

## Orientiertes Wachstum bei *Millepora dichotoma* (Hydrozoa)

B. VELIMIROV

*I. Zoologisches Institut der Universität Wien, Lehrkanzel für Meeresbiologie;  
Wien, Österreich*

**ABSTRACT:** Orientated growth in *Millepora dichotoma* (Hydrozoa). The orientation of fans of *Millepora dichotoma* was investigated on the west coast of the Gulf of Akabah. Three transects were sampled by measuring equal areas in three different depths. The total depth range of the transect was determined in each case by the occurrence of the milleporids. Orientation of fans was determined by compass and the deviation from north for each colony noted. In all cases the orientation was uniform in the lower two thirds of the transect. The upper third shows a different orientation. Orientation is correlated with the prevailing direction of water movement and the plane of the fans grows perpendicular to the water current. Broken-off colonies lying flat on the bottom orient their new growth again perpendicular to the prevailing current. Further evidence for perpendicular fan orientation to the prevailing current is reported. Some fans exhibit two planes of orientation thus suggesting a high sensitivity to local deflection of reef current from the main direction of water movement.

### EINLEITUNG

Seit KLUNZINGER (1879) und CROSSLAND (1941) ist das Vorkommen von Milleporiden im Roten Meer mit drei eindeutig getrennten Arten, *Millepora excaesa* FORSKAL, *M. dichotoma* FORSKAL und *M. platyphylla* HEMPRICH & EHRENBERG, bekannt.

Während zahlreiche systematische und paläontologische Arbeiten veröffentlicht worden sind, ist über die Biologie und Ökologie dieser Arten fast nichts bekannt. Das häufige Auftreten von *M. dichotoma* im ganzen Bereich des Golfes von Akaba und im Roten Meer im allgemeinen ermöglichte während der Monate Juli–August 1973 Beobachtungen über den Fächerwuchs dieser Kolonien, wobei sich folgende Fragen stellten, die nachstehend untersucht werden sollen: (1) Zeigen Milleporidenfächer in ein und derselben Umgebung eine einheitliche Fächerorientierung? (2) Von welchen Faktoren wird die Orientierung der Fächer beeinflusst?

### MATERIAL UND METHODE

Die Untersuchungen wurden an mehreren Lokalitäten der Westküste des Golfes von Akaba durchgeführt, im besonderen in Station 1: Dahab; Station 2: Ras Nasrani;

Station 3: Sharm el Sheik (Marsa el et), wobei Station 1 die nördlichste und Station 3 die südlichste Lage einnimmt. In Station 1 und 2 wurde im Riff ein 300 Meter langes Transekt ausgesteckt, in Station 3 wurde das Transekt wegen des zerklüfteten und oft unterbrochenen Saumriffes auf nur 100 Meter Länge beschränkt; zusätzlich wurden einzelne isolierte Riffblöcke des Sandgrundes vermessen. Somit wurde getrachtet, homogene Substrate mit möglichst erfaßbaren Wasserbedingungen zu bearbeiten. Die Tiefenausdehnung der Transekte wurde stets nach der Tiefenbegrenzung der Milleporiden bestimmt. Diese Probenflächen wurden der Tiefe nach gedrittelt, und jedes Drittel vollständig vermessen.

Die Orientierung der Milleporidenfächer konnte mittels eines Kompasses in einem quadratischen Gehäuse gemessen werden, indem stets die gleiche Seite des Gehäuses an die Fächer angelegt und die Abweichung von Norden notiert wurde (VELIMIROV 1973). Insgesamt wurden mehr als 2000 Kolonien vermessen.

Die Strömungsrichtung wurde mit Driftpartikeln geortet, zusätzlich konnten Schwebeteilchen, hauptsächlich organischer Natur, als Richtungsweiser verwendet werden.

Es konnten täglich 3 bis 4 Ortungen durchgeführt werden, wobei von jeder Station mindestens 20 Messungen vorlagen. Da über Windrichtung und Windstärken weder in der Meteorologischen Station von Eilat, noch im Meeresbiologischen Institut Daten verfügbar waren, wurde die Windrichtung mit einem selbstmontierten Windfang ermittelt (bei drei Ablesungen pro Tag).

## ERGEBNISSE

Station 1 ist ein Saumriff, das in einem Winkel von 40 bis 45 Grad auf 12 m Tiefe abfällt, wo es in Sandgrund übergeht und somit, bis auf einzelne Blöcke, die Tiefenausdehnung von *Millepora dichotoma* begrenzt. Die Milleporiden sind in dieser Lokalität vorherrschend und bestimmen zum größten Teil die Riffstruktur. Die Orientierung der Milleporiden des ersten Drittels (0 bis 4 m) zeigt eine eindeutige Nord-Süd-Ausrichtung der Fächer (Abb. 1a). Die Messungen der zweiten und dritten Teilfläche (4 bis 12 m) ergeben die dominante Orientierungsweise dieses Gebietes mit der Ausrichtung 30 Grad Abweichung von Nord nach West (Abb. 1b, c). Die Streuung dieser Orientierungen liegt bei  $\pm 10$  Grad.

Ein konstanter, lokaler Wind in Station 1, der selbst über Nacht anhält, verursacht starke Wellenbildung, deren Strömungswirkung West-Süd-West gerichtet ist. Die genaue Peilung, immer an der gleichen Stelle in 10 m Tiefe, ergibt 30 Grad Abweichung von West nach Süd.

Zeichnet man in eine Windrose die Strömungsrichtung und die häufigste Fächerorientierung ein, dann stehen diese Geraden zueinander in einem Winkel von  $\alpha = 90$  Grad; das heißt die Milleporidenfächer orientieren sich rechtwinkelig zur Wasserbewegung (Abb. 4a).

Die zweithäufigste Orientierung hingegen steht in einem Winkel von  $\beta = 150$  Grad zur vorherrschenden Wasserbewegung. Die Beobachtungen der hydrodynamischen Bedingungen im seichtesten Drittel des Transektes machen die Orientierungsunter-

schiede in diesem Riffausschnitt erklärbar. Erreicht die Dünung oder Windsee ein Gebiet, das flacher als die halbe Wellenlänge ist, dann beginnen die Wellen den Boden zu fühlen und eine Umformung durchzumachen. Der Prozeß der Umformung wirkt sich dadurch aus, daß die Orbitalbahnen der Wasserteilchen von kreisförmigen in elliptische

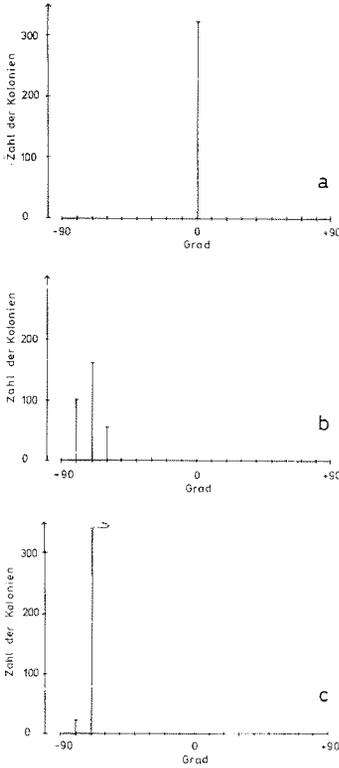


Abb. 1

Abb. 1: *Millepora dichotoma*. Häufigkeitsverteilung der Fächerorientierungen in Station 1. Auf der Abszisse steht  $-90^\circ$  für West,  $0^\circ$  für Nord und  $90^\circ$  für Ost. (a) von 0–4 m Tiefe,  $n = 327$ ; (b) von 4–8 m Tiefe,  $n = 340$ ; (c) von 8–12 m Tiefe,  $n = 365$

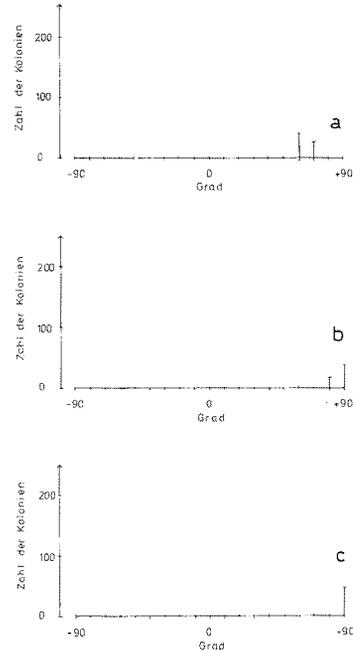


Abb. 2

Abb. 2: *Millepora dichotoma*. Häufigkeitsverteilung der Fächerorientierungen in Station 2. Auf der Abszisse steht  $-90^\circ$  für West,  $0^\circ$  für Nord und  $90^\circ$  für Ost. (a) von 0–10 m Tiefe,  $n = 60$ ; (b) von 10–20 m Tiefe,  $n = 42$ ; (c) von 20–30 m Tiefe,  $n = 45$

und schließlich, wenn die Wassertiefe auf etwa  $1/20$  der Wellenlänge abnimmt, in überwiegend geradlinige Bahnen übergehen (DIETRICH & KALLE 1965, TAIT 1971, BASCOMB 1964). Diesem Effekt unterliegen die Kolonien in den unteren beiden Dritteln des Transektes. In der Folge des beschriebenen Prozesses vermindert sich die Wellenlänge, gleichzeitig wächst die Wellenhöhe. Da die Wellen auf flacherem Wasser langsamer fortschreiten als auf tieferem, bleiben die Strand und Riffkanten nahen Teile eines Kammes gegenüber den seewärtigen Teilen zurück. Somit schwenken sie auf die Riffkante zu,

die Wellen erfahren Refraktion. Dieser Refraktionseffekt zeigt sich in der Fächerorientierung der seichter situierten Milleporiden.

Eine ähnliche Situation ergibt sich an Hand der Messungen in Station 2, wo *M. dichotoma* nur schwach vertreten war. Die Lokalität bietet den Vorteil eines fast linear von Nord nach Süd verlaufenden Saumriffes, dem in zirka 1500 m Entfernung ein iso-

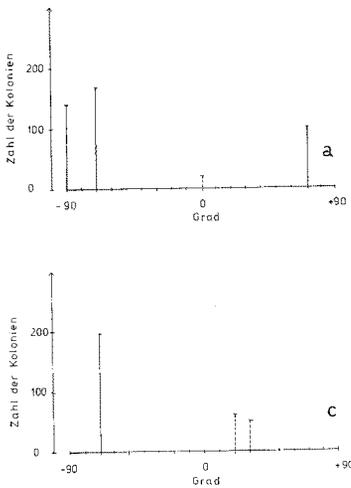


Abb. 3

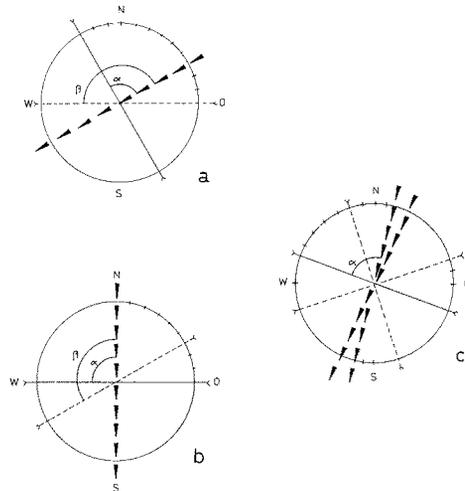


Abb. 4

Abb. 3: *Millepora dichotoma*. Häufigkeitsverteilung der Fächerorientierungen in Station 3. Auf der Abszisse steht  $-90^\circ$  für West,  $0^\circ$  für Nord und  $90^\circ$  für Ost. Durchgezogene Linie: Kolonien des horizontalen Substrats. Unterbrochene Linie: Kolonien des vertikalen Substrates; (a) Riffblöcke  $n = 423$ ; (b) Riffsaum  $n = 303$

Abb. 4: Windrose mit eingezeichneten Orientierungen der Milleporidenfächer aus den Teilprobenflächen der Transekte und Strömungsrichtungen.  $\alpha$  bezeichnet den rechten Winkel der Fächerausrichtungen zur Hauptwasserbewegung,  $\beta$  zeigt den Effekt der Wellenrefraktion auf die Kolonien der seichteren Teilprobenflächen. Pfeile zeigen Hauptströmung. (a) Station 1. Durchgezogene Linie: Fächerorientierungen in den Teilprobenflächen von 4–12 m Tiefe. Unterbrochene Linie: Fächerorientierungen in der Teilprobenfläche von 0–4 m Tiefe. (b) Station 2. Durchgezogene Linie: Fächerorientierungen in den Teilprobenflächen von 0–30 m Tiefe. Unterbrochene Linie: Fächerorientierungen in der Teilprobenfläche von 0–10 m Tiefe. (c) Station 3. Durchgezogene Linie: Häufigste Orientierung dieser Lokalität. Unterbrochene Linie: Abweichende Orientierungen

liertes Riff (Gordon Riff) gegenüberliegt. Dazwischen ist eine bekannte konstante Südströmung zu vermerken. Diese Lokalität wird in Seekarten als Tiran-Straße bezeichnet. Das Riff fällt mit einer Schräge von zirka 30 Grad bis auf 25 m ab, von wo es dann stufenweise bis auf 250 m reicht. Unterhalb von 30 m konnten keine Milleporiden mehr vorgefunden werden. Somit ergibt sich eine Unterteilung von dreimal 10 m tiefen Abschnitten.

Während im ersten Drittel die Kolonien mit 60 Grad Abweichung von Nord nach Ost orientiert sind (Abb. 2a), dominiert in den beiden unteren Dritteln eine eindeutige Ost-West-Orientierung der Fächer (Abb. 2b, c). Auf der Windrose wurde wieder festgestellt, daß eine rechtwinkelige Strömungsrichtung der Milleporidenfächer zu ver-

zeichnen ist. Ferner kann der Effekt der hereinschwenkenden Wellen an den seichter situierten Milleporiden beobachtet werden (Abb. 4b). Station 3 erweist sich als seichteste Lokalität. Zuerst wurde der Riffsaum der Bucht, von 0–3 m Tiefe, dann einzelne 2 bis 5 m hohe Riffblöcke des Sandgrundes in einer Tiefe von 10 m vermessen. Hierbei mußten im Falle des Riffsaumes, ebenso wie bei den Riffblöcken die Milleporiden des

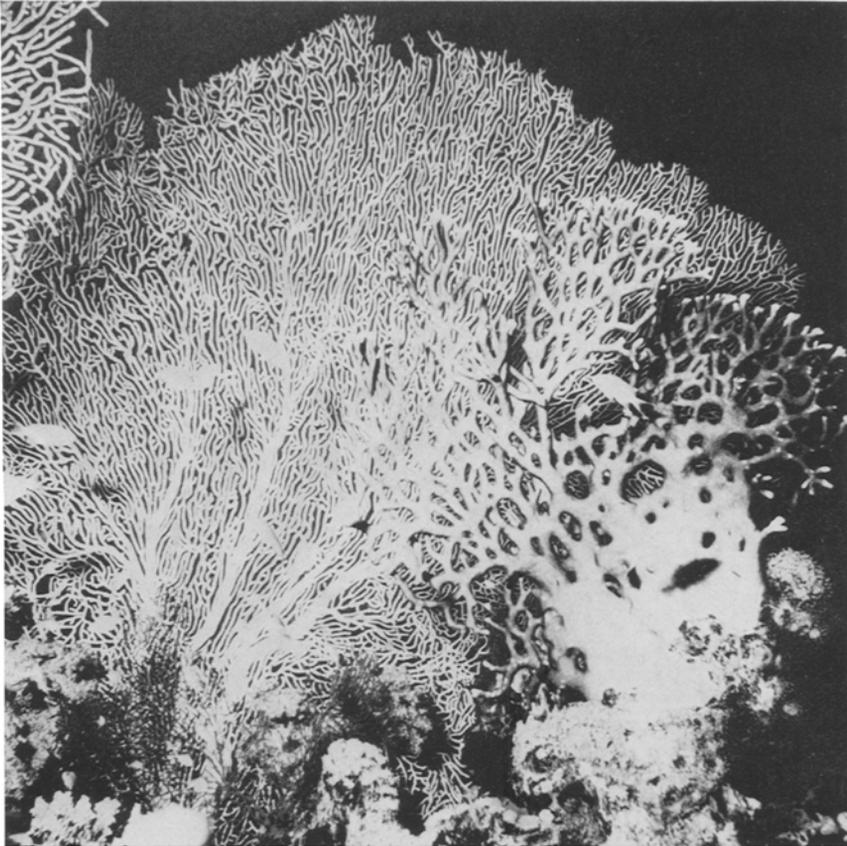


Abb. 5: *Millepora dichotoma* mit gleicher Fächerausrichtung wie Gorgonarie im Hintergrund

horizontalen und vertikalen Substrates getrennt vermessen werden. Die Kolonien des horizontalen Substrates von Riffsaum und Riffblöcken zeigen mit einer 70 Grad von Nord nach West abweichenden Orientierung eine einheitliche Fächerausrichtung (Abb. 3a, b).

Die windbedingte Wasserbewegung in dieser Bucht während der Monate Juli bis August blieb bei allen Messungen mit 60–70 Grad Abweichung von West nach Süd konstant.

Während im horizontalen Anteil des Riffsaums die Kolonienfächer stets einheitlich orientiert sind, wurde bei den Riffblöcken starke Abweichungen bis zu 50 Grad von der

häufigsten Ausrichtung gemessen (Abb. 3a, b). Die Milleporiden des vertikalen Substrates wachsen stets rechtwinkelig aus dem Riff und zeigen annähernd gleiche Orientierungen für Riffsaum und Riffblöcke mit einer Nord-Süd-Ausrichtung und einer Streuung von 30 Grad.

Die Strömungsbedingungen der Bucht, besonders im Bereich der Riffblöcke, sind nur durch Langzeitmessungen über ein Jahr und Studien der Bodenstruktur der Bucht erfaßbar. Es kann also nicht beurteilt werden, welche Wasserbewegung die abweichenden Fächerorientierungen bedingte. Im weiteren konnten noch folgende Beobachtungen gemacht werden:

(a) In Riffgebieten mit bekannter Strömungsrichtung zeigen Kolonien von *Millepora dichotoma* stets die gleiche Fächerorientierung wie die in nächster Nachbarschaft siedelnden Gorgonien (Abb. 5), von denen strömungsorientiertes Wachstum bekannt und untersucht ist.

(b) An den Endästen von *M. dichotoma* konnte ich häufig den filtrierenden Crinoiden *Heterometra savignyi* beobachten. Seine Arme bilden eine Filterfläche, die rechtwinkelig zur Strömung steht (MAGNUS 1963, 1964). Diese Filterfläche und die Milleporidenfächer lagen stets in ein und derselben Ebene.

(c) Die Wasserbewegung auf breiten Riffplatten, wie z. B. in der Bucht von Ras Muhammed, wird hauptsächlich durch Ebbe und Flut bedingt. Die dort siedelnden Milleporiden bilden niederwüchsige aber breite Fächer und stehen parallel zur Riffkante.

## DISKUSSION

Nach den Messungen und Beobachtungen, die auf eine normale Ausrichtung zur Wasserbewegung schließen lassen, kommt es nun zu folgender Frage: Können Milleporiden mit bereits ausgerichteten Fächern neue Fächerebenen bilden, wenn sie aus einer anderen Richtung beströmt werden bzw. ist eine Reorientierung möglich? Zu diesem Zweck sollte eine Kolonie um 90 Grad verdreht und somit parallel zur Strömung gestellt werden. Da in der Literatur keinerlei brauchbare Angaben über Wachstumsgeschwindigkeit von Milleporiden zu finden sind, schien der Aufwand solch eines Versuches während der beiden Monate nicht sinnvoll. Durch Beobachtungen von Milleporidenkolonien, die teilweise oder ganz umgestürzt waren, wurde getrachtet, einen bereits „vollzogenen“ Versuch zu finden.

Es kam nun zu folgenden Beobachtungen: Einige große *Millepora*-Kolonien, die offensichtlich zuwenig tragfähiges Substrat besiedelten und im Laufe ihres Wachstums umbrachen, konnten auf sandigem Untergrund, auf Steinkorallen oder schräg im Riff klemmend gefunden werden. In den meisten Fällen bildeten Fächer und Strömungsrichtung eine Ebene. An diesen Kolonien konnte der Zuwachs eindeutig als neue Fächerebene definiert werden, die rechtwinkelig zur Strömung stand (Abb. 6). Diese Beobachtung stimmt mit den Resultaten meiner Verdrehungsversuche bei Gorgonien überein (VELIMIROV 1973).

Bei Vermessungen an Stichprobenorten, insbesondere an Station 1, wurden Milleporiden registriert, die zwei verschiedene, aber übereinander liegende Fächerorientierungen aufwiesen.

Die obere Ausrichtung, ungefähr 40 cm aus dem Riff ragend, war in der Nord-Süd-Ausrichtung einzureihen, während der untere Teil 35 Grad Abweichung von Nord nach Ost aufwies. Hier scheint eine Übereinstimmung mit der Detailwasserbewegung innerhalb des Riffes vorzuliegen, nach welcher der untere Teil der Kolonie ausgerichtet ist, während der zweite Teil des Fächers bereits in die Strömung über dem Riff hineinragt und daher die erwartete und dominante Orientierung der Fächer dieses Riffteiles



Abb. 6: Umgebrochene Fächer von *Millepora dichotoma* mit Zuwachs, der eine neue Fächer-ebene bildet. Pfeil zeigt Strömungsrichtung

aufwies. Ähnliche Phänomene konnten bei *Gorgonia flabellum* (WAINWRIGHT & DILLON 1969) und *Ennicella cavolinii* (VELIMIROV 1973) beobachtet werden. Durch die vorigen Beobachtungen und Erkenntnisse können nun zum Teil die Strömungsverhältnisse der Bucht von Station 3 gedeutet werden. Die Fächerorientierungen der Kolonien des vertikalen Substrats lassen auf eine Westströmung schließen, die durch die Beströmung von Riffblöcken über kurze Strecken abgeleitet wird und damit die starke Streuung der Orientierungen bewirkt. Die Polypen der Kolonien sind mit Zooxanthel-

len behaftet, es konnte aber niemals eine Wachstumsform gefunden werden, die auf eine optimale Lichtexposition aller Kolonienteile schließen läßt, wie es z. B. bei einigen Steinkorallen der Familie Acroporidae zu beobachten ist. Bisherige Untersuchungen an Coelenteraten mit zooxanthellenbehafteten Polypen erwiesen einzig die Bedeutung der Dinoflagellaten für die Produktion des Kalkskelettes (GOREAU & GOREAU 1957, 1959) sowie die Ausscheidung organischer Komponente (VON HOLT & VON HOLT 1968a, 1968b), die den Wirtskorallen als Nahrung dienen.

Bisher konnten keine strömungsperezprierenden Organe bei Coelenteraten nachgewiesen werden und daher wurden mehrere Hypothesen der mechanischen Ausrichtung für das Wachstum von fächerbildenden Cnidariern formuliert (ABEL 1959, THEODOR & DENIZOT 1965, RIEDL & FORSTNER 1968, WAINWRIGHT & DILLON 1969, VELIMIROV 1973).

Solange aber nicht erwiesen ist, daß orientiertes Wachstum von Strömungsrezeptoren oder Reizleitungen auf chemischer Grundlage gesteuert wird, möchte ich vorerst von rein mechanischen Interpretationen der Fächerausrichtung absehen.

#### ZUSAMMENFASSUNG

1. An der Westküste des Golfes von Akaba wurde an 3 verschiedenen Probeorten die Fächerorientierung von *Millepora dichotoma* untersucht, wobei jede Probenfläche aus drei gleichgroßen Teilflächen bestand. Die Tiefenausdehnung des Transekts wurde durch die Tiefenbegrenzung der Milleporiden bestimmt.
2. Mittels eines Kompasses wurden die verschiedenen Fächerorientierungen gemessen, indem die Abweichungen von Norden für jede Kolonie verzeichnet wurde.
3. Die Messungen ergaben in den beiden tiefer liegenden Dritteln gleiche Fächerausrichtungen, während die Kolonien des seichteren Drittels von dieser Orientierung abwichen. Die Ausrichtungen sind in Verbindung mit der Wasserbewegung interpretierbar und lassen auf eine rechtwinkelige Ausrichtung zur Strömung schließen.
4. Beobachtungen ergaben, daß umgebrochene Kolonien, die flach auf dem Untergrund lagen und somit parallel beströmt wurden bzw. schräg im Riff klemmten, neue Fächerebenen bildeten, die im rechten Winkel zur Strömung standen. Diese Tatsache stimmt mit Resultaten von eigenen Versetzungsversuchen bei Gorgonien überein; sie zeigen, daß eine Zweitorientierung möglich ist.
5. Weitere Beobachtungen, die auf eine rechtwinkelige Ausrichtung der Milleporiden zur Wasserbewegung schließen lassen, werden aufgezählt. Bei verschiedenen Kolonien konnten Zweifachorientierungen eines Fächers vermerkt werden. Dies läßt auf eine feine Differenzierung zwischen Perzeption der Riffdetailströmung und der Hauptwasserbewegung schließen.

#### ZITIERTE LITERATUR

- ABEL, E., 1959. Zur Kenntnis der marinen Höhlenfauna unter besonderer Berücksichtigung der Anthozoa. Pubbl. Staz. zool. Napoli (Suppl.) 30, 1-94.
- BASCOMB, W., 1964. Waves and beaches, the dynamics of the ocean surface. Anchor Books, Garden City, 267 pp.

- CROSSLAND, C., 1931. On FORSKAL's collection of corals in the Zoological Museum of Copenhagen. *Spolia zool. Mus. haun.* **1**, 1-63.
- DIETRICH, G. & KALLE, K., 1957. *Allgemeine Meereskunde*. Borntraeger, Berlin-Nikolassee, 492 pp.
- GOREAU, T. & GOREAU, N. I., 1959. The physiology of skeleton formation in corals. I. Calcium deposition by hermatypic corals under various conditions in the reef. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* **117**, 239-250.
- — 1960. The physiology of skeleton formation in corals. IV. On isotopic equilibrium exchanges of calcium between corallum and environment in living and dead reef - building corals. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* **119**, 416-427.
- HOLT, C. VON & HOLT, M. VON, 1968a. Transfer of photosynthetic products from zooxanthellae to coelenterate hosts. *Comp. Biochem. Physiol.* **24**, 73-81.
- — 1968b. The secretion of organic compounds by Zooxanthellae isolated from various types of *Zoanthus*. *Comp. Biochem. Physiol.* **24**, 83-92.
- KLUNZINGER, C. B., 1879. *Die Korallenthiere des Rothen Meeres*. Gutman, Berlin, **3**, 1-100.
- MAGNUS, D., 1963. Der Federstern *Heterometra savignyi* im Roten Meer. *Natur Mus., Frankf.* **93**, 355-368.
- 1964. Gezeitenströmung und Nahrungsfiltration bei Ophiuriden und Crinoiden. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **10**, 104-117.
- RIEDL, R. & FORSTNER, H., 1968. Wasserbewegung im Mikrobereich des Benthos. *Sarsia* **34**, 163-188.
- TAIT, V., 1971. *Meeresökologie*. Thieme, Stuttgart, 305 pp.
- THEODOR, J., 1963. Contribution à l'étude des Gorgones. III. Trois formes adaptives d'*Eunicella stricta* en fonction de la turbulence et du courant. *Vie Milieu* **14**, 815-818.
- & DENIZOT, M., 1965. Contribution à l'étude des Gorgones (I). A propos de l'orientation d'organismes fixés végétaux et animaux en fonction du courant. *Vie Milieu* **16**, 237-241.
- VELIMIROV, B., 1973. Orientation in the sea fan *Eunicella cavolinii* related to water movement. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **24**, 163-173.
- WAINWRIGHT, S. A. & DILLON, J. R., 1969. On the orientation of sea fans (genus *Gorgonia*). *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* **136**, 130-139.

Anschrift des Autors: Dr. B. VELIMIROV  
 I. Zoologisches Institut  
 Universität Wien  
 Lehrkanzel für Meeresbiologie  
 A - 1090 Wien  
 Währinger Straße 17  
 Österreich