ökotope der Erde gleichermaßen).

2. Fossile oder rezent-fossile Korallenriff-Gebiete sind nicht zufällig erdöl-fündig, wie ein Beispiel aus der jüngsten Vergangenheit, der Flachseetrakt zwischen Thailand und Australien, einmal mehr bestätigt hat. Sie sind auf Grund der hohen Produktion an Biomasse Entstehungsgebiete für Erdöl, wobei dem lockeren Riffkalk gleichzeitig die Bedeutung eines gut geeigneten Speichergesteins zukommt. Für ihre Erschließung kommt der Kenntnis von Aufbau und Entstehung der Riffgebiete, an rezenten Beispielen studiert, ein erhebliches praktisches Gewicht zu (Weyl, 1965; Schafer, 1967) zumal sich die sessilen und an bestimmte Umweltbedingungen gebundenen Korallen als Faziesfossilien hervorragend eignen (Ziegler, 1963) und das Studium rezenter Biofazies-Typen 2. Ordnung wichtige Rückschlüsse auf die entsprechenden fossilen Biofazies-Typen ermöglicht (Schaffer, 1967).
3. Lebende Korallenriffe sind fast stets der Küste vorgelagert und bieten gegen Sturmfluten und schwere See einen wirksamen und widerstandsfähigen Schutz. Die Resistenz der Riffe wird jedoch bei Absterben der Korallen stark beeinträchtigt. Auch insofern kann die *Acanthaster*-Seuche im West-Pazifik problematisch werden, und die bewußte Erhaltung der Korallenriffe wird dadurch als Problem des sehr aktuellen 'Man and Biosphere'-Komplexes charakterisiert. Außerdem schaffen Riffe Lagunengebiete, an deren Rändern sich Mangrove-Formationen ansiedeln, deren spezifische Adaptionen ein Vordringen in das stille Flachwassergebiet ermöglichen, was bewirkt, daß ihr Pionierverhalten oft zur Verlandung größerer Flächen führt. Besonders an Hebungsküsten können terrestrisch gewordene Riffkalke einen idealen Baugrund liefern. Im Bereich von Senkungsküsten verhindern Riffkorallen durch ihr permanentes Wachstum weitere Landverluste.
4. Andererseits aber können Steinkorallen eben durch ihr kontinuierliches Wachstum nach oben Schiffsfahrtswege verderben, die in Seekarten und Seehandbüchern fixierten Angaben über Tiefen oder Ausdehnungen von Untiefen korrigieren und insgesamt als Hindernisse akute Gefahren für

die Schiffe darstellen, wie auf den seewärtigen Riffwänden liegende Wracks immer wieder beweisen. Diese durch Korallen hervorgerufenen Schädwirkungen können soweit gehen, daß teure Hafenanlagen durch sie zum Erliegen gebracht werden. Z.B. wurde der sudanesischer Hafen Suakin im Roten Meer um die Jahrhundertwende so stark von Korallen unterwachsen, daß er von großen Schiffen nicht mehr angelaufen werden konnte. Hafen und Stadt starben aus, und erst danach wurde—gleichsam als Ersatz—Port Sudan gebaut.

Diese theoretische wie praktische, für den Menschen teils positive, teils negative Bedeutung der riffbildenden Korallen war es m.E., die die Rifforschung immer mehr in den Vordergrund rückte. Entsprechend den Problemstellungen in allen vier Fällen ist vorwiegend die Ökologie prädestiniert und verpflichtet, die Forschungen auf diesem Sektor—teils im natürlichen Lebensraum, teils experimentell—voranzubringen. Da in Korallenriffgebieten von Schiffen aus nicht erfolgreich gearbeitet werden kann, kommt der Anwendung des autonomen Tauchens als wissenschaftliche Methode eine entscheidende Bedeutung zu, und die Entwicklung dieser 'Methode der direkten Beobachtung' (Kühlmann, 1961) nach dem 2. Weltkrieg ist ein weiterer Grund, weshalb die Korallenriff—Forschung in eben dieser Zeit einen bemerkenswerten Aufschwung genommen hat. Trotzdem wird derselben teilweise nicht genügend Beachtung geschenkt, denn es gibt eine Reihe größerer Riffgebiete, die bis heute noch nicht systematisch und gründlich untersucht worden sind.

In den Jahren 1964-1966 arbeitete ich tauchertechnisch in den mittelamerikanischen Riffgebieten vor der kubanischen und mexikanischen Küste, 1970 in den vor Tansania und Kenya gelegenen Korallenriffen des westlichen Indischen Ozeans, vor Massawa in Äthiopien und vor Port Sudan im Roten Meer. Ich studierte vor allem die Genese und Evolution der Korallenriffe, sowie die Ökologie der riffbildenden Korallen. Ein Teil der Ergebnisse wurde bereits veröffentlicht (Kühlmann, 1970 a—d; 1971) ein weiterer befindet sich im Druck. Eine eingehende Auswertung der Materialien von 1970 erfolgte bisher nicht, jedoch sollen an dieser Stelle vorläufige Ergebnisse, soweit sie für einen Vergleich der Korallen und Korallenriffe des westlichen Indischen Ozeans und der Karibischen Region von Bedeutung sind, erstmals mitgeteilt werden.

ZUR ENTSTEHUNG DER INDOPAZIFISCHEN UND MITTELAMERIKANISCHEN KORALLENRIFFGEBIETE

Verschiedene Theorien erklären die Genese und Evolution der Korallenriffe. Es sei nur an die Senkungstheorie Darwin's (1837 und 1842), an die Hebungstheorie Semper's (1863 und 1869), an die von Rein (1870 und 1881) und Murray (1880) geforderte Voraussetzung bewegungsloser submariner Bergrücken als Aufwuchsbasis, an die Glacial-Control-Theory von Daly (1910 und 1915), an die 'Theory of marginal belts of the coral seas' von Davis (1928), an die 'Antecedent-Platform-Theory' von Hoffmeister und Ladd (1944) und an die Einsackungstheorie von Hass (1961, 1962, 1963) erinnert, um die wichtigsten zu nennen. Jede dieser Theorien hat für den indopazifischen Bereich sicher ihre Berechtigung, da die Korallenriffe regional unter sehr verschiedenen Umständen entstanden zu denken sind.

Die Korallenriffe der Karibischen Meeresregion aber weisen derartige von den indopazifischen Riffen abweichende, historisch bedingte Charakteristika auf, daß ihre Entstehung durch keine dieser Theorien befriedigend erklärt worden ist. Sie

weisen eine unterentwickelte Form auf, zeigen ein gehemmtes Wachstum und vermögen großen Wellen nicht zu widerstehen. Sie haben selten Beziehung zum tiefen Wasser und befinden sich einige hundert Meter von dem äußeren Rand des Schelfes entfernt mitten auf den vor den Küsten gelegenen Sedimentbänken (Newell, 1959.)

Bei vor Kuba durchgeführten Untersuchungen (Kühlmann, 1970 d) stieß ich auf folgenden, für die Erklärung der Genese und Evolution der Korallenriffe des tropischen Westatlantik wichtigen Befund (Kühlmann, 1970 a): Vor der Nordküste befindet sich der Schelfrand östlich von La Habana in 50 bis 70 m Tiefe. Die in ihm enthaltenen Erosionsrinnen weisen ihn als glaziale Küste aus, und das bestätigt einmal mehr, daß die Inlandeismassen während des Pleistozäns zeitweise soviel Wasser gebunden hatten, daß der Meeresspiegel etwa 70 m tiefer lag als heute (Schwarzbach, 1950).

Das Klima während der Eiszeiten war um 7 bis 8°C niedriger als heute (Ihering, 1927). Das trifft auch auf den mittelamerikanischen Meeresraum zu, wie die erst kürzlich in der Cordillera de Talamanca Costa Ricas entdeckten Kare, Trogtäler, Gletscherschliffe und Moränen, die Zeugen einer pleistozänen Vergletscherung sind, beweisen (Weyl, 1965). Da riffbildende Korallen sicher auch damals schon an Temperaturen gebunden waren, die ein Jahresminimum von ca. 20°C nicht unterschreiten, starben die tertiären Korallen im Gebiet aus, bzw. wurden südwärts in Refugien zurückgedrängt.

Im Zuge des nacheiszeitlichen Temperaturanstiegs und des dadurch ausgelösten Abschmelzprozesses der Inlandeismassen stieg der Meeresspiegel wieder an. Einstige Küstengebiete gerieten mehr und mehr unter Wasser. Die Ränder der überfluteten Küsten waren—wie im indopazifischen Raum so auch im Westatlantik—ideal zur Besiedlung riffbildender Korallen gewesen, weil sich an ihnen von See heranrollende Wellen brechen, die kontinuierlich frische planktische Nahrung heranzuführen und durch die das Wasser mit Sauerstoff angereichert wird. Im tropischen Indopazifik, wo das Pleistozän kaum temperaturherabsetzende Auswirkungen hatte (Scheer, 1960), erfolgte die Besiedlung solcher Ränder mit Korallen stets, zumal die Korallenriff-Bildungsprozesse wie die Entwicklung der gesamten Organismenwelt des Meeres mindestens seit dem Tertiär, also seit mehr als 70 Millionen Jahren, ohne Unterbrechung vor sich gegangen war (Ekman, 1935). In der karibischen Region aber war das Meerwasser, als es die Küstenränder überspülte, viel zu kalt, um riffbildenden Korallen eine erfolgreiche Entfaltung zu gestatten. Diese konnten erst aus ihren Rückzugsgebieten wieder nordwärts vordringen, als das Wasser bis zur lebensnotwendigen Temperatur angeheizt worden war, und da war es bereits weit über die inzwischen in etwa 40 m Tiefe liegenden Ränder der Küstenbänke hinaus landwärts vorgedrungen. Da die riffbildenden Korallen wegen ihrer mit assimilationsbedürftigen Zooxanthellen symbiontischen Lebensweise nur im lichtdurchfluteten flachen Wasser gedeihen konnten, siedelten sie dort also m i t t e n auf den den heutigen Küsten vorgelagerten Kalksteinplattformen (Kühlmann, 1970 d), während die seewärtigen Ränder derselben frei von Korallenriffen blieben.

Im Indischen und Pazifischen Ozean sind zwar auch im flachen Wasser mitten auf den Kalksteinbänken gelegene Korallenriffe keine Seltenheit, aber die seewärts davor befindlichen Ränder sind aus den bereits genannten Gründen in der Regel nicht ohne Riffe, wie ich vor der Küste Tansanias und Kenyas selbst feststellen konnte. Generell besitzen viele Korallenriffe einen direkten Kontakt zur Tiefsee, andere nicht. Eine Scheidung der rezenten Rifftypen in Ozeanonexide Korallenriffe und

neritonexide Korallenriffe wird deshalb zur Erleichterung der Betrachtungsweise des Riffproblems empfohlen, zumal sich mit diesen beiden Begriffen entsprechende Entstehungstheorien verbinden lassen und auf das Alter der Riffe hingewiesen wird (Kühlmann, 1970 d). Flachsee-Korallenriffe sind im allgemeinen jugendlich, und damit ist auch ihre Kleinheit schon teilweise erklärt.

EINIGE ASPEKTE EINER VERGLEICHENDEN BETRACHTUNG DER KORALLEN UND
KORALLENRIFFE DES WESTLICHEN INDISCHEN OZEANS UND DES WESTLICHEN
ATLANTISCHEN OZEANS

Newell hebt weiter das im Gegensatz zu indopazifischen Riffen stehende Unvermögen der westindischen Riffe, einem starken Wellengang widerstehen zu können, hervor. Ich fand auch auf Kuba örtlich durch Zyklone und schwere See zerstörte Riffe, deren Korallenbewuchs losgerissen und am Ufer zu Hügeln von über 20 m Länge und 2 m Höhe aufgeschüttet worden war. Vermutlich konnten sich im Indopazifik von den der Wasseroberfläche genähert wachsenden Korallen auf Grund der gezeitenbedingten stärkeren Wasserbewegung nur solche Arten halten und entwickeln, die gegenüber anstürmender See eine ausreichende Resistenz besitzen. Diese überziehen im Verein mit anderen Lebewesen—wie Zoantharien, Kalkalgen, korallinen Hydrozoen, Bryozoen, Schwämmen—die Riffe mit einem Panzer organischer, lebender Substanz und schützen sie so vor dem Zugriff der Wellen.

Sicher hat auch die Dichte der Besiedlung eine wirksame Schutzfunktion gegenüber der Abrasionswirkung der Wellen. Seewärts exponierte Rifftrakte oder Riffhügel sind vor Ostafrika durchweg mit einem Deckungsgrad von 80 bis 95% von lebenden Steinkorallen bewachsen. Hingegen schwankt derselbe in der Karibischen Region (Kuba) nur zwischen < 10 bis 60%. Hierfür—wie auch für die folgenden Details—kann der Grund nur angedeutet werden, weil genaue Untersuchungen fehlen: Im tropischen Westatlantik sind an der Riffbildung etwa 40 Korallenarten beteiligt, im Indopazifik aber können schon in einem einzigen Riff mehr als 200 Arten gefunden werden. Die aus dieser Tatsache abzuleitende bestehende schwache Konkurrenz unter den Scleractinia der karibischen Region läßt einerseits eine gewisse 'Verschwendung' von Substrat zu, woraus dessen relativ lockere Besiedlung resultiert, erklärt aber andererseits, daß die heutigen Korallenriffe einen nur kümmerlichen und gleichsam unterentwickelten Eindruck machen. Das war nicht immer so. Noch aus dem Oligozän stammen Riffe, die denen des Indopazifiks an Größe und Ausdehnung in nichts nachstehen. Damals war auch der Artenreichtum der Korallenfauna dem des Indopazifiks in keiner Weise unterlegen (Ekman, 1935). Die mehrfache glaziale Auskältung aber ließ den größten Teil der Steinkorallen aussterben.

Im westatlantischen Korallenriffgebiet konnte ich feststellen, daß für die Besiedlung des Substrates mit Scleractinien der Hangneigungswinkel eine gravierende Bedeutung hat. Nur zwischen 0° und 70° inklinierte Hänge waren mit allen Korallenarten des Gebietes besiedelt. Steileren vertikalen oder gar überhängenden Substraten waren nur die koloniebildenden *Madracis decactis* (Lyman), *Agaricia fragilis* Dana und einige andere Korallen angewachsen. Für die Riffbildung eine gewisse, aber auch nur untergeordnete Bedeutung hat von diesen nur *M. decactis* (Lyman). Im Roten Meer tauchte ich an der Steilwand des Saum-Riffes vor Port Sudan (Plate IA). Diese fast vertikale Wand wurde bis in über 30 m Tiefe von einer Vielzahl dem Substrat krustenartig aufsitzender Korallen bewachsen. Bedauerlicher-

weise untersagte akuter Zeitmangel, dieselben alle zu sammeln, um sie genau bestimmen zu können. Sicher jedoch konnte ich Arten der Gattungen *Favia*, *Goniastrea*, *Prionastrea*, *Leptastrea*, *Echinopora*, *Cyphastrea*, *Porites*, *Goniopora*, *Montipora*, *Pavona*, *Cosinarea*, *Siderastrea*, *Agaricia* und *Caeloria* feststellen, die alle die Fähigkeit zeigten, Steilwände zu besiedeln.

Unterschiede in der Aktivität lassen sich eventuell ebenfalls auf die Frage der Konkurrenz der Korallen untereinander zurückführen. Im mittelamerikanischen Meer ist nur eine einzige Art, *Dendrogyra cylindrus* Ehrenberg (Plate IB), obligatorisch tagaktiv. Bei *Porites* und *Montastrea* wurde vereinzelt und sporadisch Tagaktivität beobachtet. Im Roten Meer und auch vor der ostafrikanischen Küste hingegen fand ich viele Steinkorallen—z.B. *Galaxea*, *Favia*, *Porites*, *Plerogyra*—die tagsüber ihre Polypenköpfe und Tentakeln zum Beutefang weit aus den Theken herausstreckten. In diesen dichtbesiedelten Korallenriffen reicht die Nachtaktivität offenbar nicht aus, um den Nahrungsbedarf aller gedrängt beieinander lebenden Kolonien zu decken, und viele Arten erwarben die Fähigkeit zu einer Tagaktivität, wobei die Frage offen bleibt, ob es sich um eine zusätzliche oder ausschließliche um eine fakultative oder obligatorische Tagaktivität handelt, was für die einzelnen Arten in Abhängigkeit von der Lichtintensität in verschiedenen Gebieten und verschiedenen natürlichen Lebensräumen in 24—Stunden-Zyklen noch zu untersuchen wäre. Es ist denkbar, daß diese intensive Ernährungsform mittelbar ebenfalls das Riffwachstum beschleunigt.

Der Korallenbewuchs eines Riffes unterliegt je nach seiner Lage zur offenen See, der Tiefe seines Auftretens und der Neigung seines Substrates unterschiedlichen Umweltbedingungen. Da diese Bedingungen im Indopazifik wie im Westatlantik einander in vielem ähnlich sein müssen (Salzgehalt, Temperatur, Licht, Wasserbewegung, Suspensionsgehalt, Planktongehalt), können einerseits hinsichtlich des Korallenbewuchses gewisse Konvergenzen erwartet werden, andererseits ist deren Auftreten auf Grund der Unterschiede hinsichtlich der historischen Entstehung und Entwicklung hinsichtlich der Gezeiten und hinsichtlich der Artenzahl und Besiedlungsdichte in Frage gestellt. Neben der unterschiedlichen Besiedlung der Steilwände (s. o.) wird das, soweit ich das vor den Küsten Tansanias und Kenyas beobachten konnte, in dem Korallenbewuchs dreier wichtiger Riffteile augenfällig: der Besiedlung des Riffrückens, des Riffußes und des Sandgrundes vor den Riffen und in Lagunen.

In der Karibischen Region dominiert auf dem *Riffücken* fast immer *Acropora palmata* (Lamarck) (Plate IIA), gemeinsam mit der kalkskelettbildenden Hydrozoe, *Millepora complanata* Lamarck (Kühlmann, 1970c). Ein der *A. palmata* entsprechender Typ existiert im ostafrikanischen Riffgebiet nicht. Auch *Millepora* ist nicht in dieser ausgesprochenen Häufung wie im Westatlantik anzutreffen. Dafür wachsen vor Ostafrika in dem ständig bewegten Wasser auf den Riffücken strauchartige *Acropora*, die konvergent der karibischen *Acropora prolifera* (Lamarck) sind, wobei letztere aber nur im Stillwasserbereich—entweder in Tiefen ab 5 m oder im Schutze des Riffrückens auf der lagunenwärtigen Seite—gedeihen. Die ostafrikanischen strauchartigen Acroporen wuchsen so dicht und ineinander verhakt, daß sie sich zweifellos gegenseitig Halt gaben. Nur stellenweise zogen sich vor allem in flach profilierten, geschwungenen sattelförmigen Riffgräben speciesuniforme Assoziationen von Montiporen in 2 bis 10 m Tiefe über Außenhang und Riffücken hin. Die Ränder ihrer dünnen, zerbrechlichen und terrassenförmig übereinander angeordneten Platten leuchteten hell in der Dämmerung größerer Tiefen und traten dadurch besonders deutlich in Erscheinung (Plate IIB). Diese an der freien Atmos-

phäre so fragilen Acroporen und Montiporen in starker Wasserbewegung ohne Schaden zu nehmen wachsen zu sehen, ruft Verwunderung hervor. Uns fehlen jedoch experimentelle Untersuchungen über die Beanspruchbarkeit der Korallenskelette im Wasser, um diese Erscheinung verstehen zu können.

Abweichungen konnten auch am Riffuß beobachtet werden. Dieser bildet manchmal gleichzeitig die Basis kleinerer Riffe. Im mittelamerikanischen Korallenmeer wird er ab 3 m Tiefe häufig von der kompakten Form der *Montastrea annularis* (Ellis et Solander) gebildet. Zwar tritt auch vor Ostafrika *Porites lobata* als konvergente Form an den Riffändern in Erscheinung, aber zerstreuter. Meist werden die seewärtigen Riffüße von zwei keulenförmigen Arten, *Galaxea longissima* Milne Edwards et Haime (Plate IIIA) oder *Goniopora savignyi* Dana (Plate IIIB) gebildet, die so dicht aneinandergestellt leben, daß sie sich gegenseitig Halt geben und zur Festigkeit des Riffußes beitragen. Die in der Karibischen Region ab etwa 5 m Tiefe am oberen Rand von Riffstufen auftretende griffelförmige, ebenfalls dicht beieinander steckende *Madracis mirabilis* Duchassaing et Michelotti (Plate IVA) hat als Konvergenzerscheinung nach meinen bisherigen Beobachtungen kaum Bedeutung, da sie schwächer und relativ selten, vor allem aber nicht charakteristisch für den Riffuß ist. Ähnliches gilt für *Porites furcata* Lamarck (Plate IVB). Im Gegensatz zu diesen beiden Beispielen weisen die Korallen des Sandgrundes des westlichen Indischen Ozeans und des westlichen Atlantischen Ozeans eine ausgesprochene Konvergenz auf. Im Riffgebiet Mittelamerikas bilden in den auf Sandgrund sich ausdehnenden *Zostera*-Wiesen *Cladocora arbuscula* (Lesueur), *Porites divaricata* Lesueur, *Manicina areolata* (Linne) und *Siderastrea radians* (Pallas) eine charakteristische Assoziation (Kühlmann, 1970c). *C. arbuscula* und *P. divaricata* erzeugen leichte, verzweigte Skelette, die wenig in den Sand einsinken. *M. areolata* und *S. radians*, die auch auf Hartboden festwachsen, treten auf Sand in zwei typischen ökologischen Formen auf: *M. areolata* verläuft nach unten konisch und steckt mit der Spitze so weit im Sand, daß nur noch die Oberfläche der Korallen daraus hervorsteht. *S. radians* bildet kugelförmige Kolonien, die auch von geringen Wasserbewegungen gerollt werden, so daß alle Polypen abwechselnd in den Genuß des freien Wassers gelangen. Vor der ostafrikanischen Küste fand ich die feingliedrige, verzweigte *Seriatopora* ebenfalls wenig einsinkend auf Sandgrund, die unten konisch endende *Trachyphyllia* ebenso im Sand stecken wie *M. areolata* und je eine *Porites*- und *Cyphastrea*-Art, die auf Sand und übersandetem Felsgrund kugelförmige Kolonien gebildet hatten. Diese Anpassungsformen verschiedener Korallen an das Leben auf Sandgrund durch Gewichtsverteilung auf eine möglichst große Fläche, durch passives Einsinken in den Sand bis zur Oberfläche und durch passives Rollen auf dem Sand scheint allgemein verbreitet zu sein. Endgültige Aussagen verbieten sich jedoch auch hier noch wegen zu geringer Untersuchungen. Eine Ausnahme bildet die vor Ostafrika gefundene *Halomitra*, die im atlantischen Schelf kein Pendant besitzt. Sie bildet große stumpf-konische, schüsselförmige Kolonien von normalerweise rundem Durchmesser und bis etwa 20 cm Höhe, die dem Sandgrund konvex oder konkav aufliegen. Da die *Halomitra*-Skelette innen wie außen von lebendem Gewebe überzogen sind, je nach ihrer Lage aber nur der stumpfe Pol oder der Rand dem Grund aufliegt, wird der größte Teil des Gewebes von Wasser umspült. Auch wenn die Kolonie mit dem Rand nach unten dem Grund aufliegt wird die Gefahr des Stagnierens des Wassers unter der hutförmigen Kolonie wahrscheinlich nicht bestehen, da das Skelett ziemlich dünn und lichtdurchlässig außerdem porös durchbrochen und deshalb für den Gasaustausch kein Hindernis ist. Hierzu fehlen jedoch experimentelle Untersuchungen. *Halomitra* wurde auch im Riff selbst gefunden.

Süßwasser in Form von Regen oder Flußwasser ist für Korallen tödlich. Die Flachwasserkorallen des Indopazifiks vertragen ohne Komplikationen ein stunden-

weises Trockenfallen während der Ebbe. Fällt aber während dieser Zeit ein kräftiger Regen, so können sie absterben (Rainford, 1925). Die Korallenriffe des Westatlantiks hingegen erreichen nur selten die Niedrigwasserlinie (Newell, 1959). Der Gezeitenunterschied beträgt überdies nur 0, 5-0, 8 m. Das bedeutet, daß die Riffe nie ganz trockenfallen. Der Regen mit seiner tödlichen Wirkung erreicht die Korallen hier nicht. Viele Küstenflüsse Kubas führen nur während der Regenzeiten Wasser. Dieses strömt, da spezifisch leichter als Seewasser, nur an der Oberfläche ins Meer hinaus. Es verbleibt dort selbst während schwerer Stürme, wie Salzgehaltsmessungen an der Nordküste erwiesen (Kühlmann, 1970b), und beeinträchtigt ebenfalls das Korallenwachstum nicht.

ÜBER DIE RIFFISCHE BEIDER KORALLENGEBIETE

Korallenriffe sind Lebensräume, die einer ganz charakteristischen Gesellschaft von Organismen Lebensmöglichkeiten bieten. Von den nicht sessilen Organismen repräsentieren die Fische eine sehr bedeutende Gruppe. In den beiden zur Diskussion stehenden Korallengroßgebieten weisen die für Riffe typischen Familien bemerkenswerte Unterschiede auf. Im tropischen Westatlantik ist die Artenzahl im allgemeinen wesentlich geringer als im Indopazifik. So leben an *Chaetodontidae* und *Pomacanthidae* im karibischen Riffgebiet 11, allein vor der ostafrikanischen Küste über 30 Arten, an *Acanthuridae* in den Kariben 3, vor der ostafrikanischen Küste nahezu 20 Arten, an *Apogonidae* in den Kariben 4, vor der ostafrikanischen Küste weit über 30 Arten, an *Muraenidae* in den Kariben 6, vor der ostafrikanischen Küste mehr als 20 Arten, an *Pomacentridae* in den Kariben 10, vor der ostafrikanischen Küste über 40 Arten, um nur einige typische Familien zu nennen.

Besonders deutlich wird die Differenz in einigen speziellen Fällen. In den Korallenriffen vor Ostafrika und im Roten Meer fallen Fische verschiedener systematischer Stellung mit extrem weit vorgezogenen Gebissen auf: die Labriden *Gomphosus coeruleus* Lacépède und *G. varius* Lacépède, der Monacanthide *Oxymonacanthus longirostris* (Bloch et Schneider) und der Chaetodontide *Forcipiger rostratus* (Brouss). Diese von verschiedenen Familien gleichzeitig entwickelte Eigenheit wird als spezielle Anpassung an das Leben im Riff gedeutet. Die Fische eroberten sich durch ihre Prognathie eine ökologische Nische im Nahrungsnetz des Riffes, nämlich die Fähigkeit, mittels ihrer 'Pinzettmäuler' in Lückensysteme vorzudringen, um dort Beute zu machen. Im karibischen Riffgebiet tritt nur *Prognathodes aculeatus* (Poey) als ein wenig entwickelter Vertreter des Typs der 'Pinzettmäuler' auf.

Ein paralleles Bild weisen die Gattungen *Dascyllus* und *Amphiprion* auf. Vertreter derselben sind sehr eng an verzweigte Steinkorallen oder Aktinien angepaßt. So beobachtete ich vor Ostafrika *Dascyllus aruanus* (Linne) und *D. reticulatus* (Richardson), die nur über bestimmten 'Wohnkorallen' nach Plankton schnappten (Plate VA). Bei Annäherung eines Feindfaktors zogen sie in den Schutz des Korallengeästes zurück. Die Anemonenfische—ich beobachtete vor Ostafrika *Amphiprion ephippium* (Bloch) und *A. akallopisos* Bleeker—haben die stark spezialisierte Fähigkeit herausgebildet, sich bei Gefahr zwischen die sonst tödlich nesselnden Tentakeln der Anemonen *Radianthus* und *Discosoma* zurückziehen zu können. Auch sie stehen normalerweise über ihren 'Wohnanemonen' und schnappen nach Plankton. Der Dreifleck-Korallenbarsch, *Dascyllus trimaculatus* (Rüppell) (Plate VB), steht hinsichtlich seines Verhaltens zwischen den sonstigen *Dascyllus*- und den *Amphiprion*-Vertretern. Im Roten Meer und nach eigenen Beobachtungen auch vor der ostafrikanischen Küste sucht er sowohl zwischen *Acropora*-Verzwei-

gungen als zwischen Actiniententakeln Schutz, in den Nikobaren aber nur zwischen Steinkorallen (Eibl-Eibesfeldt, 1964, und 1967). Seine Entwicklung tendiert, wie es scheint, dahin, ein 'Konvergenz-Anemonenfisch' zu werden. In den mittelamerikanischen Meeren sind die Gattungen *Dascyllus*, *Amphiprion* und *Premnas* nicht vertreten, und es ist sicher richtig, wenn Eibl-Eibesfeldt (1964) meint, daß glaziale Auskältungen dort die Fischwelt stark dezimierten. Die an Korallenriffe gebundenen Arten waren weitestgehend zum Aussterben verurteilt, weil die Riffe selbst 'ausfroren' und zerstört wurden. Je spezialisierter die Anpassungen der Fische an das Leben in den Korallenriffen war, desto sicherer war ihr gleichzeitig mit dem Riffsterben einhergehender Tod. Da im Indopazifik glaziale Temperaturherabsetzungen nicht erfolgten, bzw. so minimal waren, daß sie keine gravierende Wirkung hatten, dauerten hier die Riffe und die aus dem Tertiär herkommenden reichen und zum Teil sehr spezialisierten Fischbestände fort. In der Karibischen Region aber war nach der letzten Glazialperiode die Zeit zur Entwicklung derart spezialisierter Anpassungen zu kurz, obwohl Tendenzen zur Ausfüllung noch Lebensmöglichkeiten bietender ökologischer Nischen und damit zur Herausbildung bestimmter Anpassungen bestehen. Das mag auch für andere Organismengruppen gelten, jedoch liegen insgesamt noch nicht genügend Untersuchungen vor, die das bestätigen. Vor allem aber fehlen weitere ökologische Forschungen an Korallen und Korallenriffen, die neben notwendigen produktionsbiologischen Analysen die teilweise auch hier angeschnittenen Probleme zu klären haben.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Korallenriff-Forschung hat an Bedeutung gewonnen, weil Korallenriffe von allen marinen Lebensräumen die höchste Produktion an Biomasse aufweisen, in ihnen oder ihrer Umgebung Erdöl lagern kann, sie die Küsten schützen und die Seefahrt gefährden.

Alle Unterschiede hinsichtlich Exposition, Größe, Widerstandsfähigkeit, Besiedlung, Artenzahl, Aktivität und Fischfauna zwischen den Korallenriffen und Korallen des tropischen Westatlantiks einerseits und des Indopazifiks andererseits sind im wesentlichen auf historische Faktoren zurückzuführen. Während des Pleistozäns starben die mittelamerikanischen Korallenriffe und ihre Bewohner auf Grund des Temperaturrückganges ab. Die mit einem Anstieg des Seewassers einhergehende Erwärmung desselben nach der Wisconsin-Eiszeit ließ eine Neubesiedlung mit Scleractinien erst zu, als das Wasser die glazialen Küstenlinien bereits überschritten hatten. Dadurch wird die Lage der rezenten Riffe mitten auf den Küstenbänken sowie ihre Kleinheit erklärbar. Im Gegensatz dazu konnten sich die Korallenriffe des Indopazifiks seit 70 Millionen Jahren (Tertiär) ungestört entwickeln. Dementsprechend sind sie meist am Schelfrand gelegen, größer und mit weit mehr Steinkorallenarten dichter besiedelt als die karibischen.

Die größere Widerstandsfähigkeit der indopazifischen Riffe ist wahrscheinlich Ausdruck der dichteren Besiedlung derselben mit Korallen und deren Anpassung an eine stärkere Gezeitenbewegung. Eine bei vielen Korallen des Indischen Ozeans beobachtete Tagaktivität ist möglicherweise eine notwendige Adaption der bei dichter Besiedlung auftretenden Nahrungskonkurrenz. Trotz annähernder Parallelität der Umweltfaktoren in beiden Korallenriffgebieten zeigt der Bereich des Riffrückens und des Riffußes in den mittelamerikanischen Meeren und im westlichen Indischen Ozean keine Konvergenzerscheinungen. Im Gegensatz dazu sind bei Korallenassoziationen, die auf Sandgrund leben, Konvergenzen vorhanden. Da die

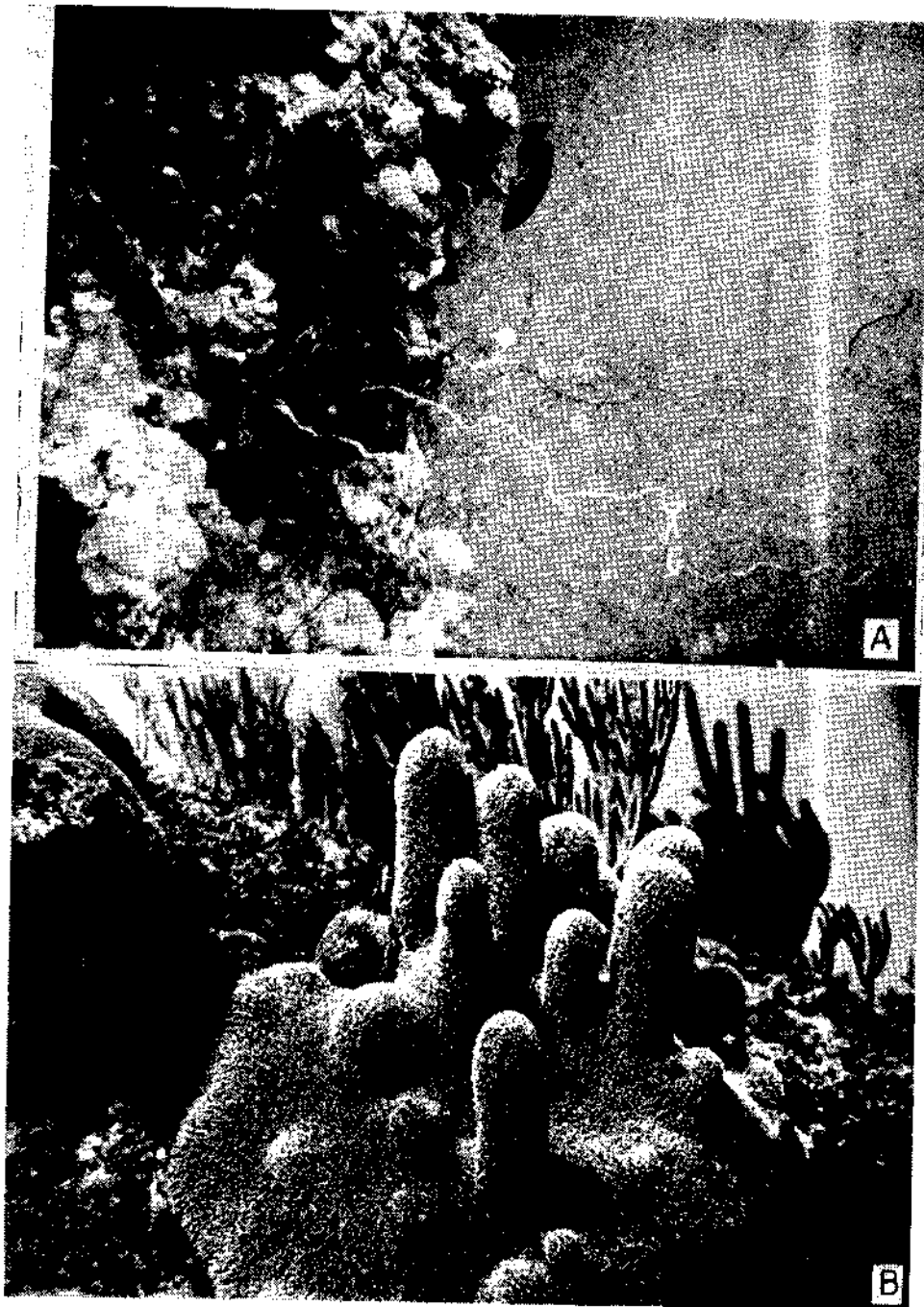


PLATE IA. Ausschnitt aus derSteilwand des Saumriffes vor Port Sudan in 14 m Tiefe. Das Substrat ist mit Schwammen, Stein- und Dörnchenkorallen bewachsen. B. Die einzige obligatorisch tagaktive Steinkorelle des West-atlantik, *Dendrogyra cylindrus* Ehrenberg.

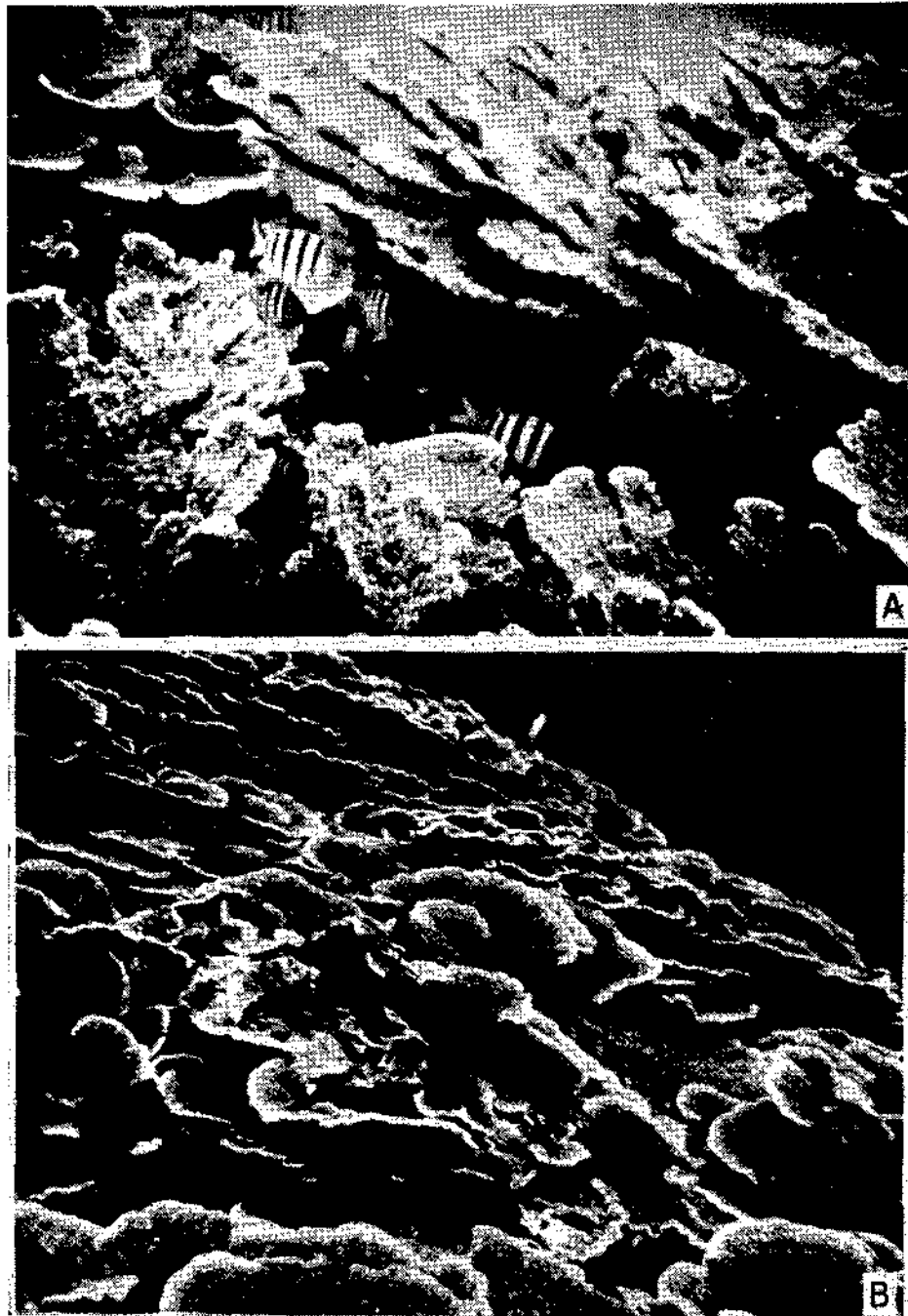


PLATE IIA. *Acropora palmata* (Lamarck) ist die an der Riffbildung am stärksten beteiligte Koralle in der Karibischen Region. Sie wächst vorzüglich in 1-5 m Tiefe auf dem Riff Rücken oder seawärts davon und bildet zusammen mit *Millepora complanata* Lamarck die Assoziation der Brandungszone. B. Stellenweise besiedeln die Montiporen uniform den Außenhang der Rifftrakte vor der Küste Kenyas in 3-10 m Tiefe.

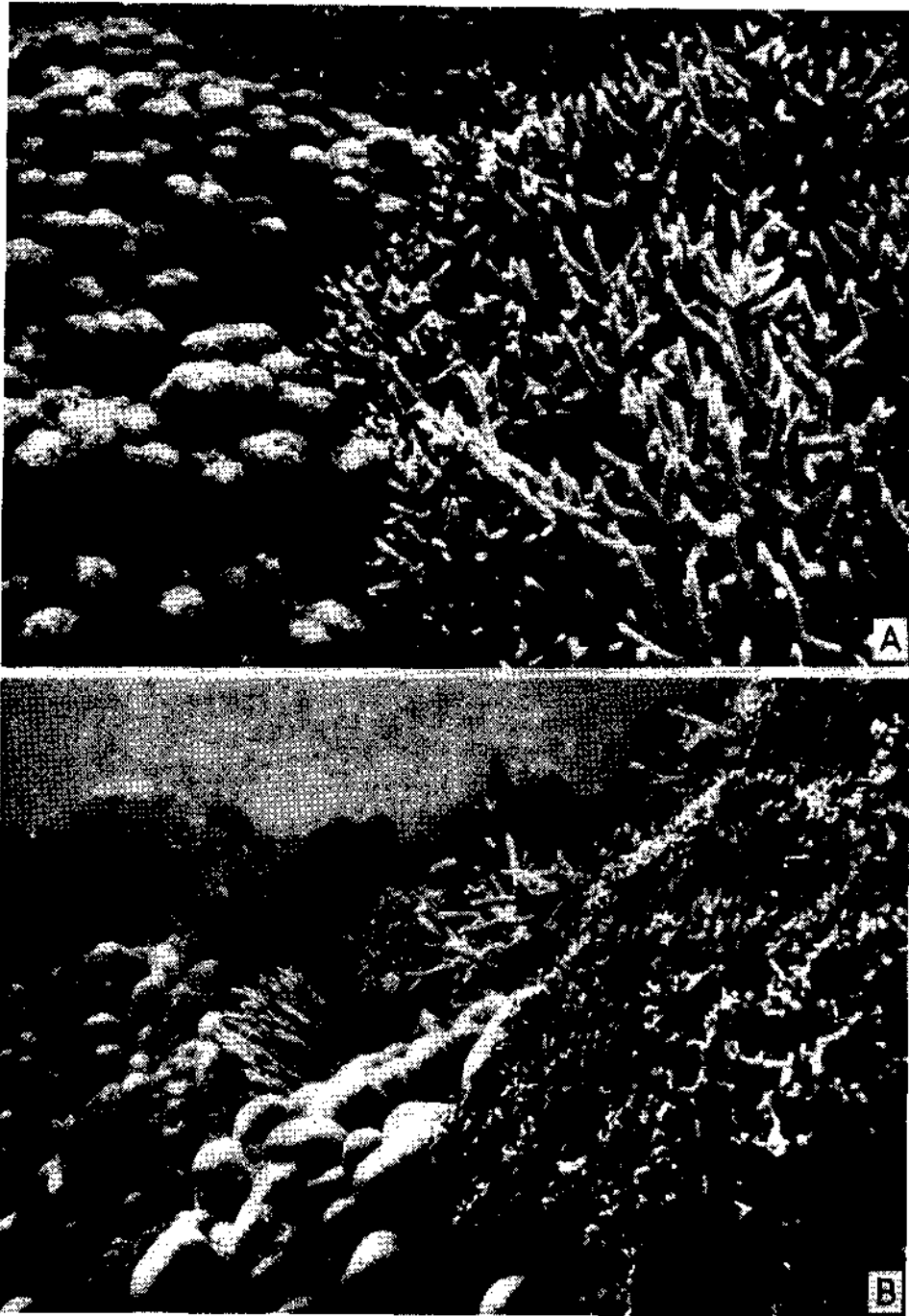


PLATE IIIA. Typische Assoziation am Fuß eines im Flachwasser gelegenen Rifles vor Ostafrika. Strauchartige Acroporen bedecken den Riffrücken und den seewärtigen Hang bis in etwa 10 m Tiefe. Dort siedelt *Galaxea longissima* Milne Edwards et Haime dicht beieinanderstehend in pfahlartigen Stocken. B. *Goniopora savignyi* Dana ist ebenfalls häufig am Fuß und an den Rändern kleiner Riffe in dichten Beständen anzutreffen. Rechts im Vordergrund ein *Millepora* Bestand.

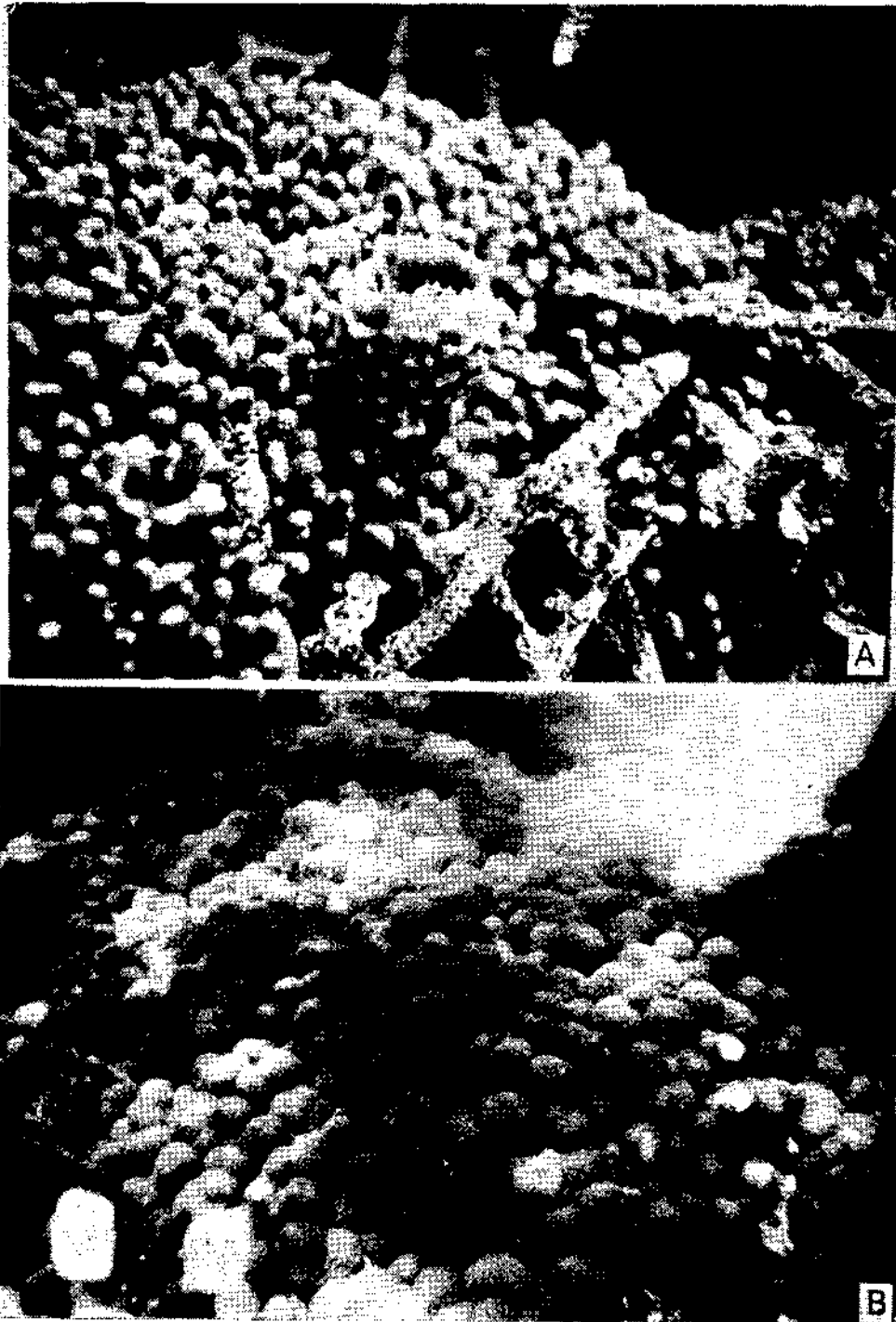


PLATE IVA. *Madracis asperula* Milne Edwards et Haime bildet zerbrechliche griffelförmige Kolonien, die sich, eng beieinanderstehend, gegenseitig Halt geben. B. *Porites furcata* Lamarck wächst dichotom verzweigt in großen Flecken beieinander.

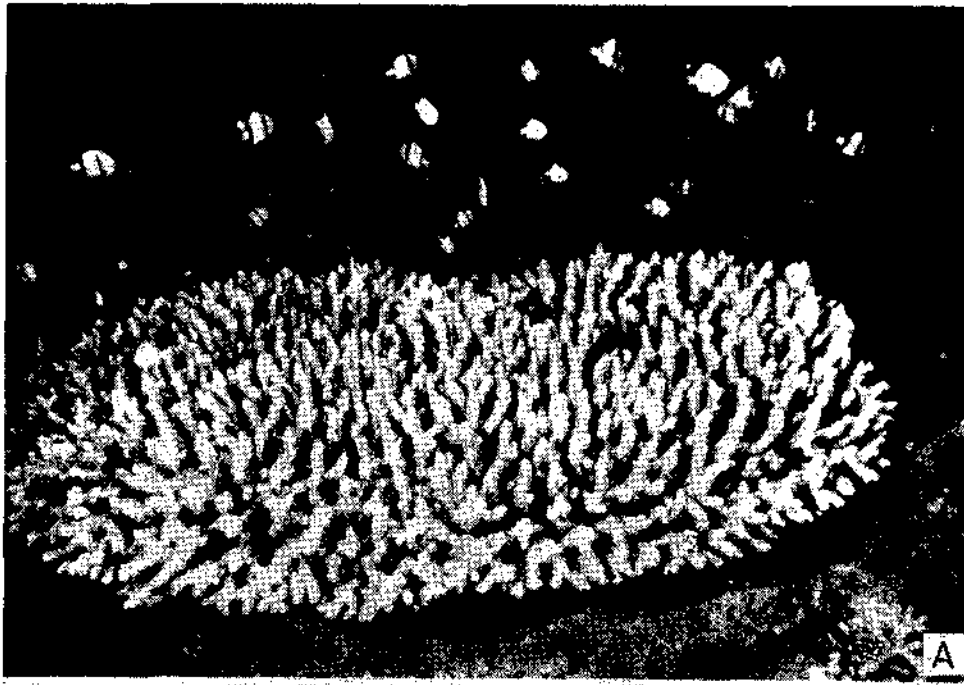


PLATE V. A. Ein kleiner Schwarm von *Dascyllus reticulatus* (Richardson) über der Wohnkoralle, *Acropora corymbosa*. B. *Dascyllus trimaculatus* (Rüppell), der vor Ostafrika sowohl zwischen dem Geäst von Steinkorallen als zwischen den Tentakeln von Actinien Schutz sucht.

Korallenriffe der Karibischen Region die Niedrigwassermarke nur selten erreichen, werden die Korallen im Gegensatz zu denen des Indopazifiks durch Regen und das an der Meeresoberfläche verbleibende Süßwasser kleiner Flüsse nicht gefährdet. Die Fischfauna der indopazifischen Korallengebiete ist reicher und spezialisierter als die der Karibischen Region.

SUMMARY

Some aspects on the corals and coral reefs of the western Indian Ocean and the Caribbean Region—a comparative study

The coral reef research is becoming more and more important, since coral reefs have the highest production of biomass of all marine habitats. They protect the coast, but are dangerous for navigation.

All differences between the coral reefs and corals of the tropical West-Atlantic and the Indo-Pacific are existing by reason of different geological factors. The genesis and evolution of coral reefs of the West Indies is to be seen in connection with the glacial influence, when the corals were killed by the cool water. Therefore, the Caribbean coral reefs are situated in the midst of the coastal banks and they are young in comparison to the coral reefs of the Indo-Pacific.

In connection with this we have to see the following facts :

1. The number of species of reef building corals is fewer in the West Indies, but high in the Indo-Pacific.
2. In the reefs of the Caribbean Region, the vertical reef walls are occupied by a small number of coral species only. In the reefs off the East African Coast many different species are seen settling on such localities.
3. In the West Indies there are no fishes with such a high affinity to corals, that they cannot live without them. On the other hand in the Indo-Pacific, fishes such as *Dascyllus* live only between branching corals.

Thus besides the greater species diversity among the corals, the fishes living between corals in the Indo-Pacific have had a lot of time for their evolution. In the short time of its existence, such an evolution and specific adaptation seems not to have been possible for the West Indies. Other differences are the day-and-night activity and the resistance against water movements of the Indo-Pacific corals in contradistinction to that of the West Indies. All corals are sensitive to fresh water, but rainfall and little ephemeral coastal rivers have nearly no action in this case in the West Indies. The associations of corals are different in the reefs and on their flats, but show convergence in sandy bottom in both areas.

REFERENCES

- DALY, R. A. 1910. Pleistocene glaciation and the coral reef problem. *Amer. J. Sci., New Haven*, Ser. 4, 30 : 297-308.
- . 1915. The Glacial-Control Theory of coral reefs. *Proc. Amer. Acad. Arts Sci., Boston*, 51 : 155-251.
- DARWIN, C. 1837. On certain areas of elevation and subsidence in the Pacific and Indian Oceans as deduced from the study of coral formations. *Proc. Geol. Soc., London*, 2 : 552-554.

- DARWIN, C. 1842. *The structure and distribution of coral reefs*. London.
- DAVIS, W. M. 1928. The coral reef problem. *Amer. geogr. Soc., Spec. Pap.*, 9 : 596 pp.
- EIBL-EIBESFELDT, I. 1964. Im Reich der tausend Atole. München.
- . 1967. *Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung*. München.
- EKMAN, S. 1935. *Tiergeographie des Meeres*. Leipzig, 542 pp.
- HAECKEL, E. 1876. *Arabische Korallen*. Berlin.
- HASS, H. 1961. *Expedition ins Unbekannte*. Frankfurt a. Main, Berlin, Wien.
- . 1962. Central subsidence. A new theory of atoll formation. *Atoll Res. Bull.*, No. 91.
- . 1963. A new theory of atoll formation based on underwater observation. 2. *World Congr. C. M. A. S.* 1962, London, 153-162.
- HOFFMEISTER, J. E. and LADD, H. S. 1944. The antecedent platform theory. *J. Geol., Chicago*, 52 : 388-402.
- HUBBARD, J. A. E. B. 1970. Sedimentological factors affecting the distribution and growth of viséan caninoid corals in North-West Ireland. *Palaeontology*, 13 : 191-209.
- IHERING, H. v. 1927. *Die Geschichte des atlantischen Ozeans*. Jena, 237 pp.
- KÜHLMANN, D. H. H. 1961. Zur Anwendung der Direktbeobachtung in der Hydrobiologie mittels autonomer Tauchgeräte. *Hydrobiologia* (Bukarest) 3 : 207-212.
- . 1970 a. Das Korallenriff—ein litoraler Lebensraum. *Biologie in der Schule*, 19 : 22-28.
- . 1970b. Studien über physikalische und chemische Faktoren in kubanischen Riffgebieten. *Acta Hydrophysica*, 15 : 15-152.
- . 1970c. Westindische Korallen als Biofaziesarten. *Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin, Math. Nat. Reihe*, 19 : 162-164.
- . 1970d. Die Korallenriffe Kubas. I. Genese und Evolution. *Internat. Rev. Hydrobiol.*, 55 : 729-756.
- . 1971. Die Korallenriffe Kubas. II. Die Bankriffe. *Ibid.*, 56 : 145-199.
- MURRAY, J. 1880. On the structure and origin of coral reefs and islands. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 10 : 505-518.
- NEWELL, N. D. 1959. American coral seas. *Proc. Internat. Congr. Zool.*, London 1958, 15 : 251-252.
- ODUM, E. P. 1963. *Ecology*, New York, 152 pp.
- RAINFORD, E. H. 1925. Destruction of the Whitsunday Group fringing reefs. *Austral. Mus. Mag.*, 2 : 175-177.
- REIN, J. J. 1870. Beiträge zur physikalischen Geographie der Bermuda-Inseln. *Ber. Senck. Naturf. Gesell.*, 140-158.
- . 1881. Die Bermuda-Inseln und ihre Korallenriffe nebst einem Nachtrage gegen die Darwinsche Senkungstheorie. *Verh. Dtsch. Geogr. Tag.*, 1 : 29-46.
- SCHÄFER, W. 1967. Biofazies-Bereiche im subfossilen Korallenriff Sarso (Rotes Meer). *Senck. leth.*, 48 : 107-133.
- SCHERR, G. 1960. Der Lebensraum der Rifff Korallen. *Naturwiss. Verein, Darmstadt, Bericht 1959/60*, 29-44.

- SCHWARZBACH, M. 1950. *Das Klima der Vorzeit*. Stuttgart.
- SEMPER, C. 1863. Reisebericht (Palau-Inseln). *Z. Wiss. Zool.*, 13 : 558-570.
- . 1869. Ueber die Entstehung der Corallenriffe. *Verhandl. phys.-med. Gesell. Würzburg (Sitzungsber.)*, 1 : 6-8.
- WEYL, R. 1965. *Erdgeschichte und Landschaftsbild in Mittelamerika*. Frankfurt a. Main.
- ZIBGLER, B. 1963. Leitfossilien und Faziesfossilien. *Vierteljahresschrift Naturf. Ges. Zürich*, 108 : 217-242.